



Universidad del
Rosario

ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LAS COLONIAS DE GUÁCHAROS (*Steatornis caripensis*) EN CUEVAS DEL DEPARTAMENTO DE SANTANDER.

Juan Diego Pineda Dueñas

Universidad del Rosario
Facultad de ciencias naturales
Bogotá D. C, Colombia
2023

ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LAS COLONIAS DE GUÁCHAROS (*Steatornis caripensis*) EN CUEVAS DEL DEPARTAMENTO DE SANTANDER.

Juan Diego Pineda Dueñas

Tesis presentada como requisito para obtener el título de:

Biólogo

Director

Adriana A. Maldonado Chaparro

Co-director

Gustavo Alarcón Nieto

**Facultad de ciencias naturales
Biología
Universidad del Rosario
Bogotá D. C, Colombia
2023**

ABSTRACT

Population estimation is key to establishing population trends and assessing extinction risks of a species. In studies of colonial or nocturnal birds, traditional estimation methods present biases that make it difficult to trust and interpret the results, creating the need to generate new techniques to overcome these difficulties. The oilbird (*Steatornis caripensis*) is a strictly frugivorous nocturnal and colonial bird that roost in caves. In areas with continuous forests, colonies can be as large as 20,000 individuals. However, information on colonies inhabiting areas with fragmented forests is yet scarce. My goal was to estimate the size of oilbird colonies in nine caves in the department of Santander, Colombia, using a method a standardized a point-count method coupled with thermal cameras outside and inside the caves. My results indicate that colony size varied between 11 and 1524 individuals in the months of January and June, and showed no differences between breeding and non-breeding seasons. Also, between 0 and 34.7% of the total population of the colony remained in the cave after a strong peak of activity. My estimations based on thermal imaging are comparable with the traditional point count method and provide additional advantages such as data storage, and can be analyzed in other aspects, this supports the use of non-invasive technology in the study of wildlife.

RESUMEN

La estimación de la población es clave para establecer tendencias poblacionales y evaluar los riesgos de extinción de una especie. En estudios de aves coloniales o nocturnas, los métodos tradicionales de estimación presentan sesgos que dificultan la confianza y la interpretación de los resultados, lo que crea la necesidad de generar nuevas técnicas que superen estas dificultades. El guácharo (*Steatornis caripensis*) es un ave nocturna y colonial estrictamente frugívora que se posa en cuevas. En zonas con bosques continuos, las colonias pueden alcanzar los 20.000 individuos. Sin embargo, la información sobre colonias que habitan zonas con bosques fragmentados es aún escasa. Mi objetivo era estimar el tamaño de las colonias de aves oleícolas en nueve cuevas del departamento de Santander, Colombia, utilizando un método estandarizado de recuento por puntos junto con cámaras térmicas en el exterior y el interior de las cuevas. Mis resultados indican que el tamaño de las colonias varió entre 11 y 1524 individuos en los meses de enero y junio, y no mostró diferencias entre las estaciones reproductiva y no reproductiva. Asimismo, entre el 0 y el 34,7% de la población total de la colonia permaneció en la cueva tras un fuerte pico de actividad. Mis estimaciones basadas en imágenes térmicas son comparables con el método tradicional de recuento por puntos y brindan

ventajas adicionales como el almacenamiento de los datos, y pueden ser analizados en otros aspectos, esto respalda el uso de tecnología no invasiva en el estudio de la vida silvestre

KEYWORDS

Colonial birds, Colony size, Point count, Seasonal variation, Thermal camera

PALABRAS CLAVE

Aves coloniales, Tamaño de la colonia, Conteo por puntos, Variación estacional, Cámara térmica

1. INTRODUCCIÓN

La ecología de poblaciones se centra en entender las fluctuaciones del tamaño poblacional de las especies y su relación con los factores ambientales que la afectan (Galetto, 2009). El número de individuos en una población está influenciado por factores extrínsecos bióticos y abióticos y por aspectos intrínsecos de las especies como la capacidad de movimiento y los hábitos de comportamiento de los individuos (Dempster, 2012). Por lo tanto, obtener estimaciones poblacionales confiables, que permitan establecer la tendencia de población, determinar riesgos de extinción o una posible explotación directa, es uno de los retos más importantes para los ecólogos de poblaciones (Lee & Marsden, 2008). Existen numerosos métodos para el conteo y censo de una gran diversidad especies con diferentes hábitos y rasgos de historia de vida (Sutherland *et al.*, 2004), pero muchos de ellos son insuficientes para especies de hábitos nocturnos, cuando la visibilidad y detectabilidad son reducidas (Emlen, 1971), haciendo necesarias consideraciones metodológicas adicionales que permitan conteos fiables.

Avances tecnológicos como el de cámaras infrarrojas, detección acústica y cámaras térmicas han permitido sobrellevar algunas de estas dificultades y estimar el tamaño poblacional en varias especies (e.g. Darras *et al.*, 2021). El uso de cámaras térmicas es una alternativa confiable para ser usada en estimaciones poblacionales ya que utiliza la radiación infrarroja por encima del cero absoluto para captar el calor emitido por un objeto (McCafferty, 2013). Adicionalmente, esta alternativa metodológica puede acoplarse a métodos tradicionales como el conteo por puntos y ser útil para sobrellevar retos logísticos de la estimación de tamaños poblacionales, por ejemplo, de especies coloniales y nocturnas. Un reto importante es la probabilidad de detección de individuos por parte del observador, ya que cuando se sobrestima sistemáticamente el conteo de grupos relativamente pequeños, se suele subestimar el conteo de grupos grandes (Elphick, 2008). Frente a esto, los métodos tradicionales acoplados con tecnología brindan una solución novedosa al reemplazar las capacidades de detección del ser humano, además y permitir un análisis detallado de los datos posterior al muestreo (Hristov *et al.*, 2010).

En esta investigación, estimé el tamaño poblacional de varias colonias de guácharos (*Steatornis caripensis*), un ave estrictamente frugívora, colonial y de hábitos nocturnos, que habita en cuevas al norte de Suramérica (Snow, 1961). Debido a sus hábitos nocturnos, los guácharos tienen una gran diferencia con respecto a los sistemas habituales de aves coloniales, las cuales en su gran mayoría

son diurnas. Además de su baja detectabilidad, la estructura de las cuevas en donde habitan dificulta la recolección de datos sobre su reproducción, supervivencia y dispersión (Snow, 1961). Estudios realizados en el Parque Nacional Natural Cueva de Guácharo, en Venezuela, indican que las colonias de guácharos pueden tener hasta 20.000 individuos (Holland *et al.*, 2009). En Colombia, la colonia del Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos está estimada en aproximadamente 3.500 individuos (Velázquez, 2020). Cabe resaltar que estas dos cuevas se encuentran en áreas protegidas, con extensos bosques continuos que benefician a esta especie. Se han identificado otras colonias en áreas no protegidas, por ejemplo, en el departamento de Santander, en Colombia, donde se presenta una deforestación extendida y fragmentación de hábitat. La información de colonias en este tipo de condiciones aún es escasa, y aunque la especie no está reportada en ninguna categoría de amenaza, a la fecha no se ha realizado un monitoreo del estado poblacional de esta especie en la zona. En este trabajo, estimé el tamaño de colonias de *Steatornis caripensis* en nueve cuevas en el departamento de Santander, Colombia, durante dos periodos, al comienzo y en medio de la época reproductiva, haciendo uso de conteos directos y con cámaras térmicas.

2. MÉTODOS Y MATERIALES

2.1 Sistema de estudio

El guácharo es un ave colonial, nocturna, se ha sugerido que esta especie es monógama y que tiene cuidado biparental (Snow, 1961). Los reportes en Venezuela de su época reproductiva son variables, con un pico durante los meses de marzo y abril (Roca, 1992). Los polluelos después de eclosionar tienen un periodo de desarrollo de aproximadamente 120 días hasta convertirse en juveniles voladores (Snow, 1961). Se ha descrito que los juveniles migran una vez alcanzan su independencia, lo cual ocurre entre mayo y agosto (Roca, 1992; Snow, 1962). Los guácharos pueden realizar recorridos de hasta 120 km en una sola noche (Roca, 1992). Durante este tiempo fuera de la cueva, aproximadamente el 57% se dedican a la búsqueda de comida, mientras que el 40% lo emplean en el descanso en árboles, cabe mencionar que los guácharos cumplen un papel importante en la dispersión de semillas en el ecosistema debido sus largos vuelos y periodos de descanso en el bosque (Holland *et al.*, 2009). El tamaño de las colonias es variable, y puede verse afectado por la cantidad los recursos disponibles, el espacio disponible para anidar, y el periodo de dispersión de juveniles (Rojas-Lizarazo, 2016).

2.2 Estimación de tamaño poblacional

Este estudio lo realicé en cuevas de los municipios de El Peñón y Bolívar del departamento de Santander, Colombia. La región montañosa de los municipios El Peñón y Bolívar es considerada una zona kárstica en donde se han georreferenciado 218 cuevas, aunque solo se han reportado guácharos en algunas de ellas (Gelvez-Chaparro, 2020). En total, seleccioné nueve cuevas, cinco en el Peñón y cuatro en el caserío de la Hermosura, en Bolívar (Anexo 1). Realicé conteos en dos épocas del año, teniendo en cuenta el periodo reproductivo, la época de postura de huevos (diciembre-febrero), y la independencia de los polluelos (mayo-julio). Cada muestreo fue de tres días consecutivos, teniendo en cuenta las variaciones de actividad (estadía dentro y fuera de la cueva) reportados por Holland, *et al.*, (2009). En cada muestreo conté 1) el número de individuos que salían de la cueva durante dos horas, contadas a partir del momento de la salida del primer individuo, el cual ocurre entre las 18:00 y las 19:00 (Snow, 1961), 2) el número de individuos que entraron a la cueva, y 3) el número de individuos que intentaron salir de la cueva, pero no lo hicieron.

Para estandarizar el método, primero identifiqué un lugar cerca de la entrada de la cueva desde donde pudiera observarse la salida de las aves sin causar disturbios (aproximadamente 30 - 150 m). Segundo, me aseguré de que la cámara cubriera por lo menos el 75% de la entrada de la cueva, para captar la mayor cantidad de individuos durante la salida. Para detectar a los guácharos, grabé videos utilizando dos cámaras térmicas (Helión 2 XP50 pro y Axion 2 XG35) de alta sensibilidad (640 x 480 pixeles), con 17 μm de tamaño de píxel, lente (F50 mm, F/1.0 y F35 mm, F1.0 respectivamente) y resolución de video de 1048 x 768 pixeles.

Los videos fueron analizados manualmente utilizando el software VLC media player (Videoland). La velocidad de reproducción se ajustó entre 0.5X y 4X, dependiendo de los picos de actividad normalmente durante la primera media hora de muestreo. Previo al muestreo, realicé un entrenamiento, con videos preliminares no incluidos en el muestreo, para identificar a los guácharos y comprender sus movimientos durante la salida y entrada de la cueva. A partir de este entrenamiento, definí tres comportamientos: salida, entrada y retorno. La salida consiste en el vuelo del ave desde el interior de la cueva hasta desaparecer en la "zona de salida", una línea imaginaria delimitada por los extremos de la pantalla (Figura 1). Usualmente durante la salida el cuerpo está en posición frontal o lateral en donde resalta el torso del ave. La entrada ocurre cuando el guácharo

aparece en el extremo superior de la pantalla y vuela hacia la zona designada como entrada de la cueva hasta desaparecer (i.e., cuando la huella de térmica ya no es perceptible). El retorno, ocurre cuando un guácharo realiza el comportamiento de salida y se regresa a la cueva inmediatamente. Usé un límite de 5 segundos para definir si el individuo en la pantalla era el mismo o no y así evitar el recuento de individuos. Si el individuo reaparecía en la pantalla en menos de 5 segundos se consideraba que era el mismo individuo, y se registraba como retorno, de lo contrario, se consideraba que eran dos individuos, uno saliendo y otro entrando. Adicionalmente, registré, cuando fue posible, si el individuo exhibía vuelo en espiral durante la salida, si defecaba, y si los individuos entraban o salían en grupos, un grupo era conformado por dos o más aves realizando el comportamiento de salida o entrada con el mismo patrón de movimientos. Estos comportamientos no fueron analizados en este estudio.

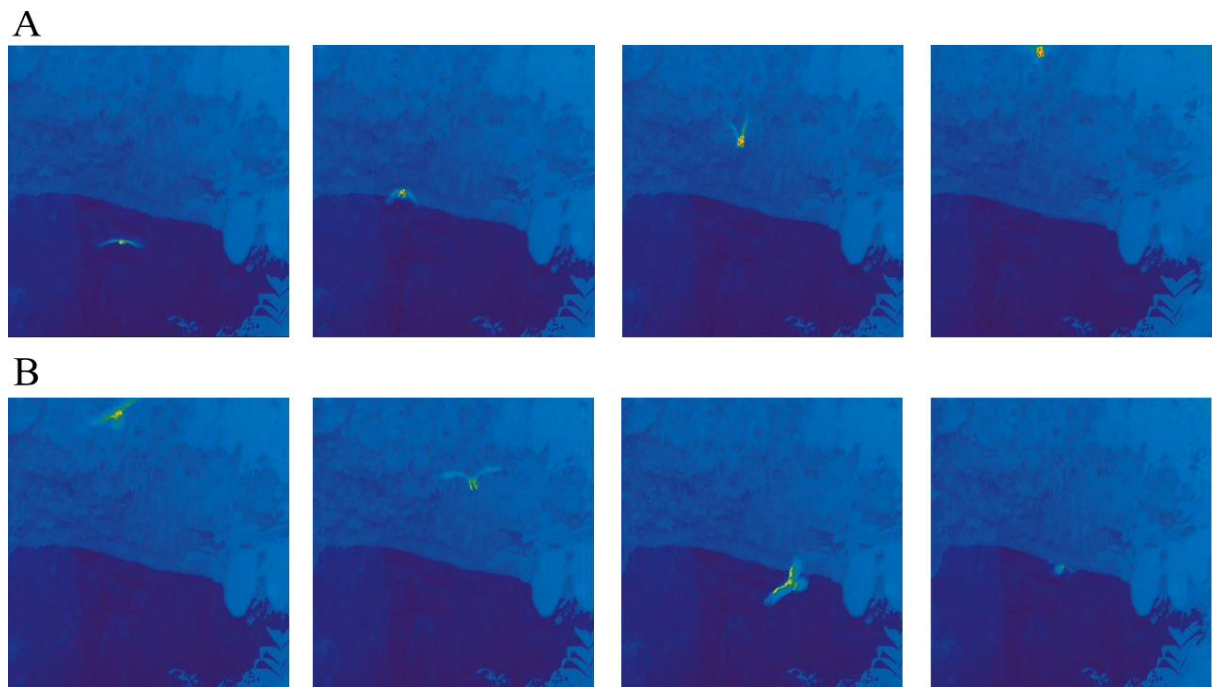


Figura 1. Salida y de entrada de los guácharos en la cueva Berlín. En el panel superior se muestra la secuencia de un individuo saliendo de la cueva (A) y en el inferior un individuo entrando a la cueva (B). En el primer recuadro se muestra la zona de salida y en el último la línea de desaparición de la pantalla.

En cuatro de las nueve cuevas el acceso a pie era posible, por lo cual, después del muestreo, ingresé a la cueva a contar los individuos que no salieron. Debido a la alta fotosensibilidad de los guácharos

(Martin, 2004; Rojas, 2004), para el ingreso seguí un protocolo estricto. Durante la visita no usé linternas con luz blanca y permanecí al interior de la cueva el menor tiempo posible para disminuir el disturbio causado por luz artificial y nuestra presencia. Una vez dentro de la cueva, realicé una exploración inicial para localizar a los guácharos. Luego, determiné un punto de inicio y uno de finalización para las grabaciones, y con la cámara térmica grabé varias veces el trayecto previamente establecido. Estos videos tienen una duración menor a los dos minutos. En dos cuevas, Palmas y Pandora, debido a sus grandes dimensiones, realicé grabaciones por secciones.

Para el análisis de los videos dentro de la cueva, primero escanee el video buscando el fragmento con la mayor cantidad de individuos. En este punto, seleccioné un fragmento de 10 segundos para realizar el conteo, minimizando así, la probabilidad de recuento que se genera cuando los individuos hacen vuelos circulares y desordenados al interior de la cueva, como resultado del disturbio causado al ingresar a la cueva. Estos datos, complementan las estimaciones realizadas a partir de las salidas de los individuos y contribuyen a una estimación más precisa del tamaño de la colonia.

Adicionalmente, realicé conteos mediante el método tradicional de conteo por puntos, el cual se basa en el conteo de todos los individuos de una misma especie detectados visualmente por un observador ubicado en un punto fijo por un periodo de tiempo definido (Buckland *et al.*, 2015). Este conteo fue realizado por un colaborador local con experiencia en el conteo de guácharos. Específicamente el observador se ubica en un claro del bosque cerca de la entrada de la cueva y registra con un *clicker* el número de guácharos que salen de la cueva, el conteo es posible, gracias a el contraste de las aves en contra del cielo. Al igual que el conteo con cámara térmica, este muestreo dura dos horas desde que el observador ve pasar el primer individuo.

2.3 Análisis de datos

Primero, evalué si existía alguna diferencia entre el método propuesto con cámaras térmicas y el método tradicional de conteo por puntos, por medio de la prueba chi cuadrado. Luego, procedí a la validación del método de conteo con cámara térmica, comparé el conteo de individuos obtenido a partir de los videos contra el conteo directo realizado por un observador (McCarthy *et al.*, 2021). Para esto, realicé una correlación de medidas repetidas, entre el conteo con cámara y el conteo directo, en donde cada noche de muestreo corresponde a una réplica, usando la librería *rmcorr* versión 0.5.4 (Bakdash & Marusich, 2022).

Segundo, para evaluar si existe una asociación entre el número de individuos que se quedan dentro de la cueva y la población total realicé una de regresión lineal, en la que usé como covariable la población total, definida como la suma de los individuos que salen y que se quedan en la cueva, usando la librería lme4 (Douglas *et al.*, 2015) y dplyr (Wickham, 2023).

Tercero, para evaluar diferencias en el tamaño poblacional entre las dos épocas muestreadas, comparé los conteos del mes de enero y el mes de junio mediante una prueba chi cuadrado. Usando la librería stats (R core team, 2022).

Finalmente, determiné el patrón de actividad durante la salida de los individuos. Para esto, realicé un histograma para cada cueva y para cada día de muestreo, usando el número de individuos que salen cada minuto, durante las dos horas de muestreo durante el muestreo de enero y junio. Dado que cada cueva tiene seis días de muestreo, para identificar el patrón general, calculé el promedio de individuos que salen cada minuto. Usando el paquete lubridate (Grolemund & Wickham, 2011) y hms (Müller, 2022). Todos los análisis se realizaron en el Software R versión 4.3.0 (R Core, 2020).

3 RESULTADOS

Obtuve estimaciones de poblaciones de nueve cuevas durante 42 días de muestreo (21 en enero y 21 en junio), con un total de 108 horas de video al exterior de las cuevas y 40 minutos de grabación interna en las cuevas. Mis resultados muestran una variación en el tamaño de la colonia entre días, meses y cuevas. El tamaño de las colonias varió en un rango de 17 y 1288 individuos durante el mes de enero y de 11 hasta 1524 individuos en junio (Tabla 1), aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($N = 94$; $p = 0.2144$). Las cuevas Las Palmas y Hoyo del Águila, tuvieron colonias de tamaño mayores a mil individuos, mientras que la cueva con menos individuos fue Carracos con un rango entre siete y 21 individuos.

Tabla 1. Estimación del tamaño poblacional para cada cueva en el estudio. Promedio de los conteos de tres días para cada cueva con su desviación estándar, para cada uno de los dos muestreos y la respectiva altura en metros sobre el nivel de mar para cada cueva.

Cueva	Municipio	Altura de la cueva (msnm)	Mes de muestreo	Cámara térmica		Conteo por puntos	
				Promedio de individuos	Desviación estándar (SD)	Promedio de individuos	Desviación estándar (SD)
Barrancos	Bolívar	1506	Enero	189,67	23,98	344	9,42
			Junio	249,67	14,08	282,5	41,5
Berlín	Bolívar	1572	Enero	193,67	10,66	155	14,76
			Junio	435	60,42	325	13,37
Bosque*	El Peñón	2446	Enero	59,33	21,75	NA	NA
			Junio	55,33	10,53	NA	NA
Carracos	El Peñón	2342	Enero	18,33	3,09	17,33	1,89
			Junio	11,33	3,09	11,67	2,36
Herreño*	Bolívar	1550	Enero	2	0	NA	NA
			Junio	13	11	NA	NA
Hoyo del águila	Bolívar	1860	Enero	1015,33	154,04	915,67	177,78
			Junio	1427,33	14,82	1524,33	106,15
Mosquera	El Peñón	2456	Enero	225,33	18,37	204,33	24,36
			Junio	232,67	10,5	195	10,2
Palmas	El Peñón	2288	Enero	1074,33	201,32	1288,67	57,75
			Junio	1034,33	398,08	1133	208
Pandora	El Peñón	2228	Enero	401,5	127,5	168	20
			Junio	491	85,37	254	16,31

* En las localizaciones de la cueva, el bosque y Herreño, no se realizó el conteo por puntos debido a que el observador estaba llevando a cabo dicho conteo en otra cueva de forma simultánea.

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre ambos métodos (N = 82; p = 0.444). La correlación de medida repetidas muestra una alta correlación entre el conteo directo y el conteo en video (N = 82; r = 0.938; IC: 0.904 – 0.960; p = 2.17 e⁻³⁶; Figura 2), lo cual sugiere que el método de conteo por cámaras térmicas es válido para estimar el tamaño de colonias de esta especie. Se observó una tendencia a contar más individuos con el método tradicional en cuevas con tamaños de colonia pequeños, mientras que los conteos con cámara producen estimaciones más grandes en cuevas con mayor cantidad de individuos.

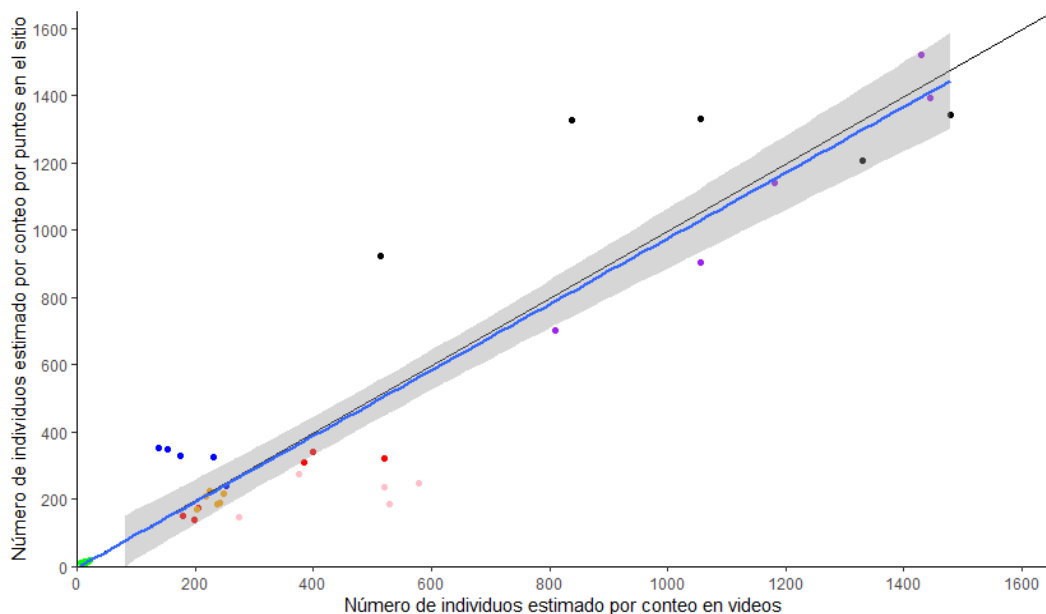


Figura 2. Correlación entre el método tradicional del conteo directo y el método de conteo de videos con cámara térmica. La línea negra indica la correspondencia 1:1 de las variables, la línea azul muestra la correlación observada entre las variables, y el área gris indica el intervalo de confianza al 95%. Los puntos representan los conteos en cada cueva, y los colores indican la cueva (Rojo: Barrancos, Azul: Berlín, Verde: Carracos, Morado: Hoyo del águila, Naranja: Mosquera, Amarillo: Palmas, Café: Pandora). Grafica elaborada con ggplot2, ver (Wickham, 2016).

La cantidad de individuos que permanecieron en la cueva, dos horas después del inicio de actividad de la colonia varió entre el 0 y el 34.7% del total de la población estimada (Tabla 2).

Tabla 2. Conteo de individuos al interior de la cueva. Se muestra, el número de individuos que no salieron de la cueva después de las dos horas de muestreo. El número total de individuos de la colonia, correspondiente a la suma de los individuos registrados al interior y los individuos contados saliendo de la cueva.

Cueva	Mes	Día de muestreo	Individuos dentro de la cueva	Individuos totales de la colonia	Porcentaje de individuos dentro de la cueva
Berlín	Enero	9/01/2023	34	213	15,96
	Junio	30/05/2023	16	536	2,99

Berlín	Enero	10/01/2023	29	233	12,45
	Junio	31/05/2023	20	405	4,94
Berlín	Enero	11/01/2023	33	231	14,29
	Junio	1/06/2023	18	418	4,31
Carracos	Enero	18/01/2023	3	17	17,65
	Junio	17/05/2023	2	9	22,22
Carracos	Enero	19/01/2023	0	21	0,00
	Junio	18/05/2023	2	15	13,33
Carracos	Enero	20/01/2023	2	22	9,09
	Junio	19/05/2023	4	18	22,22
Palmas	Enero	23/01/2023	81	1411	5,74
	Junio	23/05/2023	38	1149	3,31
Palmas	Enero	24/01/2023	92	930	9,89
	Junio	24/05/2023	59	1538	3,84
Palmas	Enero	25/01/2023	107	1162	9,21
	Junio	25/05/2023	71	584	12,16
Pandora	Enero	21/01/2023	146	420	34,76
	Junio	8/06/2023	124	644	19,25
Pandora	Enero	22/01/2023	41	570	7,19
	Junio	9/06/2023	106	481	22,04
Pandora	Enero*				
	Junio	10/06/2023	63	641	9,83

* El muestreo de enero en Pandora no hubo un tercer día de muestreo por las complicaciones logísticas para ingresar a la cueva.

La relación entre el porcentaje de individuos que se quedan dentro la cueva y la población total de individuos fue negativa ($N = 23$; $r = -0.006$; $p = 0.078$; $R^2 = 0.139$; Figura 3) indicando la proporción de individuos que se queda dentro de la cueva es más o menos constante.

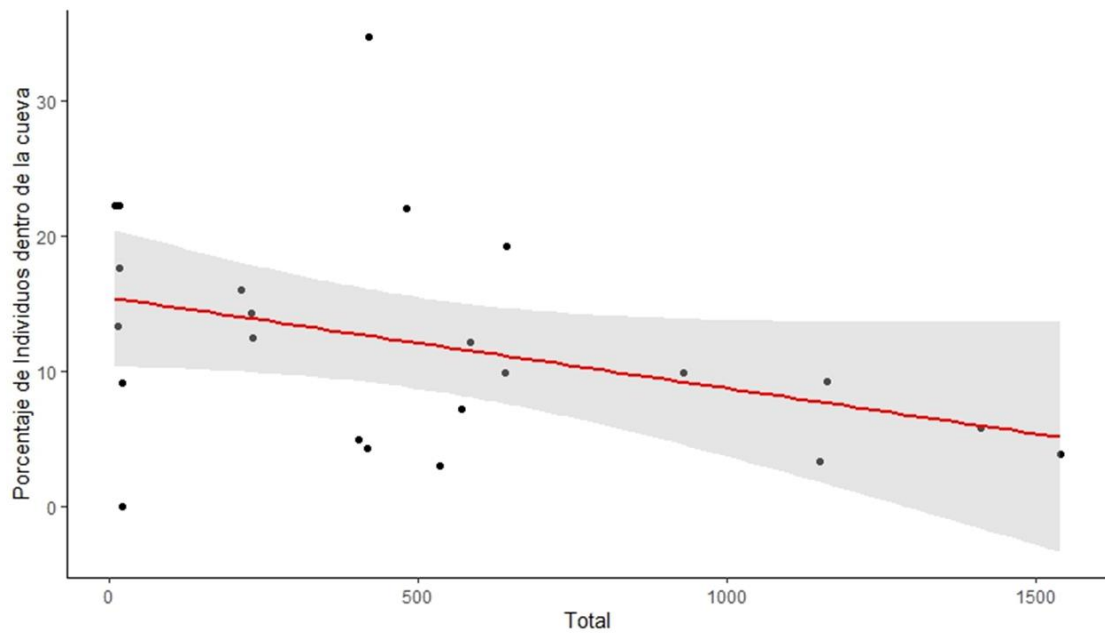


Figura 3. Gráfico de dispersión y regresión lineal del porcentaje de individuos dentro de la cueva en función de la población total. La línea de regresión (Rojo), muestra la relación entre las variables. Los puntos representan los datos observados y el área gris el área del intervalo de confianza al 95%. Grafica elaborada con ggplot2, ver (Wickham, 2016).

El análisis del patrón de actividad mostró que en todas las cuevas hay un pico de actividad en los primeros quince minutos desde que sale el primer individuo (Figura 4). Se evidencian registros de cerca de 1000 individuos saliendo durante los primeros 30 minutos en las cuevas de Palmas y Hoyo del Águila. Además, se detectaron salidas de hasta 200 individuos en un solo minuto en esas mismas cuevas.

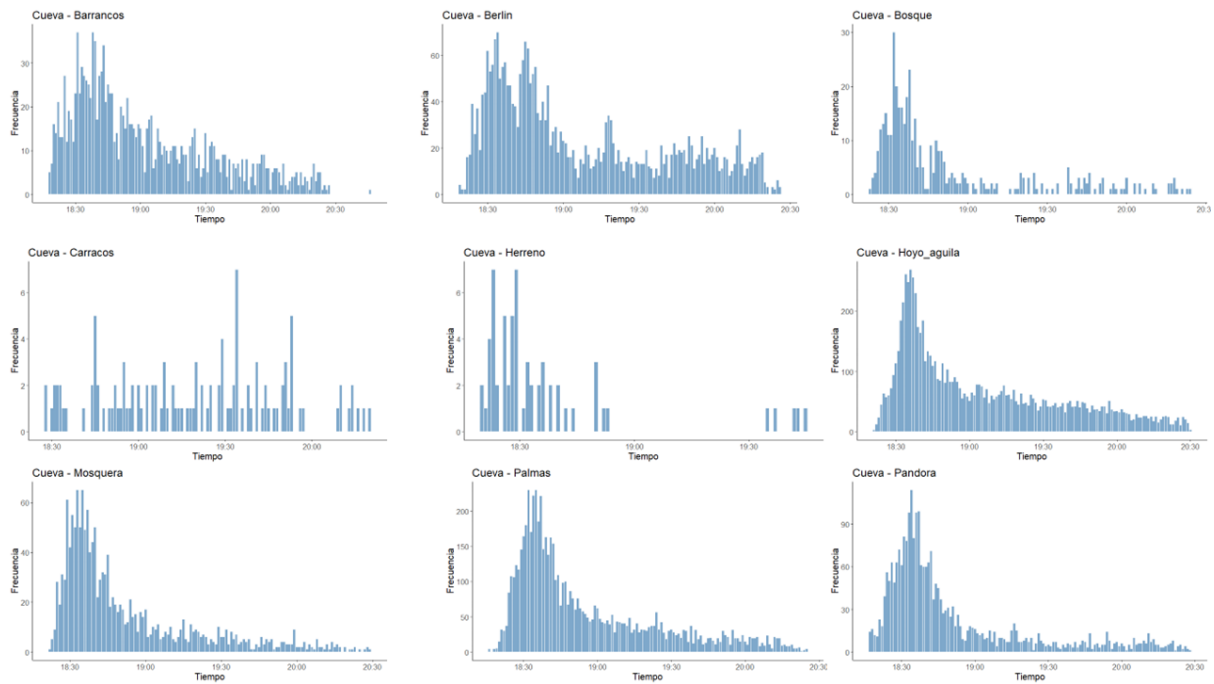


Figura 4. Frecuencia del número de individuos que salen de cada cueva. En la gráfica se consideran los datos de enero y junio a lo largo de las dos horas de muestreo. Gráfica elaborada con ggplot2, ver (Wickham, 2016).

4 DISCUSIÓN

En este estudio logré validar un nuevo método basado en conteos por medio de la detección de cámaras térmicas para estimar el tamaño de nueve colonias de guácharos, aves coloniales de hábitos nocturnos. Con el método propuesto, estimé el tamaño de nueve colonias de guácharos por medio de la estandarización de un método de conteo con cámaras térmicas, el cual es comprable con las estimaciones realizadas con métodos tradicionales de conteo por puntos. Registré un amplio rango en el número de individuos que salieron de las cuevas, desde siete hasta 1479 individuos. A pesar de la variación registrada, no encontré una variación significativa entre las épocas muestreadas, la época de postura de huevos (diciembre-febrero), y la independencia de los polluelos (mayo-julio).

El método con cámaras térmicas mostró ser válido para el conteo de individuos de colonias de guácharos. Los resultados obtenidos en el conteo con cámaras térmicas son comparables con los obtenidos mediante métodos tradicionales de conteo por puntos. Aunque el método permitió sobrellevar algunos de los sesgos del método de conteo por puntos, especialmente aquellos generados por la atención del observador, factores climáticos, y la detectabilidad de los individuos (Emlen, 1971; Diefenbach *et al.*, 2003), todavía hay otros que quedan por resolver. Primero, con las

cámaras se puede sobreestimar el número de individuos que regresan a la cueva dentro de las dos horas de muestreo. Sin embargo, la corrección propuesta al cuantificar el comportamiento de “Retorno” puede reducir el recuento. Los casos en los que la cámara arrojó conteos mayores a los obtenidos a través del método tradicional pueden indicar que este método ofrece una ventaja respecto al conteo por observación directa, ya que la posición de la cámara maximiza la captura de los individuos al momento de salir de la cueva. Los casos donde el conteo con cámaras fue menor que el conteo directo, pueden indicar que el método no captura todos los individuos que salen de la cueva. Esta puede explicarse por la estructura de las cuevas, ya que algunas tienen más de una salida. En este caso, es necesario usar varias cámaras o considerar correcciones a la estimación.

Los reportes poblacionales de los guácharos a lo largo del neotrópico destacan una alta variabilidad en el número de individuos en las colonias, como la encontrada en este estudio. Aún no se han identificado las causas subyacentes de esta variación. Adicionalmente, el tamaño de las colonias en hábitats fragmentados es considerablemente más baja que las previamente reportadas en hábitats de bosque continuo, en Colombia (3500; Velázquez, 2020) y Venezuela (5000; Galán *et al.*, 2009). En ese contexto, resulta relevante explorar las posibles dinámicas coloniales que expliquen la variación el tamaño de las colonias de esta especie. Los factores que explican la variación en el tamaño de las colonias aviarias se han basado principalmente en sistemas marinos o migratorios de zonas templadas (e.g., Serrano *et al.*, 2005; Andreassen, 2001; Avilés, 1998; Brown & Brown, 1996; Hoogland, 1976 y Møller, 1987), sin embargo, se propone que el tamaño de la colonia varía según los costos y beneficios que conlleva vivir en grupo (Brown & Brown, 2001; Serrano *et al.*, 2005). Dadas las diferencias en los rasgos de historia de vida entre aves de zonas templadas y aves neotropicales, es importante entender los factores que afectan la colonialidad en aves tropicales.

Pese a la variación encontrada en las colonias estudiadas, mi estudio no detectó una disminución significativa en la población de Guácharos entre enero y junio. Según Snow (1961) y Bosque *et al.* (1995), esta especie realiza migraciones después de la época reproductiva, a partir del mes de septiembre (Bosque *et al.*, 1995). En mi estudio, los meses seleccionados para el muestreo no cubrían el periodo post-reproductivo por lo tanto es difícil detectar un cambio drástico en el tamaño poblacional. Durante mi muestreo, registré polluelos recién eclosionados en el mes de enero, lo cual difiere de la temporada de eclosión de huevos reportada en otros estudios (Snow, 1962; Galán *et al.*, 2009). Además, en junio se observó la presencia de polluelos y juveniles, sugiriendo diferencias

temporales en la época reproductiva entre esta región de Colombia y las poblaciones de Venezuela y Trinidad. Estas diferencias pueden estar asociadas a diferencias en las condiciones ambientales, menor sincronía en la cría y restricciones parentales (Moreno, 1998; Alnold *et al.*, 2004) o un posible inicio la temporada de reproducción, antes del pico máximo de disponibilidad de recursos alimentarios, lo cual puede afectar los requerimientos de la descendencia (Visser *et al.*, 1998; Gaston *et al.*, 2009).

Identifiqué un porcentaje considerable de individuos que no salen de la cueva. Esto puede deberse a que la población estaba en época reproductiva. Ya que esta especie tiene cuidado biparental (Bosque, 1995) y uno de los padres debe quedarse a cuidar del nido (Snow, 1961), es posible que los individuos que se quedan estén cuidando de las crías. Sin embargo, el hecho de que el porcentaje de individuos que se queda es mayor a medida que el tamaño de la colonia aumenta, puede indicar que es una estrategia de reducción de la competencia intraespecífica durante el forrajeo. En colonias más grandes, la competencia por recursos es mayor, por lo cual se puede esperar que, aunque una gran parte de la población salga a forrajear, existan estrategias para disminuir la competencia como retrasar la hora de salida (Caraco *et al.*, 1989) o no salir (Bosè *et al.*, 2012; Ramellini *et al.*, 2022). Es importante destacar que el método propuesto ofrece otra ventaja, ya que permite detectar a los individuos que se quedan en la cueva (en este estudio entre el 0% y el 34.7% de la población total). Esto no puede realizarse mediante métodos tradicionales de conteo.

Mi estudio propone un avance en la aplicación del uso de cámaras térmicas para el estudio de vida silvestre, al extender su aplicación en la estimación de tamaños poblacionales, disminuir el sesgo de recuento e incluir en las estimaciones poblacionales, individuos que se quedan dentro de la cueva. Adicionalmente, mis resultados proporcionan una línea metodológica base para monitorear el tamaño de la población de Guácharos en esta zona de Colombia. Sin embargo, es necesario llevar a cabo un monitoreo continuo para evaluar cómo fluctúan estas poblaciones a lo largo del tiempo y aprovechar todos los datos que la detección térmica de esta especie proporciona. Adicionalmente, los datos colectados a través este método son almacenables, y pueden ser usados posteriormente para cuantificar con mayor exactitud los picos de actividad y analizar otros aspectos del comportamiento social de esta especie haciendo uso de otros avances tecnológicos como *machine learning*.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento especial a mi directora de grado Adriana Maldonado Chaparro, por las enseñanzas y generar el entusiasmo hacia la investigación en sistemas biológicos, agradezco el acompañamiento de mi codirector Gustavo Alarcón Nieto y al grupo de investigación Behavioral Ecology and Conservation. A mi familia, pareja y amigos por aportar a lo largo de la carrera universitaria, con especial saludo a Alex Pineda, gracias a él, todo esto fue posible.

Agradezco a la Sociedad Max Planck y a la Facultad de Ciencias Naturales por el apoyo financiero a las diferentes actividades de este proyecto.

REFERENCIAS

- Andreassen, H. P., & Ims, R. A. (2001). Dispersal in Patchy Vole Populations: Role of Patch Configuration, Density Dependence, and Demography. *Ecology*, *82*(10), 2911-2926. <https://doi.org/10.2307/2679970>
- Arnold, J. M., Hatch, J. J., & Nisbet, I. C. T. (2004). Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: Timing or parental quality? *Journal of Avian Biology*, *35*(1), 33-45. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03059.x>
- Avilés, L., & Tufiño, P. (1998). Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *The American Naturalist*, *152*(3), 403-418. <https://doi.org/10.1086/286178>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). *Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4*. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1406.5823>
- Bosè, M., Duriez, O., & Sarrazin, F. (2012). Intra-specific competition in foraging Griffon Vultures *Gyps fulvus*: 1. Dynamics of group feeding. *Bird Study*, *59*(2), 182-192. <https://doi.org/10.1080/00063657.2012.658639>
- Bosque, C., Ramírez, R., & Rodríguez, D. (1995). The diet of the Oilbird in Venezuela. *Ornitología Neotropical*, *6*.
- Brown, C. R., & Brown, M. B. (1996). *Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/C/bo3617387.html>
- Brown, C. R., & Brown, M. B. (2001). Avian Coloniality. En V. Nolan & C. F. Thompson (Eds.), *Current Ornithology* (pp. 1-82). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1211-0_1
- Brown, C. R., Stutchbury, B. J., & Walsh, P. D. (1990). Choice of colony size in birds. *Trends in Ecology & Evolution*, *5*(12), 398-403. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90023-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90023-7)
- Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Marques, T. A., & Oedekoven, C. S. (2015). Designing Distance Sampling Experiments. En S. T. Buckland, E. A. Rexstad, T. A. Marques, & C. S. Oedekoven (Eds.),

- Distance Sampling: Methods and Applications* (pp. 29-34). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-19219-2_3
- Bunin, J. S., & Boates, J. S. (1994). Effects of nesting location on breeding success of Arctic terns on Machias Seal Island. *Canadian Journal of Zoology*, 72(10), 1841-1847.
<https://doi.org/10.1139/z94-249>
- Caraco, T., Barkan, C., Beacham, J. L., Brisbin, L., Lima, S., Mohan, A., Newman, J. A., Webb, W., & Withiam, M. L. (1989). Dominance and social foraging: A laboratory study. *Animal Behaviour*, 38(1), 41-58. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80064-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80064-8)
- Darras, K., Yusti, E., Knorr, A., Huang, J. C., Kartono, A. P., & Ilham. (2022). Sampling flying bats with thermal and near-infrared imaging and ultrasound recording: Hardware and workflow for bat point counts. *F1000Research*, 10, 189. <https://doi.org/10.12688/f1000research.51195.2>
- Dempster, J. (2012). *Animal Population Ecology*. Elsevier.
- Diefenbach, D. R., Brauning, D. W., & Mattice, J. A. (2003). Variability in Grassland Bird Counts Related to Observer Differences and Species Detection Rates. *The Auk*, 120(4), 1168-1179.
<https://doi.org/10.2307/4090287>
- Elphick, C. S. (2008). How you count counts: The importance of methods research in applied ecology. *Journal of Applied Ecology*, 45(5), 1313-1320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01545.x>
- Emlen, J. T. (1971). Population Densities of Birds Derived from Transect Counts. *The Auk*, 88(2), 323-342. <https://doi.org/10.2307/4083883>
- Galán, C., Herrera, F. F., Rincón, A., & Leis, M. (2009). *Cueva Grande de Anton Göering*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas; Sociedad de Ciencias Aranzadi & Sociedad Venezolana de Espeleología.
- Galetto, L. (2009). Ecología de comunidades (2007). *Revista chilena de historia natural*, 82(3), 463-465. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2009000300012>
- Gaston, A., Gilchrist, H., Mallory, M., & Smith, P. (2009). Changes in Seasonal Events, Peak Food Availability, and Consequent Breeding Adjustment in a Marine Bird: A Case of Progressive Mismatching. *The Condor*, 111(1), 111-119. <https://doi.org/10.1525/cond.2009.080077>
- Gelvez-Chaparro, J., Barajas-Rangel, D., Herrera-Ruiz, J., & Ríos-Reyes, C. A. (2020). Introducción al Geopatrimonio kárstico del municipio de El Peñón (Santander), Colombia. *Boletín de Geología*, 42(2), 147-167. <https://doi.org/10.18273/revbol.v42n2-2020008>
- Grolemund, G., & Wickham, H. (2011). Dates and Times Made Easy with lubridate. *Journal of Statistical Software*, 40, 1-25. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i03>
- Havens, K. J., & Sharp, E. J. (2015). *Thermal Imaging Techniques to Survey and Monitor Animals in the Wild: A Methodology*. Academic Press.
- Holland, R. A., Wikelski, M., Kümme, F., & Bosque, C. (2009). The Secret Life of Oilbirds: New Insights into the Movement Ecology of a Unique Avian Frugivore. *PLOS ONE*, 4(12), e8264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008264>

- Hoogland, J. L., & Sherman, P. W. (1976). Advantages and Disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) Coloniality. *Ecological Monographs*, 46(1), 33-58. <https://doi.org/10.2307/1942393>
- Hristov, N. I., Betke, M., Theriault, D. E. H., Bagchi, A., & Kunz, T. H. (2010). Seasonal variation in colony size of Brazilian free-tailed bats at Carlsbad Cavern based on thermal imaging. *Journal of Mammalogy*, 91(1), 183-192. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-391R.1>
- Krivek, G., Schulze, B., Poloskei, P. Zs., Frankowski, K., Mathgen, X., Douwes, A., & van Schaik, J. (2022). Camera traps with white flash are a minimally invasive method for long-term bat monitoring. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8(3), 284-296. <https://doi.org/10.1002/rse2.243>
- Lee, D. C., & Marsden, S. J. (2008). Adjusting count period strategies to improve the accuracy of forest bird abundance estimates from point transect distance sampling surveys: Count period strategies for distance sampling surveys. *Ibis*, 150(2), 315-325. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00790.x>
- Martin, G. R., Rojas, L. M., Ramirez Figueroa, Y. M., & McNeil, R. (2004). Binocular vision and nocturnal activity in Oilbirds (*Steatornis caripensis*) and Pauraques (*Nyctidromus albicollis*): Caprimuliformes. *Ornitologia Neotropical*, 15, 233-242.
- McCafferty, D. J. (2013). Applications of thermal imaging in avian science. *Ibis*, 155(1), 4-15. <https://doi.org/10.1111/ibi.12010>
- McCarthy, E. D., Martin, J. M., Boer, M. M., & Welbergen, J. A. (2021). Drone-based thermal remote sensing provides an effective new tool for monitoring the abundance of roosting fruit bats. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7(3), 461-474. <https://doi.org/10.1002/rse2.202>
- Møller, A. P. (1987). Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35(3), 819-832. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80118-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80118-5)
- Moreno, K., J. (1998). The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etología: Revista de La Sociedad Española de Etología*, 6, 17-31. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=4652868>
- Müller, K., R. Consortium, & RStudio. (2023). *hms: Pretty Time of Day* [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/hms/index.html>
- Ramellini, S., Imperio, S., Morinay, J., De Pascalis, F., Catoni, C., Morganti, M., Rubolini, D., & Cecere, J. G. (2022). Individual foraging site fidelity increases from incubation to nestling rearing in a colonial bird. *Animal Behaviour*, 193, 145-155. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.07.014>
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richner, H., & Heeb, P. (1995). *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press.

- Robayo Salek, A. F. (2022). *Characterization of the sexual dimorphism in oilbirds (Steatornis caripensis)* [Trabajo de grado, Universidad del Rosario]. <https://repository.urosario.edu.co/handle/10336/34812>
- Robertson, G. (1986). Population-Size and Breeding Success of the Gentoo Penguin, *Pygoscelis-Papua*, at Macquarie Island. *Wildlife Research*, 13(4), 583-587. <https://doi.org/10.1071/wr9860583>
- Roca, R. (1992). Ecology of Oilbirds in Venezuela: Implications for Protected Areas. *The George Wright Forum*, 9(3/4), 51-60. <https://www.jstor.org/stable/43598786>
- Rojas, L. M., Ramírez, Y., McNeil, R., Mitchell, M., & Marín, G. (2004). Retinal Morphology and Electrophysiology of Two Caprimulgidiformes Birds: The Cave-Living and Nocturnal Oilbird (*Steatornis caripensis*), and the Crepuscularly and Nocturnally Foraging Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Brain Behavior and Evolution*, 64(1), 19-33. <https://doi.org/10.1159/000077540>
- Rojas-Lizarazo, G. (2016). 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. *Ornitología Colombiana*, 15, 53-69. <https://asociacioncolombianadeornitologia.org/ojs/index.php/roc/article/view/348>
- Serrano, D., Oro, D., Ursúa, E., & Tella, J. L. (2005). Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences: Allee Effects in a Colonial Bird. *The American Naturalist*, 166(2), E22-E31. <https://doi.org/10.1086/431255>
- Snow, D. W. (1961). The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 1. General behavior and breeding habits. *Zoologica : Scientific Contributions of the New York Zoological Society*, 46(3), 27-48. <https://doi.org/10.5962/p.203335>
- Snow, D. W. (1962). *The natural history of the oilbird, Steatornis caripensis, in Trinidad, W.I. Part 2. Population, breeding ecology and food.* <http://archive.org/details/biostor-194057>
- Sutherland, W. J., Newton, I., & Green, R. (2004). *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. OUP Oxford.
- Velásquez, L. H. D., Díaz, I. J. D., Cortés, L. C., Paramero, M. R., & Rico, F. R. (2020). *Ocupación de nidos de Guácharos (Steatornis caripensis) en la cueva de los Guácharos, Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos.* https://ipt.biodiversidad.co/parquesnacionales/resource?r=nidos_guacharos
- Visser, M. E., Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., & Lessells, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0514>
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer. <https://link.springer.com/10.1007/978-0-387-98141-3>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J.,

Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D., Software, P., & PBC. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/index.html>