

# Dieta y reproducción en una colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*) de alta montaña en Colombia

Diet and reproduction in a high mountain Oilbird (*Steatornis caripensis*) colony in Colombia

Gina Rojas-Lizarazo

Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.

✉ giliroli@yahoo.es

## Resumen

Estudí la dieta y el desarrollo de pichones de una colonia de guácharos *Steatornis caripensis* en una cueva ubicada a una elevación de 2900 m en la Cordillera Oriental de Colombia entre abril y diciembre de 2011. Se determinaron los frutos consumidos por las aves de la colonia y se analizó el contenido nutricional de la pulpa de cada uno. Los guácharos consumieron los frutos de 16 especies de plantas: diez de la familia Arecaceae, cinco de Lauraceae y una de Myrtaceae. Las familias de plantas consumidas con mayores frecuencias concuerdan con las registradas en colonias en Venezuela, Ecuador y Trinidad y Tobago. Las especies con mayor cantidad de semillas recolectadas durante el estudio fueron las palmas *Oenocarpus bataua*, *Ceroxylon quindiuense* y *Geonoma weberbaueri*. Las lauráceas tuvieron un periodo de fructificación bien definido (primera mitad del año), mientras que las palmas fueron menos estacionales, encontrándose semillas de ellas en todos los muestreos. El comienzo del período reproductivo de los guácharos coincidió con el periodo de lluvias (abril a junio) cuando se presentaba la mayor disponibilidad de frutos de Lauraceae, las cuales tenían en promedio un alto contenido de lípidos, un bajo contenido proteico y un contenido moderado de carbohidratos. Las palmas presentaron un mayor contenido de carbohidratos, un contenido proteico algo más alto y un menor contenido de lípidos. Los polluelos de esta colonia tardaron en su desarrollo *ca.* 185 días, un período 30% más largo que los de otras colonias de elevaciones más bajas, probablemente debido a las mayores exigencias energéticas de termorregulación a esta elevación. Los adultos de la colonia también tenían que viajar a elevaciones menores, a distancias de hasta 150 km o más, para obtener algunos de los frutos. La persistencia de esta colonia probablemente se debe a las características del ambiente de la cueva y la alta movilidad de los adultos para obtener frutos ricos en nutrientes.

**Palabras clave:** Colombia, colonia de alta montaña, desarrollo de polluelos, guácharo, nutrientes, *Steatornis caripensis*

## Abstract

I studied the diet and nestling development in a colony of Oilbirds (*Steatornis caripensis*) at an elevation of 2900 m in the Eastern Andes of Colombia between April and December 2011. The fruits consumed by the oilbirds were identified and analyzed to establish the nutritional content of the pulp of each species. Colony members consumed the fruits of 16 plant species: ten of the family Arecaceae, five of Lauraceae and one of Myrtaceae. The families of plants most consumed by oilbirds match those reported in different studies in Venezuela, Ecuador and Trinidad and Tobago. The species with the highest numbers of seeds collected during the study were the palms *Oenocarpus bataua*, *Ceroxylon quindiuense* and *Geonoma weberbaueri*. The species of Lauraceae showed a well-defined fruiting period in the first half of the year, while the palms were less seasonal, their seeds being found in all samples. The beginning of the oilbirds' breeding season coincided with the rainy season (April to June) and the increased availability of fruits of Lauraceae, which on average had a high lipid content, a low protein content and a moderate carbohydrate content. The palms had higher carbohydrate content, and slightly higher protein content but lower lipid content. Adults of the colony had to fly to lower elevations over distances of up to 150 km to obtain some fruits. Nestlings in this colony took *ca.* 185 days to reach fledging, 30% longer than those in lower-elevation colonies, probably due to the necessity of devoting much energy to thermoregulation. The persistence of this colony at such an extreme elevation probably reflects characteristics of the cave environment and the high mobility of the adults to obtain nutrient-rich fruits.

**Key words:** Colombia, high elevation colony, nestling development, nutrients, Oilbird, *Steatornis caripensis*

## Introducción

El guácharo (*Steatornis caripensis*), la única especie viviente de la familia Steatornithidae, es también una de las muy pocas aves frugívoras obligadas. Una consecuencia de depender exclusivamente de los frutos, incluso para la cría de los pichones, es que éstos tienen un período muy largo de desarrollo debido al contenido proteico reducido de su dieta (Morton 1973, Foster 1978, Levey 1993). La escogencia de frutos con pulpa rica en proteínas y lípidos sólo compensa parcialmente la falta de proteína animal, suministrada a los polluelos por la mayoría de las aves frugívoras. En el caso del guácharo, el desarrollo de los polluelos hasta poder volar ha sido reportado de *ca.* 110-120 días, durante la última parte del cual ellos almacenan grandes cantidades de grasa, alcanzando masas corporales mucho más altas que las de los adultos (Snow 1962, Roca 1994, Bosque *et al.* 1995). A su vez, un período tan largo de desarrollo hace necesario escoger sitios de anidación bien seguros contra depredadores como las cuevas profundas, frecuentemente en oscuridad total. La ecolocalización les permite ubicar sus nidos y dormitorios en las cuevas (Griffin 1953), de donde salen para buscar frutos al anochecer, regresando antes del amanecer para dormir y digerir los frutos traídos durante el día, aunque algunos adultos aparentemente no regresaron a la cueva sino duermen en los bosques durante algunas noches. Las semillas que regurgitan y defecan dentro de la cueva pueden germinar, pero mueren por falta de luz; sin embargo, muchos individuos no vuelven a sus cuevas todas las noches, sino duermen en los bosques (Roca 1994, Holland *et al.* 2009); en tales casos, los guácharos pueden servir como dispersores de plantas de semillas grandes a distancias considerables de las cuevas (*cf.* Jordano 1992).

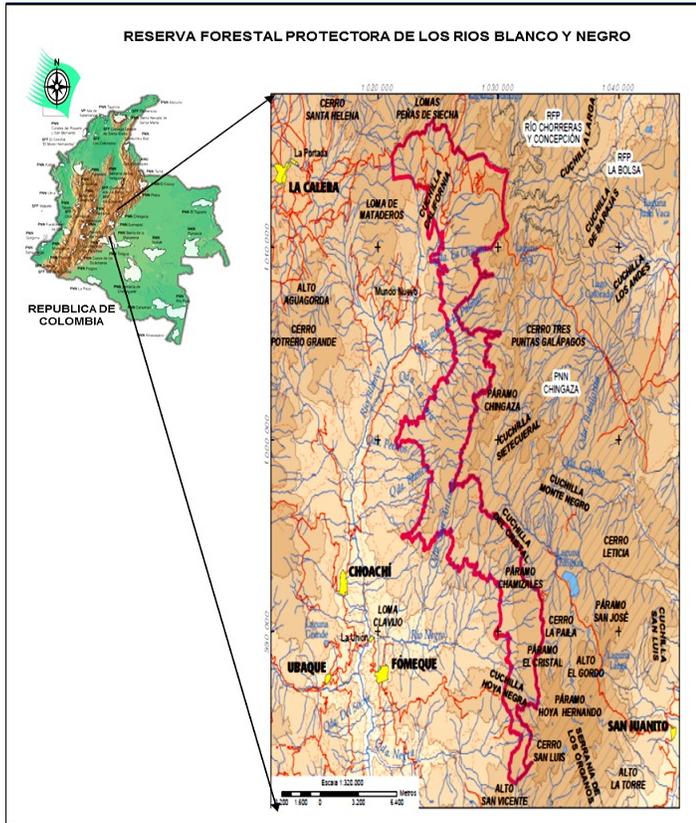
El guácharo se distribuye en el Neotrópico, con registros desde el nivel del mar hasta los 3400 m

(Thomas 1999). Las cuevas de los guácharos han sido reportadas en Colombia a elevaciones entre 0 – 2900 m, Ecuador 550 -1500 m, Perú y Bolivia 300 – 800 m, Venezuela 500 – 3000 m (Herrera 2003) y Trinidad y Guyana, 500 – 800 m. Sin embargo, guácharos individuales han sido registrados en Brasil, Panamá y las islas de Aruba y Tobago y aún más lejos hacia el norte y centro de Costa Rica (Thomas 1999). Después del estudio pionero de Snow (1961, 1962) en Trinidad, la ecología del guácharo ha sido estudiado en más detalle en Venezuela (Bosque 1978, 1986; Tannenbaum & Wrege 1978, Ramírez 1987, Calchi 1993, Roca 1994, Bosque & Parra 1995, Bosque *et al.* 1995, Herrera 2010). En Colombia el único estudio previo sobre su dieta es de Alvarado-Macías & Rojas-Lizarazo (2011).

Desafortunadamente, en los últimos años las colonias de guácharos han ido desapareciendo y se presume que las principales causas han sido la caza indiscriminada y la modificación del hábitat a manos del hombre (Roca 1994, Rosholts & Cordero 1995). Hacen falta más estudios de la ecología del guácharo en el país, en particular de su dieta y reproducción y por ende, sus requerimientos de hábitat y estado de conservación. Por tales razones, decidí determinar los componentes principales de la dieta de frutos de *S. caripensis*, el contenido nutricional de éstos y monitorear el desarrollo de los pichones en una colonia entre las de mayor elevación (2900 m) conocidas para la especie (Zerda & Correa 1988), con el fin de analizar las implicaciones fisiológicas para el mantenimiento de la colonia a esta altitud. El papel del guácharo en bosques de alta montaña a la fecha tampoco ha sido investigado, por lo tanto este estudio podría aportar información valiosa acerca su dieta e importancia dentro de este ecosistema.

## Materiales y métodos

*El área de estudio.*- Esta investigación se llevó a



cabo en una cueva de anidación de guácharos en la Reserva Forestal Protectora de los Ríos Blanco y Negro (zona de amortiguación del Parque Nacional Natural Chingaza), entre 2800 y 3000 m de elevación, de la zona de vida selva húmeda altoandina con proximidad al páramo. La cueva está ubicada en un parche de bosque secundario ( $4^{\circ}42'N$ ,  $73^{\circ}51'O$ ) en el sector conocido como Palacio cerca de las instalaciones de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) (Fig. 1). El sistema cavernoso donde se encontró la población de guácharos está formado por roca caliza; es un hueco en forma de embudo con dos entradas de 25 m. de alto desde el piso aproximadamente, y una longitud de 300 m. La cueva está atravesada en su totalidad por una caída de agua que proviene de la quebrada Buitrago. La entrada está a una elevación de aproximadamente 2900 m (Figs. 2 y 3).

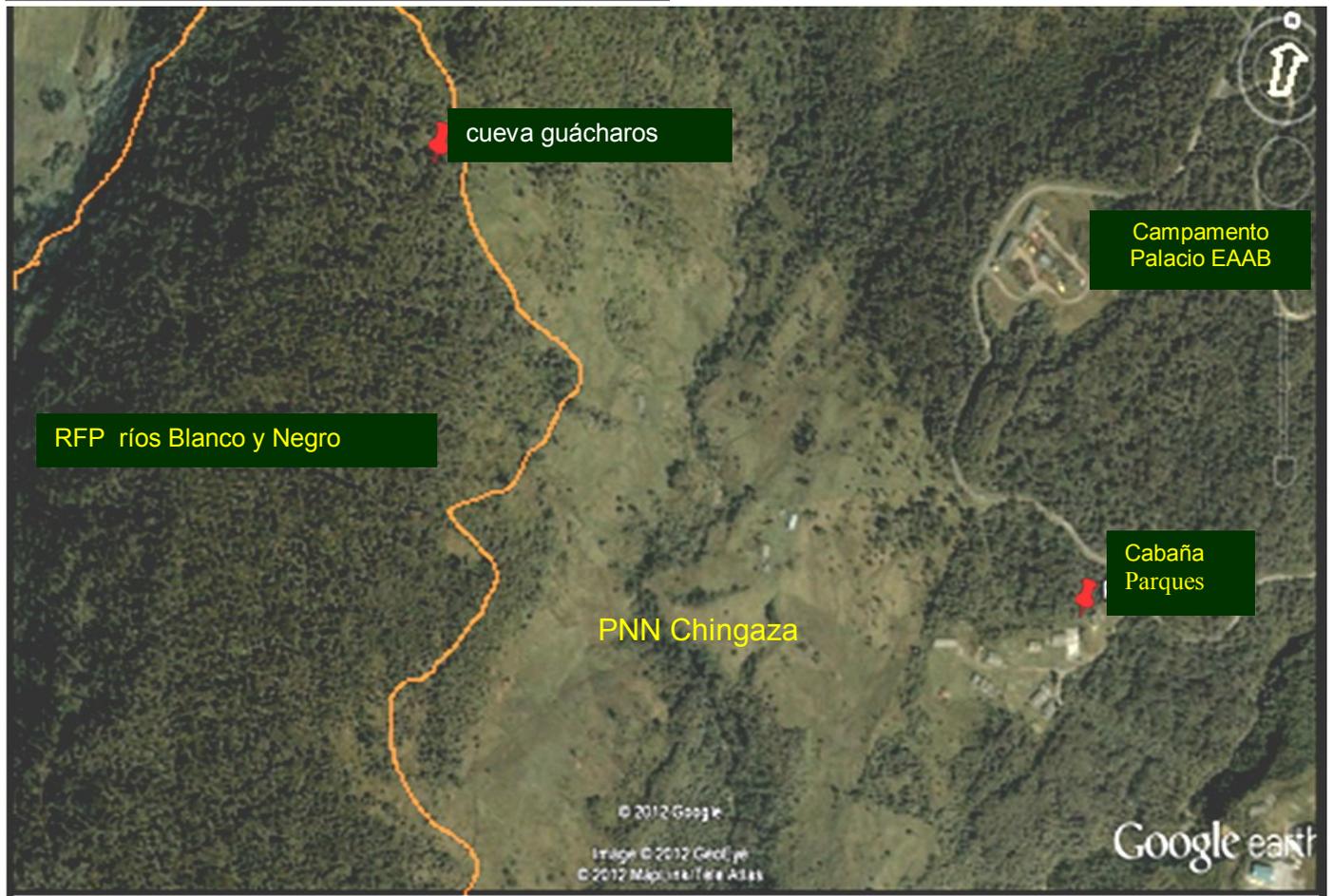


Figura 1. Arriba. Localización de la Reserva Forestal Protectora de los ríos Blanco y Negro (linderos demarcados en rojo). Abajo. Ubicación de la cueva dentro de la reserva.

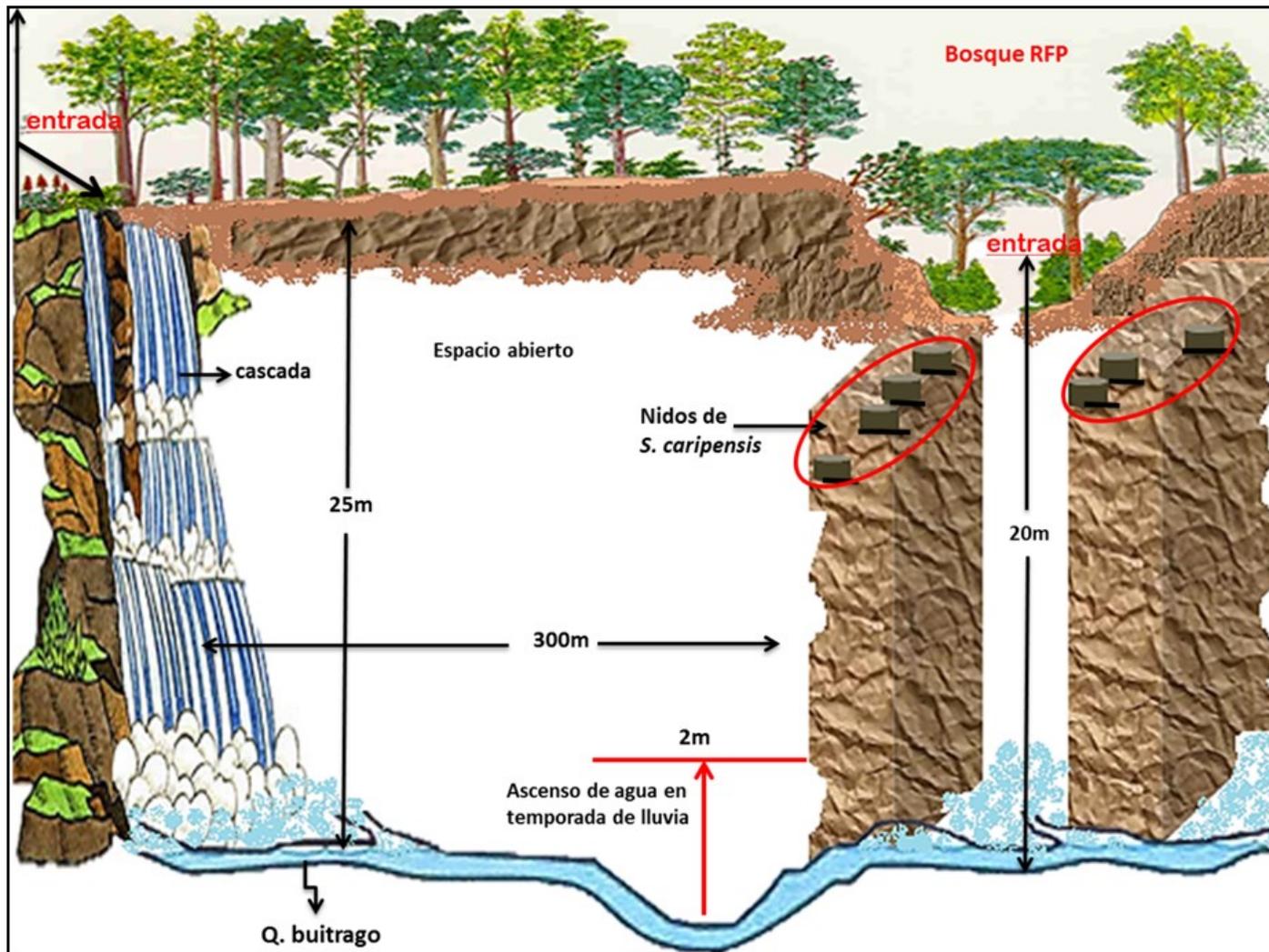


Figura 2. Diagrama del interior de la cueva donde se encontró *S. caripensis*.

*Registro del hábitat y la población de S. caripensis* .- Hice siete muestreos con una intensidad de cuatro días por mes y tres horas por día dentro de la cueva, desde abril hasta diciembre de 2011. Para la toma de los datos, ingresaba a la cueva con la ayuda de equipos de escalada e implementos de bioseguridad, dada la dificultad del acceso. Registré los datos correspondientes al sistema cavernoso: coordenadas, longitud, altura y ancho, presencia de agua, guano, plántulas, hongos, temperatura (°C), humedad relativa (%). Igualmente y por medio de observaciones directas, recolecté información de la especie como: tamaño de la población, dirección y hora de partida de los adultos al anochecer, hora de llegada al amanecer, cantidad y estructura de los nidos.

*Recolección de semillas y material vegetal fresco*.- Se recolectaron semillas regurgitadas en las cornisas cerca a los nidos de los guácharos con la ayuda de palas de jardinería según lo propuesto por Snow (1961), durante los meses de abril, mayo, junio, septiembre, octubre, noviembre y diciembre. Las zonas de recolección fueron muy bien limpiadas cada mes para evitar recolección de semillas viejas. En los meses de julio y agosto no se pudo recolectar semillas debido a que la cueva estuvo completamente inundada y el acceso fue imposible. Las muestras recolectadas fueron depositadas en bolsas de cierre hermético con una etiqueta de colección indicando el lugar, fecha y número de registro de la colecta, también fueron separadas por meses con el fin de obtener datos de abundancia de semillas recolectadas en

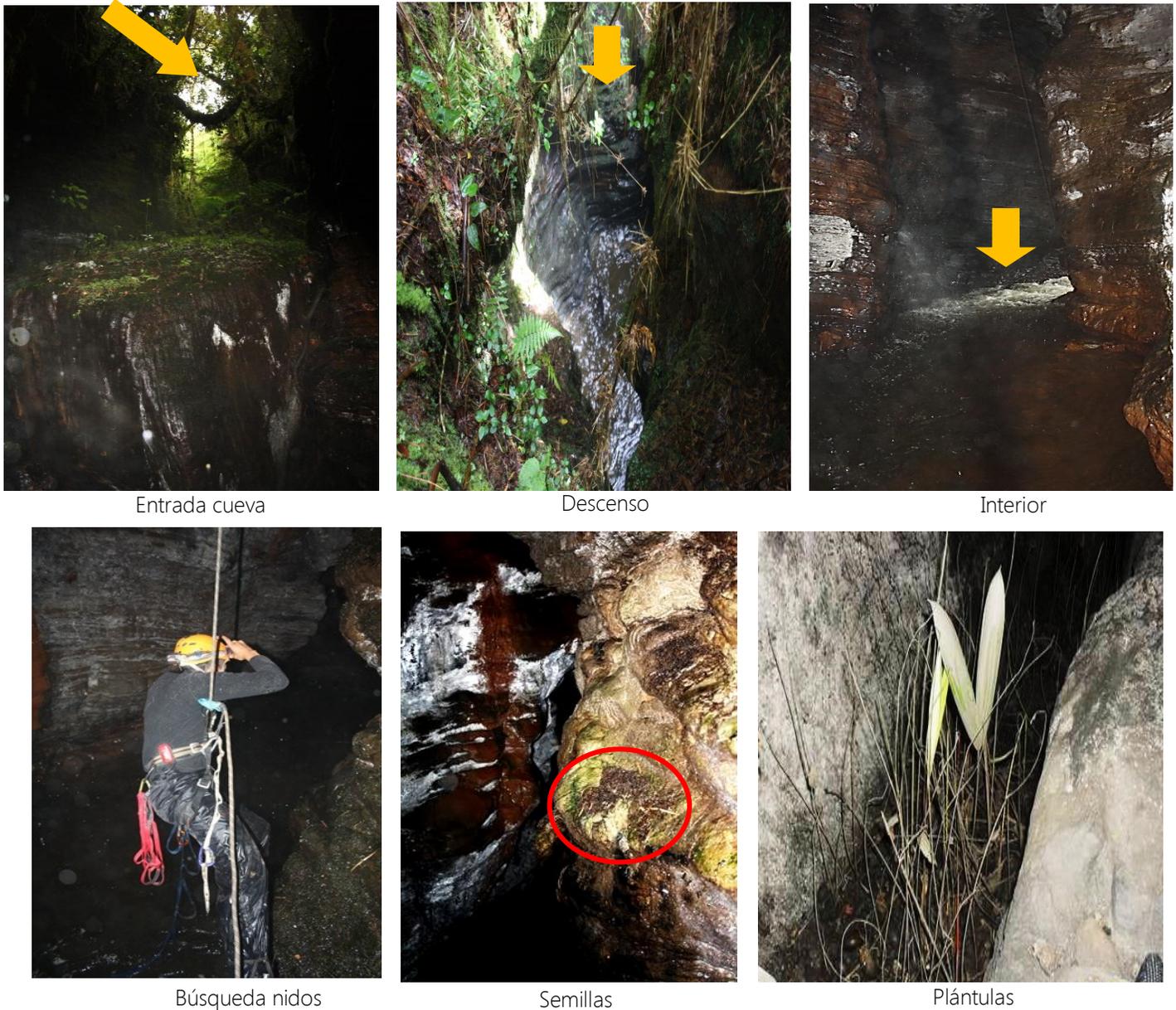


Figura 3. Ingreso a la cueva para registro de microclima, monitoreo de nidos y recolección de semillas regurgitadas.

cada uno de los meses muestreados para realizar un paralelo entre los frutos consumidos por los guácharos y la temporada climática. Las muestras correspondientes a regurgitaciones fueron lavadas con agua corriente, pasadas por tamices de ojo de poro descendente de 2 cm, 1cm y 0.5 cm con el objeto de separarlas por tamaño, luego fueron separadas a morfoespecie, medidas, fotografiadas, secadas y etiquetadas.

Adicionalmente recolecté material vegetal (hojas, frutos y flores) al final de cada uno de los

muestreos mediante caminatas en diferentes zonas de la reserva y zonas boscosas aledañas como Choachí y Fómeque, enfatizando principalmente material de las familias Lauraceae y Arecaceae (familias que más consume el guácharo), para obtener la cantidad de frutos necesarios para realizar los análisis de contenido nutricional. Las hojas y flores fueron procesadas hasta la etapa de prensado *in situ* para su posterior secado e identificación; los frutos se depositaron en bolsas de papel separados por morfoespecies, pesados y posteriormente

almacenados en neveras de icopor hasta que fueron llevados al laboratorio para realizar los análisis químicos. Identifiqué hasta especie los frutos que hacen parte de la dieta del guácharo mediante revisión bibliográfica, guías de campo, especialistas en cada una de las familias registradas y consulta del material botánico del Herbario de la Universidad Nacional de Colombia (COL). Con la información sobre distribución de cada especie, estimé de forma preliminar las distancias recorridas por los adultos para su forrajeo.

*Análisis de la composición química y nutricional de los frutos recolectados.*- Se efectuó un análisis proximal completo de acuerdo con los protocolos utilizados por el laboratorio de análisis de alimentos de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (Bernal de Ramírez 1998, Nielson 2003) según las normas y procedimientos del mismo (Norma: PNT-FQ-003). El laboratorio realizó los análisis por duplicado a 10 especies de frutos que pudieron ser ubicados sus parentales en bosques a distancias de hasta ca. 5 km de la cueva. Nitrógeno (proteína) fue determinado por el método Kjeldahl, lípidos (grasa cruda) se extrajo con éter de petróleo, fibra cruda fue tratada con ácido sulfúrico, el contenido mineral (cenizas) se determinó por combustión en mufla a 550°C durante 8 horas, humedad (% de agua) se obtuvo a partir de las pulpas frescas desecadas a 100°C durante 8 horas.

*Monitoreo del desarrollo de los pichones.*- Con equipo de escalada ubiqué los nidos de *S. caripensis*, utilizando dos espejos convexos de 40 cm de diámetro dispuestos sobre una vara de 2.5 m de longitud para determinar el contenido de cada nido accesible. Una vez identificados los nidos activos, les hice seguimiento durante los meses muestreados. No era posible hacer muestreos en julio y agosto por la cantidad de agua cayendo de las entradas, que prácticamente llenó la cueva. Para estimar el tiempo de desarrollo de los pichones, se registró en formatos de campo la fecha en que se observó la presencia de huevos y de ahí en adelante se contaba en números de días, la duración aproximada de cada uno de los estadios desde huevo hasta volantón. Los estadios registrados fueron: huevo, polluelos sin plumas, encañonando sus primeras plumas, completamente emplumados, primeros ensayos de vuelo y la salida de la cueva. Los datos obtenidos son aproximaciones producto de las observaciones directas y su respectiva sumatoria en número de días desde el primer registro. Cabe notar que los huevos observados inicialmente estaban teñidos por manchas cafés, lo cual indica que ya tenían varios días después de su postura.

## Resultados

*El ambiente de la cueva.*- Las mediciones de temperatura y humedad dentro de la cueva demuestran que este ambiente se mantenía muy



**Figura 4.** Distribución de los nidos de *S. caripensis* en la cueva, en los círculos rojos se observa a parejas de individuos posadas en los nidos.

constante, con una temperatura de *ca.* 10°C y una humedad relativa de *ca.* 95-100%. Esto contrasta con las condiciones afuera de la cueva, en donde las temperaturas diurnas variaron entre 9° y 18°C y las nocturnas con frecuencia bajaron hasta 2-4°C, según los registros de la estación meteorológica de la EAAB en Palacio.

*La población de guácharos en la cueva.*- Se ubicaron siete nidos ubicados por grupos sobre las cornisas en las partes más altas de la cueva, hacia el margen izquierdo a 20 m de alto aproximadamente. Los nidos eran compactos de forma circular (plato), de color café oscuro. La distancia entre ellos era de ± 70 cm uno del otro (fig. 4). Al parecer todos permanecieron ocupados por parejas de individuos adultos en los meses muestreados. Sin embargo, en diciembre registré presencia de individuos adultos y pichones en solo cuatro nidos. Los dos nidos en donde se obtuvieron los datos de huevos y desarrollo de los

polluelos eran los únicos suficientemente accesibles para poder ver sus contenidos. La hora de salida de los individuos para forrajear fue entre las 17:00 y 18:00, mientras que la hora de llegada osciló entre las 05:30 y 06:00. A lo largo del periodo de muestreo se observaron variaciones en los números de *S. caripensis* habitando en la cueva. En los meses de mayo, junio y octubre se presentaban mayores números de individuos posados en los nidos, a diferencia de los meses de abril y diciembre (fig. 5).

*Frutos consumidos por S. caripensis.*- Recolecté un total de 286 semillas en todos los muestreos, identificando 16 especies, correspondientes a tres familias (Arecaceae, Lauraceae, Myrtaceae), y 13 géneros (tabla 1). Según la revisión bibliográfica se encontró que la especie *Geonoma weberbaueri* presenta sinonimia con *G. undata* según Galeano & Bernal (2010); sin embargo en el texto se hará siempre referencia a la especie *weberbaueri*. Las

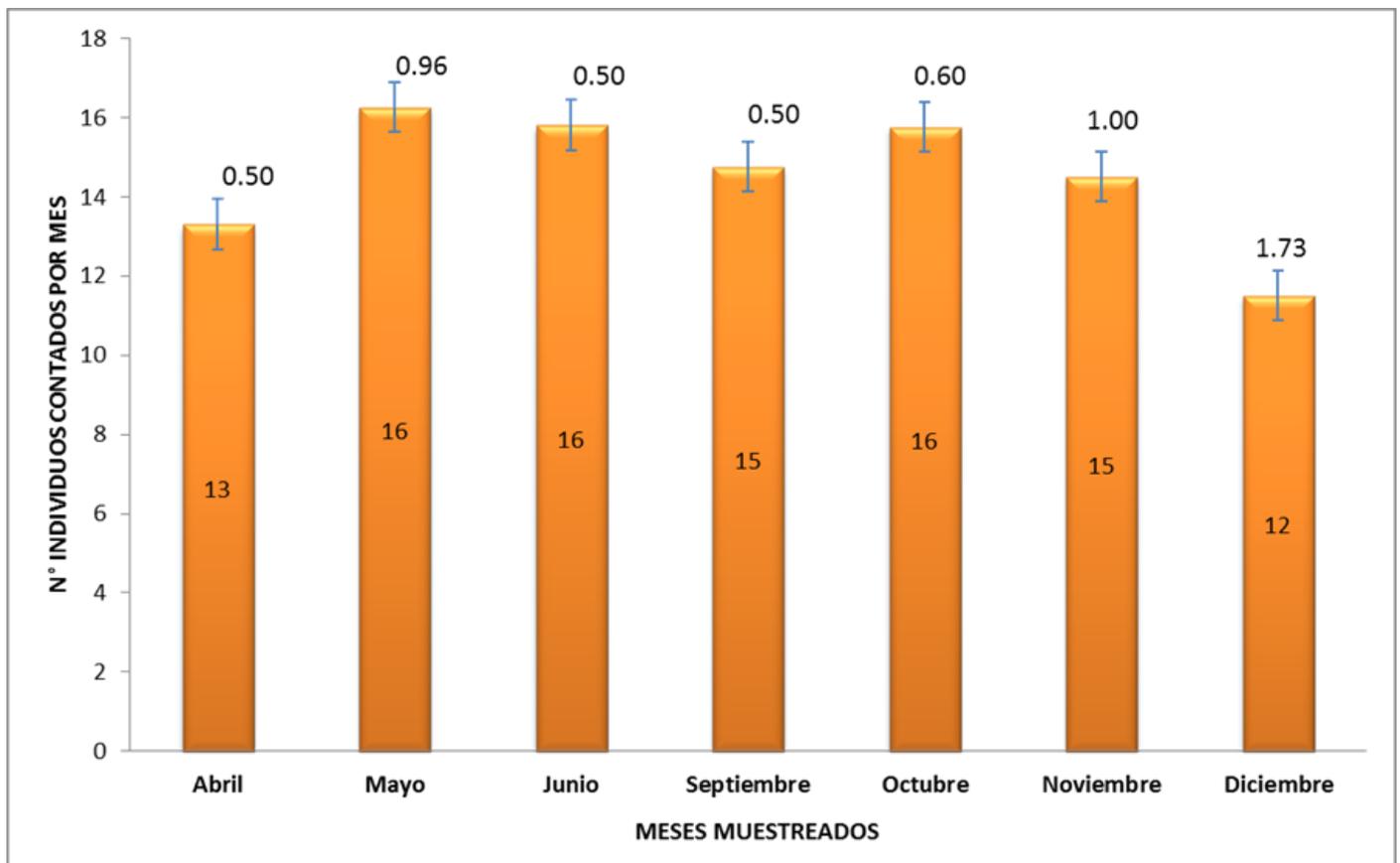


Figura 5. Número de individuos de *Steatornis caripensis* observados en los siete meses de muestreo.

**Tabla 1.** Especies de semillas y cantidades recolectadas en la cueva, durante el periodo de estudio comprendido entre abril y diciembre de 2011.

Familias/Especies	Semillas Totales							
	Abril	Mayo	Junio	Sin muestreo	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<b>ARECACEAE</b>								
<i>Bactris setulosa</i>	2	8	7		3	1	0	0
<i>Bactris gasipaes</i>	3	5	4		2	2	1	1
<i>Ceroxylon quinduense</i>	2	0	4		0	7	10	8
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	12	6	4		0	3	0	0
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	7	3	2		1	1	5	3
<i>Chamaedorea linearis</i>	5	4	1		1	3	2	2
<i>Euterpe precatoria</i>	0	7	4		0	3	1	0
<i>Geonoma weberbaueri</i>	2	5	7		4	4	3	2
<i>Oenocarpus bataua</i>	9	8	8		0	0	7	10
<i>Prestoea acuminata</i>	0	6	3		0	4	2	2
<b>LAURACEAE</b>								
<i>Ocotea floribunda</i>	5	3	1		0	0	0	0
<i>Persea caerulea</i>	0	0	6		2	1	0	0
<i>Aniba perutilis</i>	0	1	1		0	0	0	2
<i>Nectandra acutifolia</i>	6	5	3		2	0	0	0
<i>Beilschmiedia pendula</i>	5	2	1		0	0	0	0
<b>MYRTACEAE</b>								
<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	0	0	3		0	0	1	0
<b>TOTAL</b>	<b>58</b>	<b>63</b>	<b>59</b>		<b>15</b>	<b>29</b>	<b>32</b>	<b>30</b>

especies que presentaron mayor abundancia de semillas durante los meses muestreados fueron *Oenocarpus bataua*, *Ceroxylon quinduense* y *Geonoma weberbaueri* (Arecaceae); las que presentaron menor frecuencia fueron *Beilschmiedia pendula* y *Aniba perutilis* (Lauraceae) y *Myrcianthes leucoxylla* (Myrtaceae). El índice bajo de dominancia de Simpson (DSp = 0.078) del número de semillas de las 16 especies registradas indica que no había una especie dominante durante todos los meses muestreados. Sin embargo, hubo una diferencia significativa de las frecuencias de aparición de semillas de

diferentes especies entre las temporadas de lluvia y sequía (Fig. 6). En la época lluviosa hubo diferencias significativas ( $\chi^2$ ,  $p < 0.05$ ) entre los números de semillas recogidas de las diferentes especies; 50% del consumo de los guácharos era de solo cinco especies (*O. bataua*, *C. parvifrons*, *B. setulosa*, *G. weberbaueri* y *Nectandra acutifolia*). Para la temporada de sequía también hay diferencias significativas con un valor de ( $p < 0.01$ ): en esta temporada el 50% del consumo de los guácharos estuvo representado en solo tres especies (*O. bataua*, *G. weberbaueri* y especialmente *C. quinduense*).

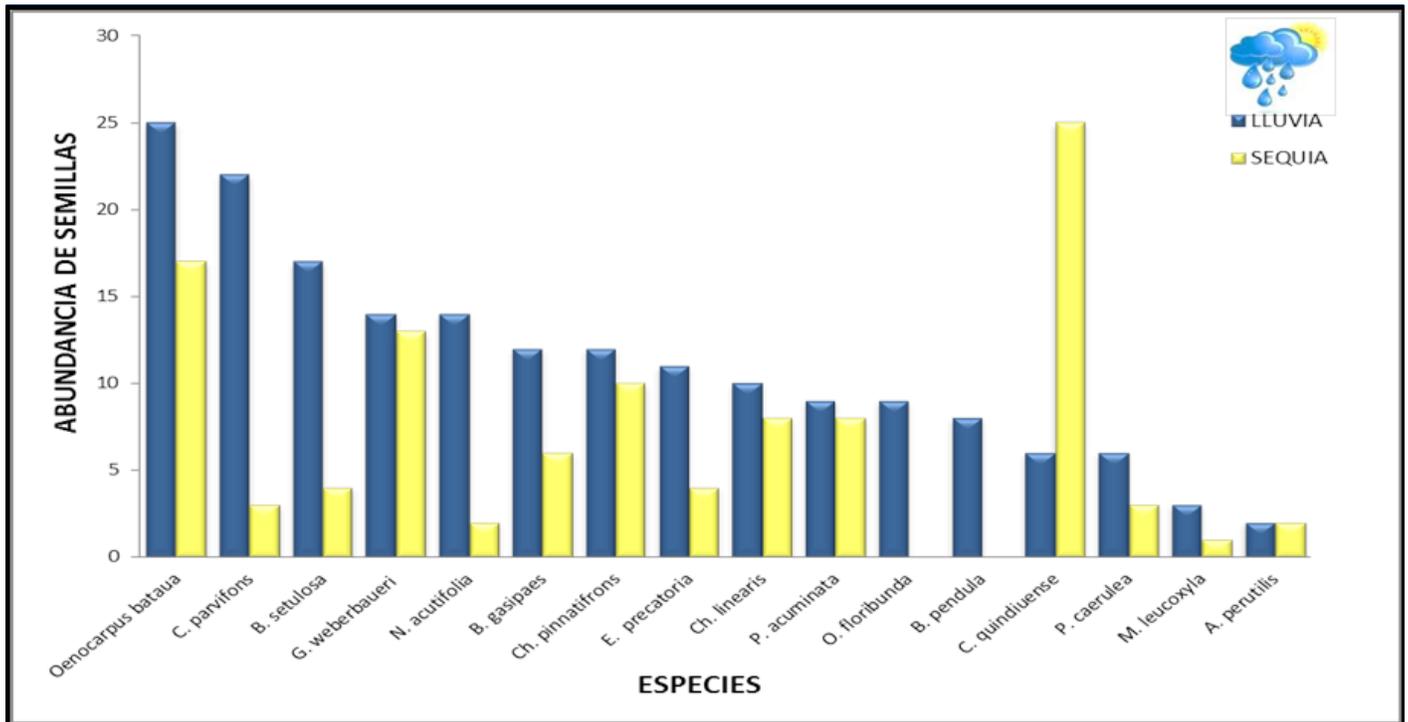


Figura 6. Comparación de cantidad de semillas colectadas por especie vegetal en la temporada de lluvia y la temporada de sequía.

Se recolectó la mayor cantidad de semillas en los meses de abril, mayo y julio, coincidiendo con la temporada de lluvia en el área de estudio. En contraste, registré menor cantidad de semillas en los meses de septiembre a diciembre, coincidiendo con una temporada de disminución de lluvias y entrando a la temporada de sequía. Sin embargo, *C. quindiuense* presentó en la temporada de sequía un aumento en el número de semillas recolectadas debido a que fructificaba desde octubre a enero. La mayoría de las especies de palmas registradas en este estudio fructificaban a lo largo del año (Galeano & Bernal 2010), mientras las especies de Lauraceae fructificaban principalmente en la primera mitad del año, que coincide con el período de lluvias.

*Análisis de la composición química y nutricional de los frutos recolectados.*- En general, las aves en esta zona consumieron una dieta más rica en lípidos aportada por las lauráceas y carbohidratos aportados por las palmas (Tabla 2). No encontramos diferencias significativas (pruebas U

de Mann-Whitney) entre las especies de las familias Arecaceae y Lauraceae para el contenido de grasa ( $p=0.245$ ), proteína ( $p=0.697$ ), agua ( $p=0.897$ ), fibra ( $p=0.698$ ) y cenizas ( $p=0.518$ ); sin embargo, las especies de Arecaceae contenían mayores contenidos de carbohidratos ( $p=0.028$ ) y *O. bataua* y *Ch. linearis* presentaron cantidades notablemente altas de proteínas. Puede ser que *C. quindiuense*, *Ch. linearis*, *O. bataua* y *N. acutifolia* sean las más consumidas por las aves debido a sus contenidos de carbohidratos, proteína, fibra y grasa, mayores que las demás especies analizadas.

También se realizó un análisis de componentes principales (PCA), para describir el comportamiento de las especies según los porcentajes de los componentes nutricionales de cada una (Fig. 7). En este análisis, las variables son transformadas en vectores, los cuales tienen magnitudes que representan los contenidos relativos de cada componente de los frutos; las especies son transformadas en puntos, los cuales

**Tabla 2.** Composición y contenido nutricional de la pulpa de frutos consumidos por el guácharo, encontrados durante los muestreos en la reserva de los Ríos Blanco y Negro y en zonas aledañas.

FAMILIAS / ESPECIES	CONTENIDO NUTRICIONAL											
	% Grasa	DS	% Proteína	DS	% Carboh	DS	% Agua	DS	% Fibra	DS	% Cenizas	DS
<b>ARECACEAE</b>												
<i>B. gasipaes</i>	5.42	±0.50	3.02	±0.42	36.21	±0.50	50.03	±0.30	1.04	±0.50	0.85	±0.31
<i>C. quinduense</i>	2.40	±0.21	6.31	±0.21	37.30	±0.31	35.32	±0.50	2.4	±0.21	5.22	±0.31
<i>Ch. linearis</i>	1.83	±0.62	14.30	±0.50	27.50	±0.50	32.00	±0.31	7.83	±0.50	6.31	±0.21
<i>E. precatória</i>	0.25	±0.21	3.02	±0.21	20.62	±0.21	52.02	±0.42	0.61	±0.64	1.15	±0.22
<i>G. weberbaueri</i>	1.50	±0.80	1.31	±0.62	24.11	±0.82	43.07	±0.50	0.69	±0.55	0.76	±0.61
<i>O. bataua</i>	12.41	±0.22	16.71	±0.22	27.1	±0.21	32.03	±0.31	9.4	±0.32	1.21	±0.20
<b>LAURACEAE</b>												
<i>P. caerulea</i>	10.30	±0.40	7.20	±0.41	17.03	±0.20	41.31	±0.50	3.05	±0.41	1.76	±0.20
<i>A. perutilis</i>	2.33	±0.31	6.50	±0.33	12.11	±0.20	54.05	±0.52	12.02	±0.33	1.58	±0.21
<i>N. acutifolia</i>	32.01	±0.40	6.10	±0.32	8.04	±0.41	32.03	±0.41	7.21	±0.32	2.83	±0.41
<b>MYRTACEAE</b>												
<i>M. leucoxylla</i>	1.02	±0.12	1.21	±0.10	14.80	±0.21	69.60	±0.22	0.77	±0.10	0.43	±0.21

se ubican según el valor de cada una de las variables que caracterizan a cada especie, así que las especies con mayor cantidad de grasa son *O. bataua* y *N. acutifolia*, las especies con mayor cantidad de carbohidratos son *C. quinduense*, *B. gasipaes* y *Ch. linearis*; respecto al contenido de proteína las especies con mayor cantidad son *O. bataua* y *Ch. linearis*; las que tienen más fibra *A. perutilis*, *O. bataua* y *Ch. linearis* respectivamente. Las especies *C. quinduense*, *Ch. linearis*, *O. bataua*, *A. perutilis* y *N. acutifolia* son muy similares en cuanto a porcentajes de contenidos nutricionales, mientras que *E. precatória* y *G. weberbaueri* presentan similitud de porcentajes entre las dos, a diferencia de *B. gasipaes*, *P. caerulea*, y *M. leucoxylla* que son las especies que presentan las menores similitudes en términos de porcentajes de contenidos nutricionales de las 10 especies analizadas.

*Distancias posiblemente recorridas por los guácharos en su forrajeo.*- Solamente tres de las especies registradas en la dieta de los guácharos de la colonia fueron disponibles a cortas distancias de la cueva (Tabla 3). *G. weberbaueri* es abundante

y *C. quinduense* es poco común dentro de 5-7 km de la cueva en el bosque de la Finca Cárpatos estudiado por Stiles & Rosselli (1998) y hay poblaciones de *M. leucoxylla* en varios sitios del PNN Chingaza y sus alrededores (pers. obs.). El consumo de *M. leucoxylla* en particular podría reflejar más su disponibilidad localmente que su modesto valor nutricional (cf. Tabla 2). Las demás especies registradas se encontraron en bosques secundarios de zonas más bajas como los municipios de Choachí y Fómeque en el departamento de Cundinamarca y Restrepo y Cumaral en el departamento del Meta como en el caso de *O. bataua*, *B. gasipaes*, *Ch. linearis* y *A. perutilis*, es importante resaltar que mayoría de las especies consumidas por los guácharos se encuentran a elevaciones más bajas y en muchos casos, para encontrarlas se requiere viajar entre 50 y 150 km, a elevaciones entre 500 y 1800 m debajo de la cueva.

*Monitoreo del desarrollo de los pichones.*- Se registraron siete nidos en la cueva ocupados por guácharos pero solo para cuatro hubo evidencias de reproducción. En los dos nidos accesibles para

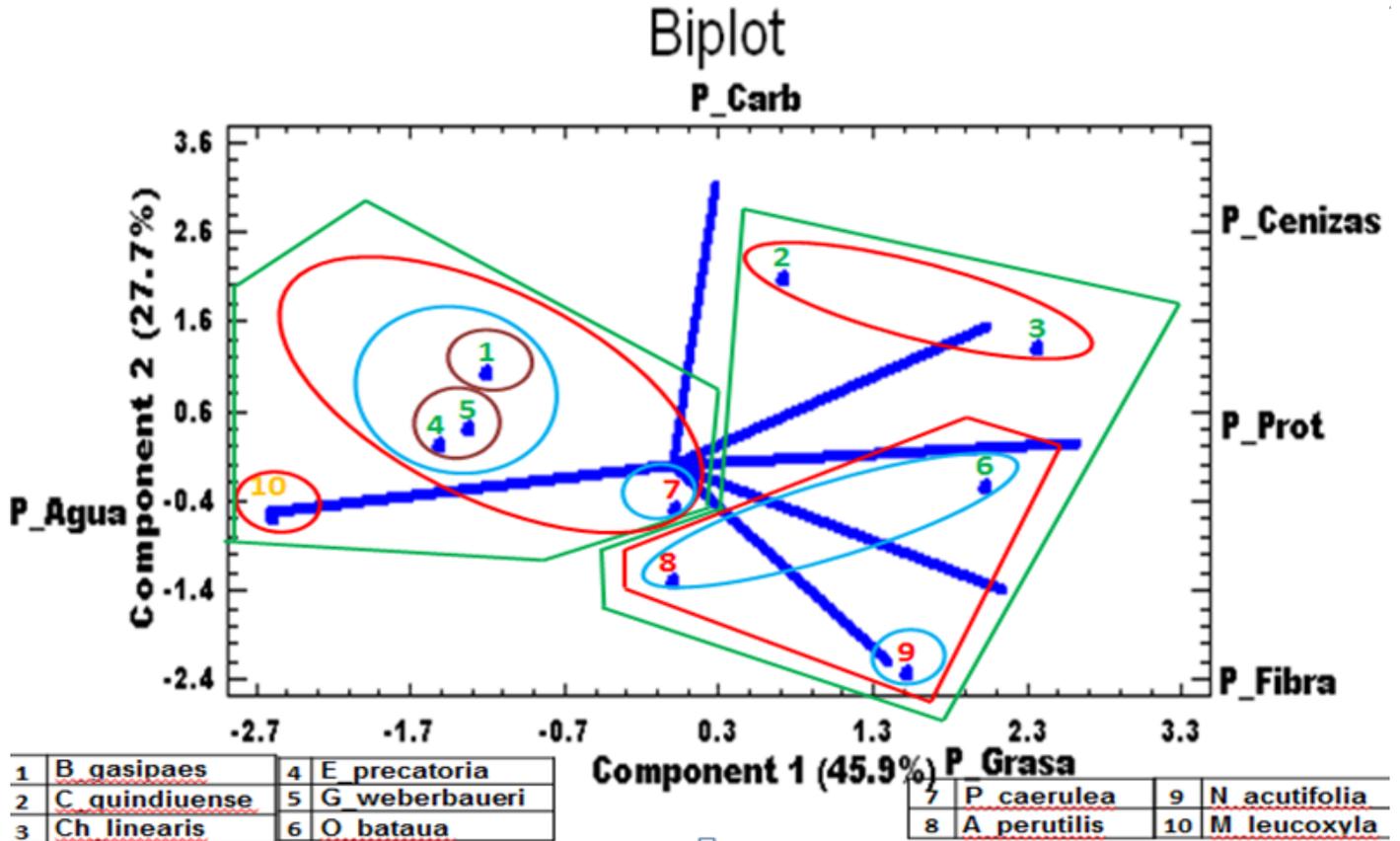


Figura 7. Análisis de componentes principales de especies y contenidos nutricionales analizados para diez especies de la dieta de *S. caripensis* en este estudio. En azul: los componentes de los frutos (carbohidratos, cenizas, proteínas, fibra y grasa). Los círculos agrupan especies con diferentes grados de similitud en sus composiciones. Véase el texto para detalles.

monitoreo, la presencia de huevos se registró en abril, en mayo se registraron 3 polluelos y hasta el mes de octubre se vio a los polluelos en su nido; posteriormente en noviembre se vio a los polluelos volando al lado de sus padres dentro de la cueva y finalmente en diciembre no se observó a ningún polluelo en su nido. Lo anterior sugiere que la incubación va de abril a mayo y la crianza se extendió desde junio hasta principios de noviembre en la cueva del P.N.N Chingaza (Fig. 8). Era imposible hacer observaciones en los meses de julio y agosto debido al aumento considerable en la precipitación en el parque Chingaza; en estos meses la cueva se inundó completamente, lo que hizo imposible el acceso y la toma de datos. Sin embargo, según los datos de Snow (1962 *a,b*), no hubo tiempo durante este lapso para comenzar otra anidación y permitir que los

polluelos alcancen el estado de desarrollo observado en septiembre. Por esto, concluyo que los polluelos observados de tamaño grande y completamente emplumados en septiembre eran los mismos observados apenas comenzando el crecimiento de sus plumas en junio.

Aunque no se siguió un monitoreo continuo para observar todos los cambios de los polluelos a volantones, se realizó el cálculo de días en cada uno de los estadios mencionados, según las observaciones realizadas durante los meses muestreados y adicionando los días en los cuales no se pudo hacer observación (julio y agosto), debido a que durante este tiempo los polluelos continuaron su periodo de crecimiento. Cabe resaltar que el cálculo de días para cada uno de los estados corresponde a una aproximación

**Tabla 3.** Ámbitos elevacionales y distancias desde la cueva que tendrían que volar los guácharos para llegar a las elevaciones habitadas por cada especie, y hasta llegar a la población abundante más cercana según los registros del Herbario Nacional Colombiana.

Familia-Especie	Ámbito elevacional	Distancias desde la cueva (km)
<b>Arecaceae</b>		
<i>Bactris setulosa</i>	0-1800	40-300
<i>B. gasipaes</i>	0-1800	55-220
<i>Ceroxylon quinduense</i>	1800-3100	<5-100
<i>C. parvifrons</i>	1900-3200	60-300
<i>Chamaedorea linearis</i>	300-1800	50-100
<i>C. pinnatifrons</i>	0-2500	20-100
<i>Euterpe praecatoria</i>	0-2000	60-250
<i>Geonoma weberbaueri</i>	1200-3150	<5
<i>Oenocarpus bataua</i>	0-1000	90-150
<i>Prestoea acuminata</i>	1500-2600	50-100
<b>Lauraceae</b>		
<i>Ocotea floribunda</i>	300-1900	60-150
<i>Aniba perutilis</i>	0-2400	80-150
<i>Nectandra acutifolia</i>	1000-1600	70-150
<i>Beilschmeidia pendula</i>	1500-2700	70-100
<b>Myrtaceae</b>		
<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	2200-3100	<5-15

derivada de las observaciones y que en ningún momento constituye el tiempo exacto de los estadios de los polluelos de guácharos. Se estima que puede haber un margen de error de hasta 20 días debido a que no se observó el día exacto de la postura del primer huevo en cada uno de los nidos. En resumen, estimo un total de aproximadamente 28 semanas (cinco o seis meses) para el desarrollo de los polluelos desde la puesta del primer huevo hasta dejar el nido y convertirse en volantones (Fig. 9). Las demás semanas contabilizadas permiten inferir que en promedio, cada uno de los estadios de desarrollo de los polluelos de guácharo duraba aproximadamente tres semanas en esta cueva.

## Discusión

*El ambiente dentro de la cueva.*- La presencia continua de agua en la cueva fue importante en la amortiguación de las fluctuaciones en estos parámetros afuera de la cueva, permitiendo una tasa de desarrollo lenta pero constante de los polluelos y por ende, sus demandas de alimento de los adultos. Este efecto amortiguador del agua fue sugerido para explicar la anidación colonial debajo de un puente de un colibrí altoandino de Ecuador (Solano-Ugalde 2008).

*Tamaño de la población de S. caripensis.*- La población de *S. caripensis* presentó diferencias en el número de individuos contados en el periodo de muestreo con respecto a las temporadas climáticas del área de estudio. En diciembre se registró el menor número de individuos: probablemente tuvieron que volar más lejos para alimentarse y muchos de ellos no regresaron a la cueva cada día, a diferencia de mayo donde se observó mayor cantidad de guácharos, coincidiendo con los meses de mayores valores de precipitación en el área de estudio. Al parecer en la temporada de sequía, los individuos se ven obligados a desplazarse a otros bosques en busca de alimento u otras cuevas cercanas con mejores refugios, sin embargo se desconocen cuevas cercanas a la del presente estudio. Bosque (1978) sugirió que tales comportamientos pueden ser debido a la disminución de algunos frutos de lauráceas y arecáceas en las zonas donde habitualmente se alimentan.

*Frutos consumidos por S. caripensis.*- Los resultados obtenidos en este estudio no difieren mucho de los encontrados en las cuevas de Venezuela, Trinidad y Ecuador y el estudio realizado en Ubalá – Cundinamarca por Alvarado-Macías & Rojas-Lizarazo (2011), en cuanto a las principales familias de plantas consumidas (Lauraceae y Arecaceae), pero sí en cuanto al

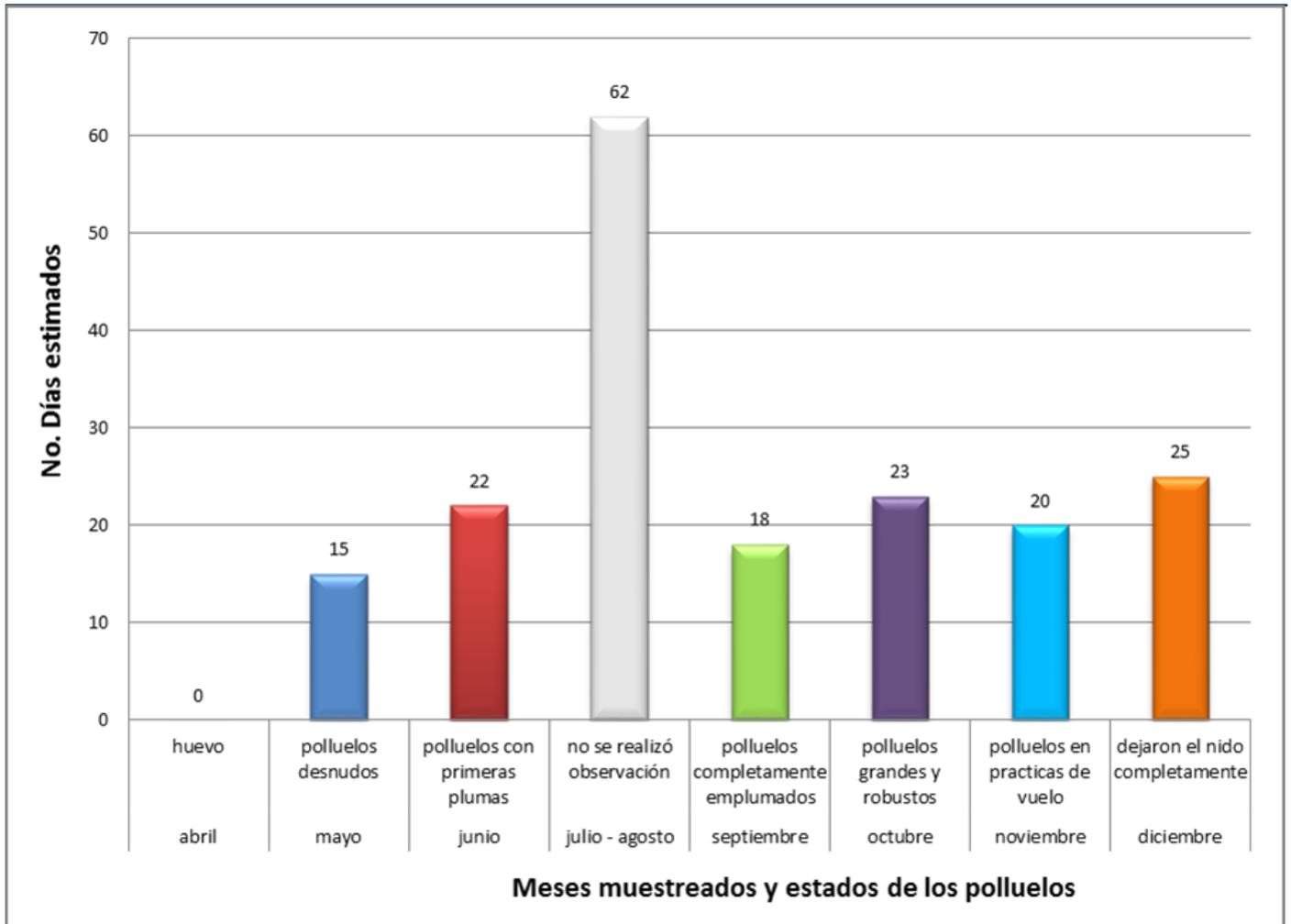


Figura 8. Duración de desarrollo de los polluelos de guácharo por días estimados en el P.N.N. Chingaza.

número total de semillas encontradas, dada la corta duración del periodo de muestreo (7 meses para este estudio) en comparación con el periodo de muestreo de los demás estudios que osciló entre 15 y 30 meses.

La evidente preferencia de los guácharos de consumir frutos de las familias Lauraceae y Areaceae en todas las colonias estudiadas permite considerarla como un ave altamente especialista, que en localidades específicas generalmente solo cuenta con unas pocas especies para su dieta. Bosque *et al.* (1995) afirmaron que debido al hecho de que los guácharos se basen solo en frutos para el mantenimiento y crianza de sus polluelos, deben enfrentarse a presiones selectivas para maximizar

su desarrollo. Los movimientos de forrajeo de aves frugívoras tropicales son un aspecto importante para entender sus estrategias de alimentación, especialmente para las aves que permanecen largos periodos de tiempo en sus lugares actuales de alimentación cuando los recursos disminuyen (Jordano 1992).

Al comparar la dieta del guácharo registrada en este estudio y lo reportado para otras colonias de altitudes más bajas, las principales coincidencias se encuentran entre las familias Areaceae y Lauraceae. Se registraron mayores coincidencias con el trabajo de Bosque *et al.* (1995) en Venezuela. Las especies de plantas que se registran para ambos estudios son: en Areaceae (*Bactris setulosa*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma*

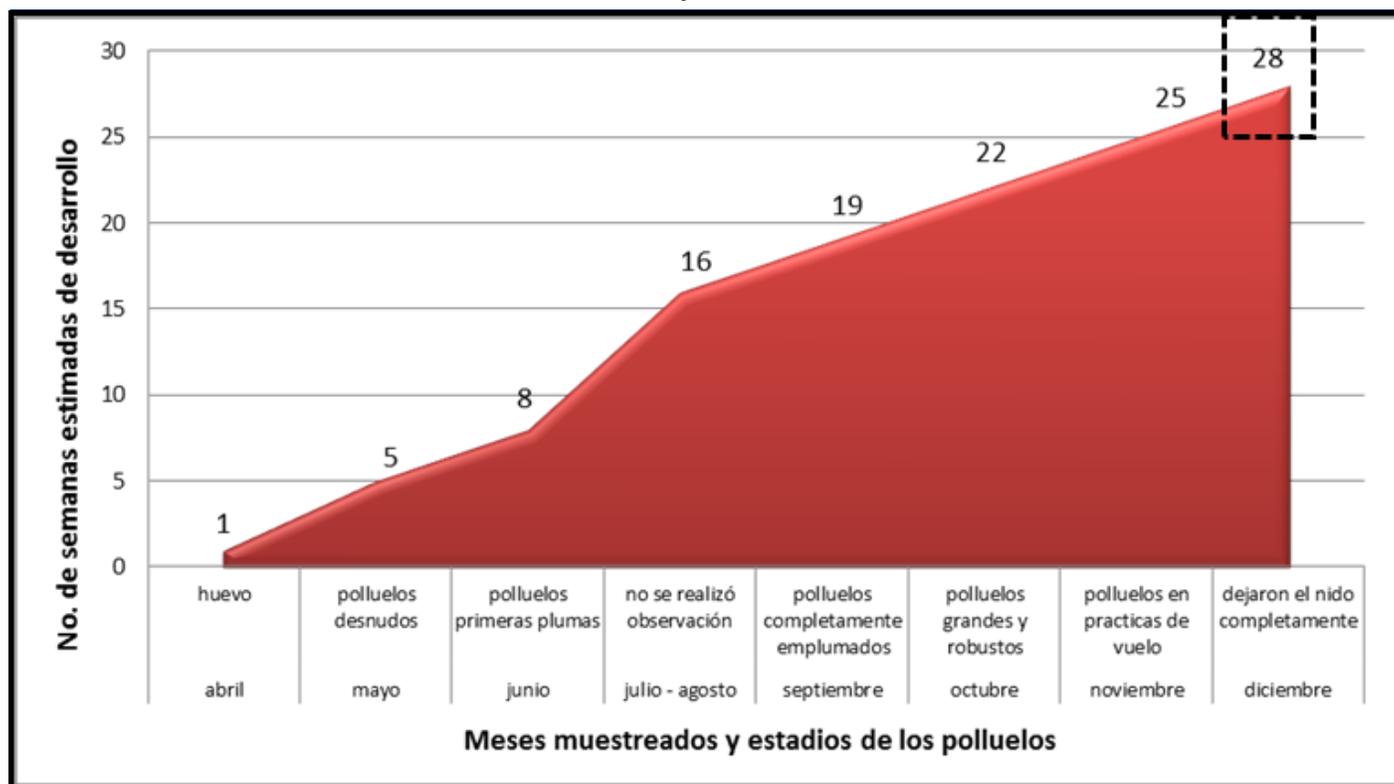


Figura 9. Duración de desarrollo de los polluelos de guácharo por semanas en el P.N.N. Chingaza.

*densa* (citado como *weberbaueri*), *Oenocarpus bataua* (citado en el género *Jessenia*) y en Lauraceae (una especie de *Nectandra*, una de *Beilschmiedia* y *Persea caerulea*). A diferencia de lo reportado por Bosque en Venezuela, en este estudio no se registraron especies de Burseraceae ni Araliaceae, pero sí una especie de la familia Myrtaceae (*Myrcianthes leucoxylla*).

Se evidenció que las especies con periodos de fructificación bien definidos registradas en este estudio fueron las de la familia Lauraceae y Myrtaceae. Lo anterior sugiere que los guácharos tienen una dieta relativamente estrecha en su ámbito de forrajeo, la cual puede estar determinada por la disponibilidad de frutos maduros en las diferentes temporadas del año (Rojas 2012). Sin embargo, el hecho de que las palmas presenten disponibilidad de frutos durante todo el año es una ventaja para las aves, sobre todo cuando escasea el alimento y hace que se deba volar mayores distancias de las acostumbradas para conseguir los frutos

seleccionados (Thomas *et al.* 1993). La misma existencia de la colonia de Chingaza podría ser posible debido a la capacidad de los adultos a volar a distancias de 70 km o más para conseguir algunos de los frutos más ricos en nutrientes para alimentar a sus pichones (Holland *et al.* 2009).

*Composición nutricional de la pulpa de los frutos recolectados en el P.N.N. Chingaza.*- Las características más distintivas de los pericarpos que consumen los guácharos son su alto contenido de lípidos, un mediano a bajo contenido de agua y proteína y un elevado contenido de energía; estas propiedades tienen importantes consecuencias para los hábitos frugívoros de estas aves, así como sus interacciones con las plantas de las cuales se alimentan. En cuanto a los valores nutricionales de los frutos consumidos por *S. caripensis* en Chingaza, estas aves consumieron una dieta más rica en lípidos aportada por las lauráceas y carbohidratos aportados por las palmas. Es importante señalar que la cantidad promedio de

lípidos (6.94%) y carbohidratos (22.4%) del contenido de las pulpas consumidas por el guácharo en la cueva de Chingaza es muy diferente a lo reportado por Bosque y Snow en sus estudios, lo cual puede estar relacionado con los métodos empleados en cada uno de los laboratorios para la realización de los análisis y la diferencia de altitud de las colonias (2.900 m para Chingaza versus 500 y 800 m en las otras), donde los guácharos podrán requerir un poco más de carbohidratos para su termorregulación. El uso de esta fuente de alimento rica en energía tiene importantes consecuencias sobre los hábitos frugívoros de los guácharos, debido a que comúnmente crían 2 o 3 polluelos con una dieta a base de frutos. Bosque *et al.* (1995) afirmaron que la eficiente utilización de la energía en la dieta del guácharo debe estar asociada a una extracción competente de lípidos, ya que la digestión y absorción de éstos es un proceso complejo que llevaría más tiempo que si se consumiera otro tipo de dieta, por ejemplo una con altos contenidos proteicos. Es notable que las palmas más ricas en proteínas (*O. bataua*) y grasa (*B. gasipaes*) probablemente requieren recorrer distancias de 70 km o más hasta poder encontrar poblaciones abundantes. Evidencia circunstancial que sugiere que a veces los guácharos atraviesan la Sabana de Bogotá e incluso, la ciudad de Bogotá: hay tres ejemplares en la colección ornitológica del Instituto de Ciencias Naturales recolectados dentro del casco urbano de la ciudad y F. G. Stiles y L. Rosselli (comunicación personal) observaron un guácharo de día dentro de la Reserva Natural Chicaque a *ca.* 1600 m de elevación, en los bosques de la vertiente del río Magdalena, a *ca.* 45 km de la cueva.

En los guácharos el tiempo de retención de los lípidos es alto y se evidencia fundamentalmente en el peso que alcanzan sus polluelos, que alcanza el doble del peso de un adulto, razón por la que permanecen mucho tiempo en el nido antes de

abandonarlo (Thomas 1999). Tales motivos sugieren que estas aves deban disponer de unos rasgos específicos gastrointestinales que les permitan procesar de manera eficiente frutos ricos en lípidos. Desafortunadamente, no fue posible acceder directamente a los nidos para pesar los pichones en este estudio.

Otro aspecto relevante del contenido nutricional de los frutos consumidos por los guácharos de Chingaza son sus bajos promedios de proteína (6.56%), los cuales podrían ser indispensables para el desarrollo de otros frugívoros. Thomas *et al.* (1993) plantean que la deficiencia en el consumo de proteína en los guácharos debe ser compensada por grandes cantidades de lípidos y asimilación de energía para coadyuvar al proceso de desarrollo de los pichones durante la temporada de crianza. Los resultados de sus investigaciones ratificaron que el exceso de una dieta altamente energética es indispensable sobre todo en la primera mitad del periodo de crecimiento; no obstante, para la última parte del crecimiento los polluelos de los guácharos continúan acumulando mayores cantidades de grasa que los de otras aves y esta siempre es superior al consumo de proteínas. El lento crecimiento de los polluelos podría sugerir una disminución importante en los requerimientos diarios de proteína (Bosque & Parra 1992).

*Desarrollo de los pichones.* - En el presente estudio se encontró que la postura de huevos empezó en abril y la crianza de los polluelos empezó en mayo, se prolongó hasta noviembre y coincidió con la temporada de lluvias del área de estudio así como con la mayor disponibilidad de frutos sobre todo de especies de lauráceas. En otras cuevas de Venezuela y Trinidad la crianza también presentaba un pico pronunciado alrededor de abril y mayo. Sin embargo, Vizcarra (2010) reportó que en Perú la incubación va desde septiembre a octubre y la cría de polluelos desde noviembre

hasta marzo. Roca (1994) y Bosque *et al.* (1995) encontraron que la temporada de crianza iba desde abril hasta septiembre, teniendo una estrecha correspondencia entre la crianza y la mayor disponibilidad de frutos de lauráceas. En contraste, Snow (1962) reportó que en Trinidad, donde el ambiente es menos estacional que en Venezuela, los guácharos tienen una temporada reproductiva mucho más larga y aparentemente menos sincrónica, pues algunos huevos se presentaron en abril y otros en julio.

Bosque & Parra (1992) y Roca (1994) encontraron que los polluelos de guácharos pasaban más de 110 días en el nido y que presentaban depósitos de grasa que los hacían aproximadamente un 50% más pesados que los adultos antes de volar. Esto se debe de una dieta rica en lípidos pero pobre en proteína, lo cual parece limitar el crecimiento en esta especie y en frugívoros en general. Criar polluelos con una dieta exclusivamente a base de frutos es muy raro entre las aves (Morton 1973, Foster 1978). Uno de los resultados más relevantes en este estudio es el tiempo del desarrollo de los polluelos (5 a 6 meses), *ca.* 30% más largo que en otras colonias donde se ha estudiado la dieta del guácharo hasta ahora. Esta demora en el levantamiento de las crías podría estar influenciada por el tipo de dieta ingerida, si se tiene en cuenta que las aves en Chingaza consumieron frutos más ricos en lípidos y pobres en proteína, y por las bajas pero constantes temperaturas registradas en la cueva (10° C). Esto sugiere que gran parte de la energía asimilada por los guácharos en su dieta estaba siendo gastada principalmente en el proceso de termorregulación y en menor proporción en el proceso de crecimiento, especialmente en las primeras etapas antes de emplumarse. Bosque & Parra (1992) encontraron que los guácharos seleccionaban frutos con altos contenidos de lípidos pero generalmente con bajos contenidos de proteína, de esta manera les era más fácil a los polluelos asimilar la energía consumida y acumular

depósitos de grasa, que tiene menor digestibilidad que la proteína. Estas características de extracción y asimilación eficiente de energía los hace diferentes de las demás especies de frugívoros y en parte es debido a sus adaptaciones fisiológicas (Levey 1993), ya que el hecho de poseer grandes cantidades de grasa en su cuerpo en la etapa de pichones les ayuda en el proceso de termorregulación, principalmente cuando sus padres dejan el nido para salir a forrajear (Thomas *et al.* 1993).

## Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a J. Alvarado por su incondicional apoyo en la fase de campo. F. Gary Stiles apoyó y orientó este estudio y ayudó mucho en la redacción del manuscrito. La Unidad Especial de Parques Naturales Nacionales otorgó el permiso de investigación, R. Bernal corroboró las identificaciones de algunas especies de palmas, D. Galindo ofreció su asesoría en el procesamiento de los datos, y S. Córdoba y P. Rodríguez colaboraron con la revisión del texto. También agradezco los comentarios de Carlos Bosque y un revisor anónimo para sus comentarios constructivos sobre el texto.

## Literatura citada

- ALVARADO-MACIAS, J. & G. ROJAS-LIZARAZO, 2011. Registro de una población de guácharos (*Steatornithidae: Steatornis caripensis*) en el municipio de Ubalá, Cundinamarca, Colombia. *Revista Ciencia en Desarrollo* 3:129-144.
- BERNAL DE RAMÍREZ, I. (ed.) 1998. Análisis de alimentos. Guadalupe Ltda. Bogotá, Colombia.
- BOSQUE, C. 1978. La distribución del guácharo, *Steatornis caripensis* en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 9:29-48.
- BOSQUE, C. & O. de Parra. 1992. Digestive efficiency and rate of food passage in Oilbird nestlings. *Condor* 94:557-571.
- BOSQUE, C., R. RAMÍREZ & D. RODRÍGUEZ. 1995. The diet of the Oilbird in Venezuela. *Ornitología Neotropical* 6:67-88.
- CALCHI, R. 1993. Distribución y estado actual del guácharo (*Steatornis caripensis*) en el estado de Zulia, Venezuela. *El Guácharo* 32:1-49.

- FOSTER, M. S. 1978. Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. *Tropical Ecology* 19:131-154.
- GALEANO, G. & R. BERNAL. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- GRIFFIN, D. R. 1953. Acoustic orientation in the oilbird (*Steatornis caripensis*). *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 39:884-893.
- HERRERA, F. 2003. Distribución actualizada de las colonias de Guácharos (*Steatornis caripensis*) en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 37:31-40.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 2001. Guía de la aves de Colombia. Princeton University Press/American Bird Conservancy, Imprelibros S.A., Cali, Colombia.
- HOLLAND, R.A., M. WIKELSK, F. KÜMMETH & C. BOSQUE. 2009. The life of Oilbirds: new insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *Plos One* 4:1-6.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. Págs. 105-156 en: M. Fenner (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International, UK.
- LEVEY, D. J. 1993. Consequences of a fruit diet. Págs. 109-114 en: Barthlott, W. Naumann, C. M., Schmidt Loske, K. & K. L. Schuchmann (eds.). *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungs Institut and Museum Alexander Koenig. Bonn, Germany.
- MORTON, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalist* 107:8-22.
- NIELSEN, S. (ed.) 2003. *Food Analysis Laboratory Manual*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York, USA.
- RAMÍREZ, R. 1987. Desarrollo y supervivencia de los pichones de Guácharo, *Steatornis caripensis*, en la Cueva del Guácharo, Edo. Monagas. Thesis Lic., Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.
- ROCA, R. L. 1994. Oilbirds of Venezuela: Ecology and Conservation. *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, no. 24. Cambridge, MA.
- ROSHOLT, D.S. & W. CORDERO. 1995. Bolfor (4):5, Informe de Proyecto de manejo forestal sostenible. Proteger las aves para conservar el bosque. Bolivia. [En línea] [<http://www.abc.gov.bo/gsa/EEIA/Abapo%20-%20Camiri/CAP13.pdf>].
- SNOW, D.W. 1961. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. W.I. Part 1. General behavior and breeding habits. *Zoologica* 46:27-48.
- SNOW, D. W. 1962. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. W.I. Part 2. Population, breeding, ecology and food. *Zoologica* 49:199-220.
- SNOW, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- SNOW, B.K. 1979. The oilbirds of Los Tayos. *Wilson Bulletin* 91:457-461.
- SOLANO-UGALDE, A. 2008. High in the andes: colonial nesting of the Ecuadorian Hillstar (*Oreotrochilus Chimborazo*: Trochilidae) under a bridge. *Ornitología Colombiana* 6:86-88.
- STILES, F. G. & L. ROSSELLI. 1998. Inventario de las aves de un bosque altoandino: comparación de dos métodos. *Caldasia* 20:29-43.
- TANNENBAUM, B. & P. WREGE. 1978. Ecology of the guácharo (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *Boletín de la Academia Venezolana de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 38:83-90.
- THOMAS, D. W., C. BOSQUE & A. ARENDS. 1993. Development of thermoregulation and the energetics of nestling Oilbirds (*Steatornis caripensis*). *Physiological Zoology* 66: 322-348.
- THOMAS, T.B. 1999. *Handbook of the birds of the world*. Volume 5. Barn – Owls to Hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona.
- VARGAS, O. Y P. PEDRAZA. 2004. Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. Gente Nueva Editorial. Bogotá, Colombia.
- VIZCARRA, J.K. 2010. *Biologist* (Lima). 8:112-116.
- ZERDA-O., E. & E. J. CORREA. 1988. Registro de una colonia de nidación de guácharos *Steatornis caripensis* Humboldt (Steatornithidae). *Revista Facultad de Ciencias, Universidad Javeriana* 1:123-130.

*Recibido:* 09 de marzo de 2014 *Aceptado:* 15 de diciembre de 2015