

**DIETA, REPRODUCCION Y PREFERENCIAS DE HÁBITAT DEL PATO
DE TORRENTES (*Merganetta armata colombiana*) EN LOS ANDES
VENEZOLANOS**

Presentado por: Carlos Rengifo G.

Tutor: Pascual Soriano



Tesis de grado presentada ante la ilustre Universidad de Los Andes
para optar al título Magister en Ecología Tropical
Postgrado en Ecología Tropical
Universidad de Los Andes
2008

CONTENIDO

| | |
|-------------------------------------|----|
| Resumen..... | 1 |
| Agradecimientos..... | 2 |
| Lista de figuras y tablas..... | 3 |
| Introducción..... | 7 |
| Área de estudio y métodos..... | 9 |
| Resultados..... | 17 |
| Discusión..... | 52 |
| Conclusiones y recomendaciones..... | 62 |
| Referencias..... | 64 |

a Carlos, Ainhoa y Tibusay

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes, para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **RENGIFO GUZMAN, CARLOS ALBERTO**, realizada bajo la tutoría del **Dr. Pascual J. Soriano Montes** presentada como requisito para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

“DIETA, REPRODUCCIÓN Y PREFERENCIAS DE HÁBITAT DEL PATO DE TORRENTES (*Merganetta armata colombiana*) EN LOS ANDES VENEZOLANOS.

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 31 de octubre de 2008, a las 3:00 p.m. nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Pascual Soriano. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-08 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió **aprobar el Trabajo de Grado de Maestría** presentado a nuestra consideración.

Dr. Pascual J. Soriano.
Tutor



Dr. Samuel Segnini
Jurado

M.Sc. Marjorie Machado
Jurado

RESUMEN

El Pato de Torrentes (*Merganetta armata*) es una especie exclusivamente andina, cuya distribución se extiende desde Argentina hasta Venezuela. En nuestro país se encuentra desde Suroeste del estado Táchira hasta el Suroeste del estado Lara, restringiéndose su distribución a ríos accidentados entre 2000 y 3000 m de elevación. Esta especie de ave se ha considerado históricamente poco abundante en todo su rango de distribución, lo cual puede ser considerado como una consecuencia de la escasez de masas de agua de buena calidad y/o de la introducción de peces exóticos, con los cuales puede competir por el alimento. A pesar de su condición de vulnerabilidad se han realizado muy pocos estudios, pero ninguno de ellos en Venezuela. En el presente estudio nos propusimos determinar la dieta del Pato de Torrentes. Así como, evaluar aspectos básicos de la reproducción como cortejo, acondicionamiento de nidos, postura de huevos, incubación, cuidado parental y sobrevivencia de los pichones. También se realizó la caracterización de las preferencias de hábitat de esta especie, y la estimación del tamaño poblacional. Analizamos un total de 131 muestras de excretas y la identificación taxonómica de los restos de insectos mostró una dominancia de estados larvales de Diptera (86,4 %), seguida en importancia por larvas de Trichoptera (7,9 %), ninfas de Ephemeroptera (4 %) y de Plecoptera (1,7 %). Localizamos 2 nidos emplazados en afloramientos rocosos que bordean el Río Chama, las puestas ocurrieron entre el 22 Noviembre y 15 de Diciembre, los cuales promediaron $3,9 \pm 0,5$ huevo postura. Los huevos son de color beige y midieron $57,4 \pm 1,4$ cm de largo y $46,1 \pm 0,8$ cm de ancho. Los machos nunca incubaron y el periodo de incubación duró de 41-46 días. Al comparar el éxito reproductivo del Pato de Torrentes en sus distintas etapas, observamos marcadas diferencias; así, es alto durante la eclosión (84,6 %), y una muy bajo (36,3 %) en el momento que las crías abandonan sus padres. La presencia de los patos de torrentes en ciertos sectores del río, parece estar determinada por la existencia de rápidos, cantos rodados y, durante la época reproductiva, por afloramientos rocosos, esta selectividad de los patos a ciertos sectores del río, pudieran explicar los amplios territorios fijos ($\pm 1,5$ km) que emplean estas aves durante todo el año. En el río Chama encontramos un territorio de 1,8 km por pareja, mientras que en el río Santo Domingo este fue de 1,4 km por pareja.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Alirio Nava, Mario Zambrano y Roger Punte, por el apoyo durante el trabajo de campo. Al Instituto Nacional de Parques por otorgar los permisos necesarios y. A Jimmy Morales por su ayuda durante el procesamiento estadístico de los datos y la discusión de los mismos. Un especial agradecimiento a Regulo Rivera por la identificación de las muestras de macroinvertebrados realizada en el Laboratorio de Ecología de Insectos, Departamento de Biología, Universidad de los Andes. Al Proyecto Andes Tropicales (PAT) por proporcionar gentilmente los mapas empleados Al instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Universidad de los Andes. Este trabajo recibió financiamiento parcial de IDEA WILD y Lincoln ParkZoo.

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figuras

- Figura 1. Área de estudio: cuenca hidrográfica de los ríos Chama y Santo Domingo, Mérida Venezuela; se resaltan en blanco los 25,7 km y los 19,2 km de río muestreados, respectivamente. 16
- Figura 2. Curvas de valores observados y de rarefacción del numero de taxa encontrados en la muestras de heces del Pato de Torrentes colectadas por un año en le Río Chama, Mérida , Venezuela. 18
- Figura 3. Importancia de los ordenes de macroinvertebrados acuáticos encontrados en la heces del Pato de Torrente colectadas en el río Chama, Mérida, Venezuela. 20
- Figura 4. Importancia de las familias de macroinvertebrados acuáticos del orden Diptera encontrados en la heces del Pato de Torrente colectadas en el río Chama, Mérida, Venezuela. 21
- Figura 5. 1. Valores promedio con su error y desviación estándar del numero de las visitas de machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, antes de la postura. 27
- Figura 5.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas del mes de Octubre sin discriminar año, antes de la postura. 27
- Figura 5.3. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas del mes de Noviembre sin discriminar año, antes de la postura 28
- Figura 5.4. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. 28
- Figura 5.5. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de hembras entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. 29
- Figura 5.6. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de parejas entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. 29
- Figura 6.1. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de 33

machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, durante la postura.

- Figura 6.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas en diciembre sin discriminar año, durante la postura. 33
- Figura 6.3. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas en enero sin discriminar año, durante la postura. 34
- Figura 6.4. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de machos entre enero y diciembre sin discriminar año en la postura. 34
- Figura 6.5. Valores promedio con su error y desviación estándar del numero de visita de hembras entre enero y diciembre sin discriminar año en postura. 35
- Figura 6.6. Valores promedio con su error y desviación estándar del numero de visita de pareja entre enero y diciembre sin discriminar año en la postura. 35
- Figura 6.7. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, durante la postura. 36
- Figura 6.8. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas en diciembre sin discriminar año, durante postura. 36
- Figura 6.9. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas en enero sin discriminar año, durante postura. 37
- Figura 6.10. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. 37
- Figura 6.11. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de la hembra entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. 38
- Figura 6.12. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de la pareja entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. 38
- Figura 7.1. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de salidas de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo, sin discriminar año durante el periodo de incubación. 41
- Figura 7.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de salida de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo sin discriminar 41

año durante el periodo de incubación.

Figura 7. 3. Valores promedio con su error y desviación estándar de la distancia de la salida de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo sin discriminar año. 42

Figure 8: Número de salidas del nido de las hembras del Pato de Torrentes durante el periodo de incubación en dos periodos de reproducción consecutivos. 43

Figure 9: Ordenamiento de los sitios de muestreo en función de las variables ambientales medidas durante la época de lluvia (a) y sequía (b) en diferentes sectores de un tramo de 10,5 km en el Río Chama, Mérida, a través de un análisis de componentes principales (ACP), donde fue positiva y negativa la presencia de Pato de Torrentes. 50

Tablas

Tabla 1: Composición taxonómica de los restos queratinizados de insectos identificados en las excretas de Pato de Torrentes colectadas en dos sectores del río Chama, Mérida, Venezuela. 19

Tabla 2: Número de visitas del Pato de Torrentes al nido durante el periodo previo a la postura (Octubre-Noviembre de 2005 y 2006), en el río Chama, Mérida, Venezuela. 26

Tabla 3: Promedio del número y tiempo de visitas de machos, hembras y pareja de Patos de Torrentes al nido por día durante el periodo de postura de Diciembre-Enero 2005 y 2006, en el río Chama, Mérida, Venezuela. 32

Tabla 4: Número, duración y distancia la nido de las salidas de las hembras del pato de Torrentes durante el periodo de incubación en el río Chama, Mérida, Venezuela. Letras distintas dentro del paréntesis indican diferencias significativas, según el test “a priori” MDS con un 95% de confianza. 40

Tabla 5: Localización de nidos activos de Patos de Torrentes en los ríos Chama y Santo Domingo, , Mérida, Venezuela. 44

Tabla 6: Número de huevos, eclosión y tiempo de permanencia con los padres en dos parejas de Patos de Torrentes monitoreadas en el río Chama durante dos periodos de reproducción consecutivos (2005-2006, 2006-2007). 48

Tabla 7: Promedio las variables ambientales en lugares donde se registró la presencia de 49

Patos de Torrentes y lugares donde no los hubo durante la época reproductiva (sequía) y no reproductiva (lluvia), en un tramo de 15 Km en el río Chama, Mérida, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Los patos, gansos y cisnes configuran la familia Anatidae, cuya distribución abarca todos los continentes excepto la Antártica y hasta la fecha se han descrito 150 especies pertenecientes a esta familia, pero tan solo cinco de estas tienen su hábitat restringido a los ríos (Mckinney *et al.* 1978, Carboneras 1992). Una de ellas, el Pato de Torrentes (*Merganetta armata*) se distribuye de manera discontinua a lo largo de los Andes, lo cual resulta en la segregación de siete subespecies reconocibles fenotípicamente (Fjeldsa & Krabbe 1990, Carboneras 1992). De éstas, solamente *M. a. colombiana* se encuentra en Venezuela, desde el Suroeste del estado Táchira hasta el Suroeste de Lara, incluyendo los estados Mérida, Barinas y Trujillo, donde su distribución está restringida a ríos entre 2000 y 3000 m de elevación (Fjeldsa & Krabbe 1990, Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Hilty 2003, Weller & Rengifo 2003, Rengifo *et al.* 2005a, Rengifo *et al.* 2005b).

El Pato de Torrentes históricamente se ha considerado poco abundante en Venezuela lo cual puede ser una consecuencia de la escasez de masas de agua de buena calidad (Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Hilty & Brown 1986, Gómez-Dallmeier & Cringan 1990). Adicionalmente, la escasez de la especie está presumiblemente relacionada con su amplia área de actividad, de aproximadamente 1 km lineal de río por pareja (Johnsgard 1966, Moffet 1970), y las intervenciones antrópicas tales como: los asentamientos humanos, que restringen su hábitat; las prácticas agrícolas, que contaminan el agua; la deforestación, que favorece la frecuencia e intensidad de crecidas de ríos y aumentan la mortalidad de los jóvenes; la construcción de represas, que reduce las áreas en las que puede habitar; así como la introducción de peces exóticos, que pueden competir por el alimento. El posible solapamiento trófico entre el Pato de Torrentes y la Trucha Arcoriris, especie introducida hace varias décadas en los Andes venezolanos, ha sido sugerida por distintos investigadores como una de las principales amenazas para la supervivencia de este anátido en la región andina (Gómez-Dallmeier & Cringan 1990, Hilty 2003).

Tomando en cuenta que el Pato de Torrentes es una especie que está restringida a pequeñas extensiones, podemos suponer de manera natural, sus poblaciones están constituidas por pocos individuos, por lo que Rodríguez & Rojas-Suárez (1999), estiman que sus poblaciones en Venezuela pueden oscilar entre un mínimo de 100 y un máximo de 1500 individuos. Existen indicios de que todas las poblaciones en el área de distribución están disminuyendo (Ellis-Joseph *et al.* 1992), por lo cual las siete subespecies se consideran en peligro. Por su parte, *M. a colombiana* fue incluida entre las especies con prioridad de atención especial en Venezuela (Rodríguez & Rojas-Suárez 1999).

A pesar de su condición de vulnerabilidad, el conocimiento de esta especie es aún muy escaso, desde la descripción de algunos aspectos básicos de su historia natural por Moffet (1970), se han realizado pocos estudios (e.g. Naranjo & Ávila 2003, Múnera 2004), pero ninguno de ellos en Venezuela. Un estudio preliminar de la dieta del Pato de Torrentes desarrollado en Colombia, muestra que esta especie se alimenta principalmente de larvas de insectos del orden Trichoptera (Naranjo & Ávila 2003). Aunque, en este trabajo los autores también evaluaron el grado de superposición del nicho trófico del Pato de Torrentes con la Trucha Arcoiris, este aspecto fue puntual (diciembre y marzo) y no contempló las posibles variaciones durante el año. Por estas razones, los autores no pudieron llegar a resultados confiables, tanto sobre la dieta como sobre la hipótesis de competencia.

En cuanto a la biología reproductiva del Pato de Torrentes, existe información anecdótica sobre la ubicación de los nidos, los cuales por lo general se construyen en los afloramientos rocosos que bordean los ríos; igualmente que la nidada está compuesta de 3-4 huevos (Moffett 1970, Gómez-Dallmeier & Cringan 1990). Existe un dato del tiempo de incubación estimado en más de 40 días (Moffet 1970), pero no existe información sobre cuidado parental ni tampoco sobre el éxito reproductivo.

Teniendo en cuenta estos aspectos consideramos prioritario desarrollar estudios que permitan conocer aspectos ecológicos básicos de esta especie, tales como dieta, biología reproductiva, tamaño poblacional y factores de la calidad ambiental que puedan estar afectando la estabilidad de sus poblaciones. De esta manera, la información generada servirá de base para futuros

programas de manejo y conservación dirigidos a preservar el Pato de Torrentes en Los Andes venezolanos.

Objetivos

- 1) Determinar la dieta del Pato de Torrentes.
- 2) Describir aspectos básicos de la reproducción, como cortejo, cópula, tiempo de incubación, postura de huevos, actividad en el nido (antes y después de la eclosión), cuidado parental, así como la cuantificación de la supervivencia de los pichones.
- 3) Caracterizar ambientalmente las preferencias de hábitat de la especie.
- 4) Estimar el tamaño poblacional y el territorio del Pato de Torrentes en dos de los principales ríos del estado Mérida (Chama y Santo Domingo).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se concentró en un transecto de 25,7 km en el Río Chama y uno de 17,2 km en el Río Santo Domingo, en el estado Mérida, entre los 1200 y 3100 m de elevación. (Fig. 1.)

La cuenca del Río Chama abarca más de 3517 km², su principal cauce tiene una longitud de más de 200 km, entre su origen en el Páramo de los Buitres en la Sierra de la Culata del Estado Mérida a más de 4.200 metros de elevación y su desembocadura en el Lago de Maracaibo a nivel del mar (Andressen & Ponte 1973). El Río Chama sigue el curso de la falla tectónica de Boconó, el mismo que separa la Sierra Nevada de la Sierra La Culata, ambas en la Cordillera de Mérida, creando un extenso valle asiento de la ciudad de Mérida y de una importante cantidad de pueblos. La cuenca se caracteriza por una topografía irregular con fuertes pendientes. Desde el punto de vista climatológico, en la cuenca predomina el régimen bimodal, influenciado por las masas de aire provenientes del Lago de Maracaibo y caracterizado por presentar dos máximos (abril-mayo y agosto-octubre) y dos mínimos (diciembre-febrero y junio-julio) (Monasterio & Reyes 1980). Las unidades ecológicas más importantes son la Selva Nublada y el Páramo (Ataroff &

Sarmiento 2004). Hacia ambos márgenes del río así como del fondo del valle existe ocupación de conos y abanicos de deyección, que ofrecen condiciones de pendiente y fertilidad adecuadas para la agricultura (Monasterio & Reyes 1980). Es en las tierras de mayores pendientes en las que se conserva mejor la vegetación original, particularmente la representada por páramo, que se distribuye en una franja ancha y continua bordeando la parte superior de la cuenca. El avance de la frontera agrícola y con ello la intensificación del uso de agroquímicos son la principal amenaza de los ambientes naturales de la cuenca y de la calidad del agua de uno de los ríos más importantes del occidente venezolano.

El río Santo Domingo nace en la laguna de Mucubají, en el Páramo de Mucuchíes, recorre más de 200 km para desembocar sus aguas en el río Apure. Tiene, a diferencia de los otros ríos andinos, una represa en la cota de 1500 m de elevación, que divide el curso principal de las aguas, dejando dos áreas bien definidas: aquella por encima del espejo de agua, y otras aguas debajo de éste. En la cuenca del río Santo Domingo se presenta predominantemente un régimen unimodal, con las precipitaciones concentradas en un periodo único del año (mayo-octubre), el cual está influenciado por las masas de aire procedentes de los Llanos Occidentales (Monasterio & Reyes 1980). La temperatura fluctúa entre los 15 y 17 °C, por debajo de los 2000 m de elevación, de 10 a 17 °C entre los 2000 y 3000 m y menos de 10 °C por encima de los 3000 m (Gutiérrez & Rondon 2006). La cuenca presenta vertientes abruptas con pendientes muy elevadas y en ambos márgenes del río encontramos terrazas y conos de deyección (Araujo & Lossada 2005). Las unidades ecológicas más importantes son la Selva Nublada y el Páramo (Ataroff & Sarmiento 2004). En la zona la actividad económica más importante es la agricultura tradicional o agricultura con bueyes y arado; también existe la agricultura intensiva moderna, no difiriendo del patrón para el resto de la región andina. Otra importante actividad desarrollada en esta cuenca es el cultivo de la Trucha Arcoiris, que gracias a las condiciones físico-químicas del agua del río Santo Domingo permiten un óptimo desarrollo de esta especie de trucha (Péfaur & Sierra 1998).

Métodos

Dieta

Determinamos la dieta del Pato de Torrentes mediante el examen de los restos de invertebrados presentes en las excretas que fueron colectadas en tres sectores del río Chama dos veces por mes durante el año 2006. Uno de los lugares de colecta se encuentra a 4,5 km NE de la población de Mucurubá, Mérida, a unos 2615 m de elevación, otro sector se ubica a 6,8 km NE de la misma población a unos 2795 m de elevación y, un tercer lugar de muestreo se encuentra a 8,9 km del mismo poblado, a unos 2900 m de elevación. Discriminamos las excretas de los patos de otras especies de aves también asociadas a los ríos, como el Pájaro de Agua (*Cinclus leucocephalus*) y el Atrapamoscas de Torrentes (*Serpophaga cinerea*) por el tamaño de las mismas, ya que por ser especies de talla menor al Pato de Torrentes, sus excretas son visiblemente más pequeñas. Colectamos y almacenamos las heces en bolsas plásticas, debidamente etiquetadas, para luego preservarlas en etanol. Solo las presas que tienen partes del cuerpo esclerotizadas fueron identificadas en las muestras, aquellas presas que no tienen esta característica corporal seguramente fueron degradadas completamente y no son representadas. Adicionalmente, empleamos el total de la excretas colectadas para calcular la composición porcentual promedio en peso fresco de una excreta, calculada a partir de la sumatoria de todos los pesos de las mismas. Así mismo, calculamos la abundancia de cada ítem en el total de excretas de cada mes, posteriormente este valor se dividió entre el total de ítems y se multiplicó por cien para asignar a las fracciones un valor porcentual.

Aunque intentamos tomar muestras de excretas en una mayor extensión del gradiente de elevación, para evaluar los posibles cambios en la disponibilidad de presas, en las zonas por debajo de los 2500 m de elevación, la colecta de las muestras no fue posible debido a la fuerza del torrente del río durante la época de lluvia, puesto que elegimos los sitios de muestreo sobre la base de la factibilidad de poder tomar muestras durante todo el año. Adicionalmente, durante los días en que colectamos las muestras de heces invertimos 4 horas de observación diarias para registrar las técnicas y lugares de forrajeo que empleaban tanto los machos como las hembras del Pato de Torrentes.

Dado que las listas de taxa observados en el total de excretas colectadas pueden no representar adecuadamente la riqueza de macroinvertebrados que componen la dieta del Pato de Torrentes, recurrimos a pruebas de rarefacción (Gotelli & Colwell 2001) con empleo del estimador de riqueza Chao 2 (Badano *et al.* 2006). Este estimador puede utilizarse para determinar si una muestra representa adecuadamente la riqueza de especies de una comunidad. Para las pruebas de rarefacción se empleó el programa Estimates 8.0.0 (Colwell 2008).

Con el fin de examinar la selectividad alimentaría de estas aves, comparamos mediante el índice cuantitativo de Sørensen, los resultados de la dieta del Pato de Torrentes con los datos de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos referidos en la literatura en diferentes estaciones de muestreos entre los 2700 y 3000 m de elevación en la cuenca del Río Chama (Rivera 2004). El índice cuantitativo de se define como:

$$C_N = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

Donde aN es el total de ordenes de insectos presentes en la dieta del Pato de Torrentes, bN es el total de ordenes de insectos presentes en la comunidad estudiada por Rivera 2004 y jN la sumatoria del valor mas bajo de las abundancias registradas para un orden en la dieta y la comunidad (Magurran 1988). Como los datos de Rivera 2004 fueron tomadas en la época de sequía, solo empleamos los datos de la dieta del Pato de Torrentes que se tomaron durante el mismo periodo. Adicionalmente, para hacer esta comparación valida se calculo la abundancia relativa de los macroinvertebrados que aparecieron en la dieta del Pato de Torrentes, debido a que esta unidad fue empleada por Rivera (2004) en su estudio.

Aun cuando entendemos que el método empleado para evaluar la selectividad alimentaría del Pato de Torrentes tiene sus debilidades, como lo constituye que los muestreos se realizaron con una diferencia de varios años, el hecho que la información de Rivera (2004) sea la única existentes sobre la comunidad de macroinvertebrados en la cuenca del Río Chama, creemos que este ejercicio comparativo nos puede dar una buena aproximación sobre la respuesta a la

interesante interrogante que ha existido por varias décadas sobre qué tan especializado es el Pato de Torrentes en su dieta.

Reproducción

Entre Octubre de 2005 y Marzo de 2006 y entre Octubre de 2006 y Marzo de 2007, hicimos el seguimiento de dos parejas de Pato de Torrentes cuyos territorios eran contiguos en el río Chama. Totalizamos 960 h de observación, distribuidas de 2-3 salidas por semana. Cada día de observación ocupó el lapso comprendido entre las 08:00 y 18:00 h. El estudio nos permitió cubrir dos períodos reproductivos sucesivos, que incluyeron cortejos, acondicionamiento de nidos, postura de huevos, incubación, cuidado parental y sobrevivencia de los pichones. Realizamos las observaciones desde puntos elevados, con amplia visión y desde escondites, utilizando binoculares 10 x 40 marca Zeiss y un telescopio 20-40x marca Swarovski. Se pudo hacer una discriminación de cada pareja, puesto que esta especie emplea territorios fijos a lo largo de todo el año (Moffet 1970, Naranjo & Ávila 2003, Rengifo *et al.* 2005a). En los resultados de biología reproductiva incluimos información combinada de las dos parejas monitoreadas durante esos dos períodos reproductivos consecutivos.

Realizamos ANOVAs de una vía a fin de comparar las variables registradas durante el periodo reproductivo entre los distintos meses monitoreados. En los casos en que el ANOVA fue significativo ($p < 0,05$), aplicamos el test a priori MDS (Mínima Diferencia Significativa). Esto se realizó a través del paquete informático «STATISTICA for Windows™» versión 4.5.

Preferencias de hábitat, territorio y tamaño poblacional

Para estimar el tamaño del área de actividad del Pato de Torrentes y llevar un seguimiento de sus preferencias de hábitat, concentramos el trabajo en un transecto longitudinal que abarcó aproximadamente 25,7 Km en el Río Chama entre 1977 y 2993 m de elevación. Realizamos la identificación de características de hábitat que pueden influir en la presencia de la especie, mediante la comparación de variables fisicoquímicas del agua y algunos descriptores físicos en sectores del río donde detectamos individuos y en otros puntos del trayecto donde no obtuvimos

registros. Las variables consideradas fueron: i.- profundidad del agua, medida en el centro del cauce; ii.- velocidad de la corriente, calculada con base en el cronometraje del tiempo tomado por un objeto flotante en recorrer 5 m previamente marcados; iii.- caudal, empleando la fórmula $Q = S \times V$, donde S es el área y V la velocidad; vi.- ancho del río en el sitio de medición; vii.- número de rápidos: mide la secuencia a lo largo del canal de zonas poco profundas, de gran velocidad y con alta turbulencia; la mayor frecuencia de esta variable ambiental favorece la heterogeneidad del hábitat acuático, y con ello la mayor diversidad de la fauna, lo que se podría traducir en un mayor número de presas potenciales; viii.- vegetación protectora de las riberas: se refiere al grado de sombra, sobre el lecho del río, a este parámetro le dimos un valor de ponderación, dentro de una escala de valores de 0-4, que corresponde a la amplitud de la sombra sobre el río: 0= ninguna, 1= un cuarto, 2= mitad, 3= tres cuartos y 4 total; ix.- número de cantos rodados con un diámetro superior a 1 m; x.- tamaño de afloramientos rocosos, expresado en metros cuadrados; xi.- temperatura; xii.- pH; y xiii.- oxígeno disuelto. Medimos las variables fisicoquímicas *in situ*, utilizando un medidor portátil multi-paramétrico marca HANNA INSTRUMENTS™, modelo HI 9828.

Realizamos las medidas de estas variables desde las 07:00 h hasta las 12:00 h una vez por semana durante 2 meses en la época de lluvia (Agosto-Septiembre 2006) y el mismo lapso durante la época de sequía (Enero-Febrero 2007). Para ello, en un transecto de 10,5 km, donde con anterioridad se conocía que existían 11 parejas de patos, escogimos puntos al azar y a partir de allí hicimos registros, cada 200 metros, de las variables ambientales mencionadas anteriormente. En cada sector donde realizamos las mediciones, determinamos si el mismo era empleado por los patos, si se observaban individuos o si había presencia de excretas.

Mediante un análisis de componentes principales (ACP) centrado por especie con la ayuda del paquete informático «CANOCO for Windows™» versión 4.5, hicimos comparaciones estadísticas de los promedios de las variables consideradas entre sectores del río donde registramos individuos del pato de torrente y sectores donde no los detectamos durante el periodo reproductivo (época de sequía) y fuera del mismo (época de lluvias). Empleamos una tabla de valores críticos del coeficiente de correlación (r) de Pearson para una prueba unilateral según (n-

2) grados de libertad. Adicionalmente, realizamos un análisis de regresión lineal múltiple para ver la significancia de cada una de las variables usadas en el ACP.

Con el fin de estimar el tamaño poblacional realizamos observaciones entre Mayo y Agosto de 2006 a lo largo de 27,5 km en el río Chama y 19,2 km en el río Santo Domingo. Invertimos un total de 30 días de trabajo de campo, en el horario comprendido desde las 6:00 h y 1800 h. Para garantizar que los recorridos incluyeron todo el rango altitudinal de la especie, nuestras observaciones comenzaron en la cota de los 1200 m y finalizamos a los 3100 m de elevación, este rango esta muy por debajo y por encima del rango altitudinal referido para esta especie en la literatura (Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Hilty 2003, Weller & Rengifo 2003, Rengifo *et al.* 2005a). Durante los recorridos de observación anotamos la localización (coordenadas) de cada pareja mediante el empleo de un GPS Garmin TM, modelo eTrex. De la misma manera, constatamos la presencia de los patos en algunos sitios mediante la búsqueda y el registro de excretas en las orillas del río y en cantos rodados usados por estas aves para descansar. Los métodos indirectos para determinar el uso de un hábitat por un animal no involucran la observación directa del mismo, sino que depende de evidencias indirectas de actividades dejadas por los individuos. Los métodos indirectos se basan en los rastros o indicios que también son llamados registros de actividad y consisten en el conteo de huellas, heces o dormideros (Litvaitis *et al.* 1994)

Dividimos el número de individuos detectados entre los kilómetros de río recorridos para determinar la abundancia en los ríos Chama y Santo Domingo. Aun cuando intentamos sin éxito capturar y anillar algunos patos para individualizarlos y hacer mas precisos los censos, pensamos que debido a que el Pato de Torrentes en todo su rango de distribución emplea territorios fijos durante todo el año (Moffet 1970, Fjeldsa & Krabbe 1990, Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Hilty 2003, Naranjo & Ávila 2003, Weller & Rengifo 2003, Rengifo *et al.* 2005a, Rengifo *et al.* 2005b), evitamos sobreestimar el tamaño poblacional, producto de cuantificar una misma pareja más de una vez.

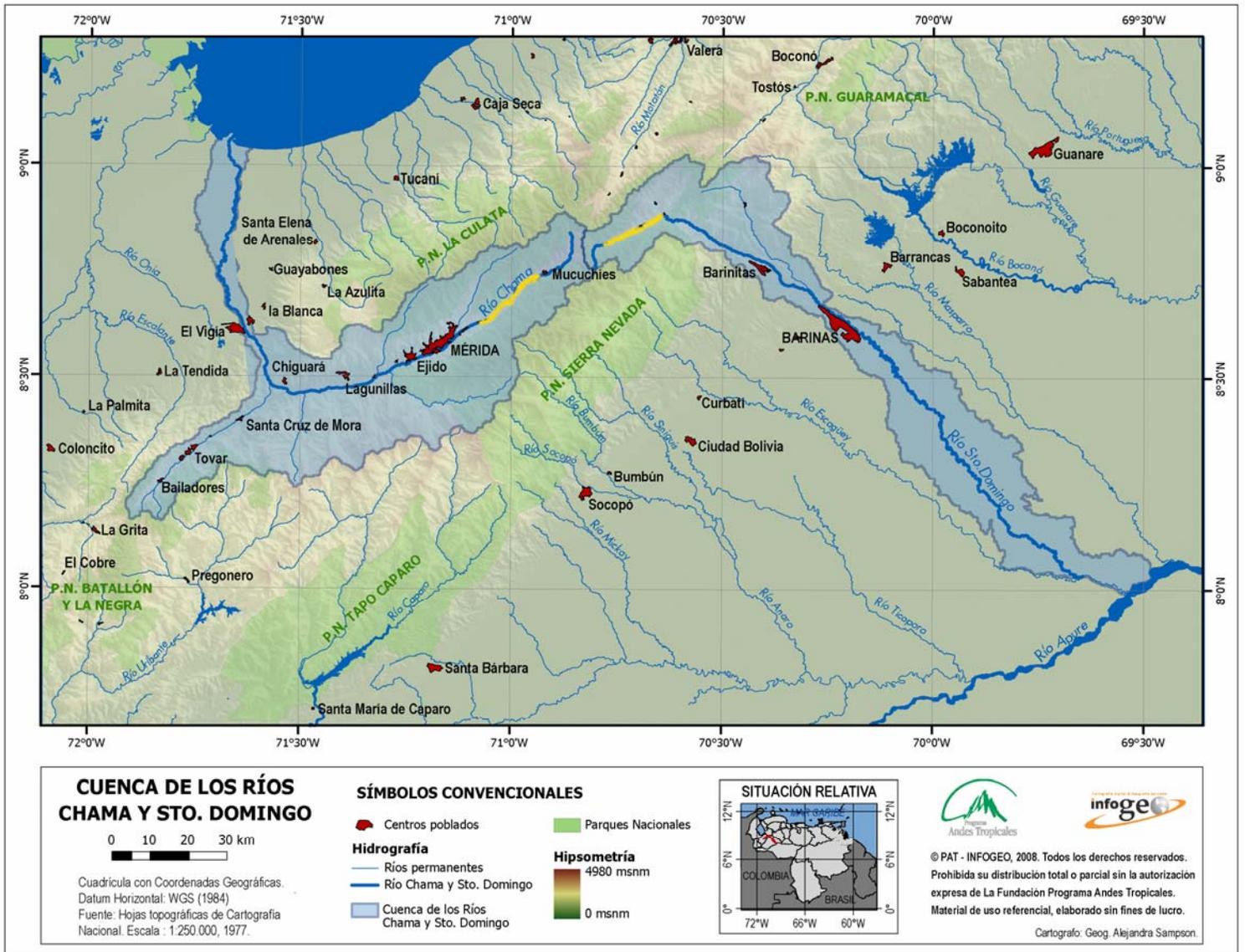


Figura 1. Área de estudio: cuenca hidrográfica de los ríos Chama y Santo Domingo, Mérida Venezuela; se resaltan en amarillo los 25,7 km y los 19,2 km de río muestreados, respectivamente.

RESULTADOS

Dieta

En el análisis de las 131 muestras de excretas encontramos que el 75,7 % correspondía a sedimento, el 19,2 % a queratinas de insectos y el 5,1 % restante a material vegetal. Inicialmente, realizamos la identificación de los macroinvertebrados separando las muestras por sector. Sin embargo, debido a que no encontramos diferencias significativas ($F= 4,37$; $p= 0,34$) en los tres ordenes de insectos mas importantes (Diptera, Trichoptera y Ephemeroptera), procedimos a sumarlos y promediarlos como una gran muestra. En la curva de rarefacción (Figura 2), encontramos que nuestro muestro alcanzo la saturación durante el mes de Diciembre, así mismo el estimador de riqueza Chao1 arrojó el mismo valor (9) que el total de taxa encontrados en las muestras. La identificación taxonómica de los restos de insectos (Tabla 1), en general mostró una dominancia de estados larvales de Diptera (86,4 %), seguida en importancia por larvas de Trichoptera (7,9 %), ninfas de Ephemeroptera (4 %) y de Plecoptera (1,7 %). Este orden de importancia se mantiene a lo largo del año con excepción del mes de agosto, momento en el cual Trichoptera tuvo un 58,1 % y el orden Diptera tan solo un 38,1 % de la muestra total (Fig. 2). La familias de dípteros que más aparecieron en las muestras fueron Chironomidae (63,9 %), seguida de Simuliidae (19,3 %), Empididae (1,9 %), Tipulidae (0,7 %), Ceratopogonidae (0,2 %) y Psychodidae (0,4 %). Esta tendencia se mantuvo a lo largo del año, salvo en el mes de Agosto, cuando la única familia de dípteros que apareció fue Simuliidae (Fig. 3).

Obtuvimos una alta similitud al comparar la composición de la fracción de ordenes de macroinvertebrados acuáticos en las excretas de los Patos de Torrentes ($S= 0,76$) colectadas durante la época de sequía con la oferta de este grupo presente en la cuenca del río Chama entre los 2600 y 3000 de elevación (Rivera 2004). Este autor refiere en términos de abundancia, a los ordenes Diptera (± 85 %), Coleoptera (± 5 %), Trichoptera (± 5 %) y Ephemeroptera ($\pm 0,2$ %) como los más importantes en esta cuenca por encima de los 2600 m elevación, que salvo Coleoptera, fueron muy similares al orden de aparición en el análisis de excretas de los patos.

En 96 horas de observación registramos 275 eventos de forrajeo, de los cuales el 77 % fueron en rápidos y el 23 % en pozos. La técnica que más emplearon fue la de inmersiones rápidas hasta el

fondo del río, con un 91 % y con el 9 % capturando presas sobre la superficie de las rocas. Esta última estrategia sólo la observamos durante la época de sequía. Al comparar los sitios y técnicas entre machos y hembras no encontramos diferencias significativas ($F= 2,67$; $p= 0,09$ y $F=3,41$; $p= 0,47$ respectivamente).

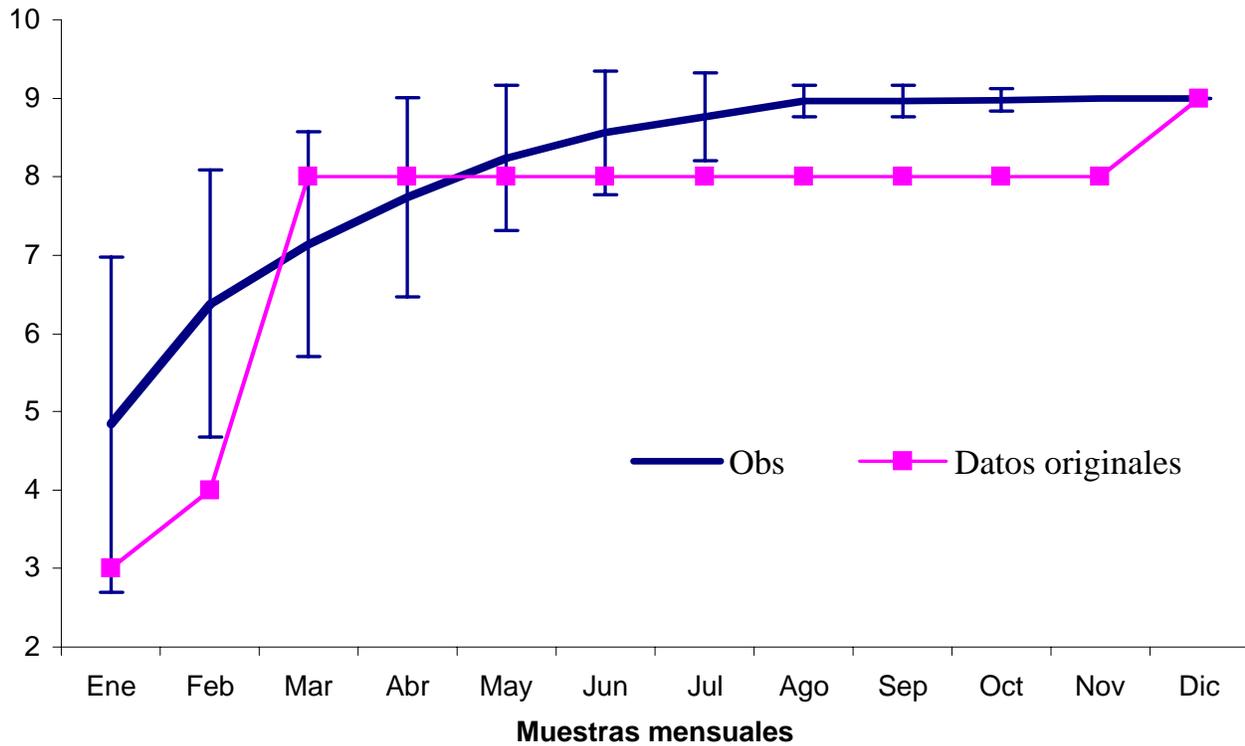


Figura 2. Curvas de valores observados y de rarefacción del número de taxa encontrados en la muestras de heces del Pato de Torrentes colectadas por un año en le Río Chama, Mérida , Venezuela.

Tabla 1. Composición taxonómica mensual de los restos queratinizados de insectos identificados en las excretas de Pato de Torrentes colectadas durante un año en tres sectores del río Chama, Mérida, Venezuela; los valores representan el número de veces que se encontró cada ítem y los números entre paréntesis indican la proporción de cada ítem en el total de excretas por mes.

| Mes | N | Diptera (Larvas) | | | | | | Trichoptera (Larvas) | Ephemeroptera (Ninfas) | Plecoptera (Ninfas) | Totales |
|------------|-----|---------------------|--------------|------------|------------|-----------------|-------------|-------------------------|---------------------------|------------------------|---------|
| | | Chironomidae | Simuliidae | Empididae | Tipulidae | Ceratopogonidae | Psychodidae | | | | |
| Enero | 15 | 127 (96,9 %) | 2 (1,5 %) | – | 2 (1,5 %) | – | – | – | – | – | 131 |
| Febrero | 12 | 100 (71,4 %) | 35 (25 %) | – | 3 (2,1 %) | – | – | – | – | 1 (1,5 %) | 140 |
| Marzo | 11 | 187 (36,9 %) | 183 (36,2 %) | – | 4 (0,8 %) | 5 (1 %) | 7 (1,4 %) | 47 (9,5 %) | 53 (10,5 %) | 20 (4,5 %) | 506 |
| Abril | 7 | 68 (76%) | 21 (23 %) | – | – | – | – | – | – | – | 89 |
| Mayo | 5 | 40 (66 %) | 20 (33 %) | – | – | – | – | 2 (2 %) | – | – | 62 |
| Junio | 8 | 60 (76 %) | 11 (14 %) | 1 (1 %) | – | – | – | 5 (6 %) | 1 (1,5 %) | 1 (1,5 %) | 79 |
| Julio | 5 | 57 (40 %) | 31 (22 %) | 15 (11 %) | – | – | – | 17 (12 %) | 15 (10,6 %) | 7 (4,4 %) | 142 |
| Agosto | 4 | – | 21 (38,1 %) | – | – | – | – | 32 (58,1 %) | 2 (3,8 %) | – | 55 |
| Septiembre | 11 | 80 (100 %) | – | – | – | – | – | – | – | – | 80 |
| Octubre | 21 | 157 (77 %) | 12 (6 %) | 23 (11 %) | 3 (1,5 %) | – | – | 5 (2 %) | 3 (1,5 %) | – | 203 |
| Noviembre | 19 | 295 (83,8 %) | 33 (9,4 %) | – | – | – | – | 24 (6,8 %) | – | – | 352 |
| Diciembre | 20 | 155 (66,2 %) | 32 (13,6 %) | – | – | – | 2 (0,8 %) | 33 (14 %) | 9 (3,7%) | 3 (1,3 %) | 234 |
| Totales | 131 | 1326 (63,9 %) | 401 (19,3%) | 39 (1,9 %) | 14 (0,7 %) | 5 (0,2 %) | 9 (0,4 %) | 165 (7,9 %) | 83 (4%) | 32 (1,7 %) | 2073 |

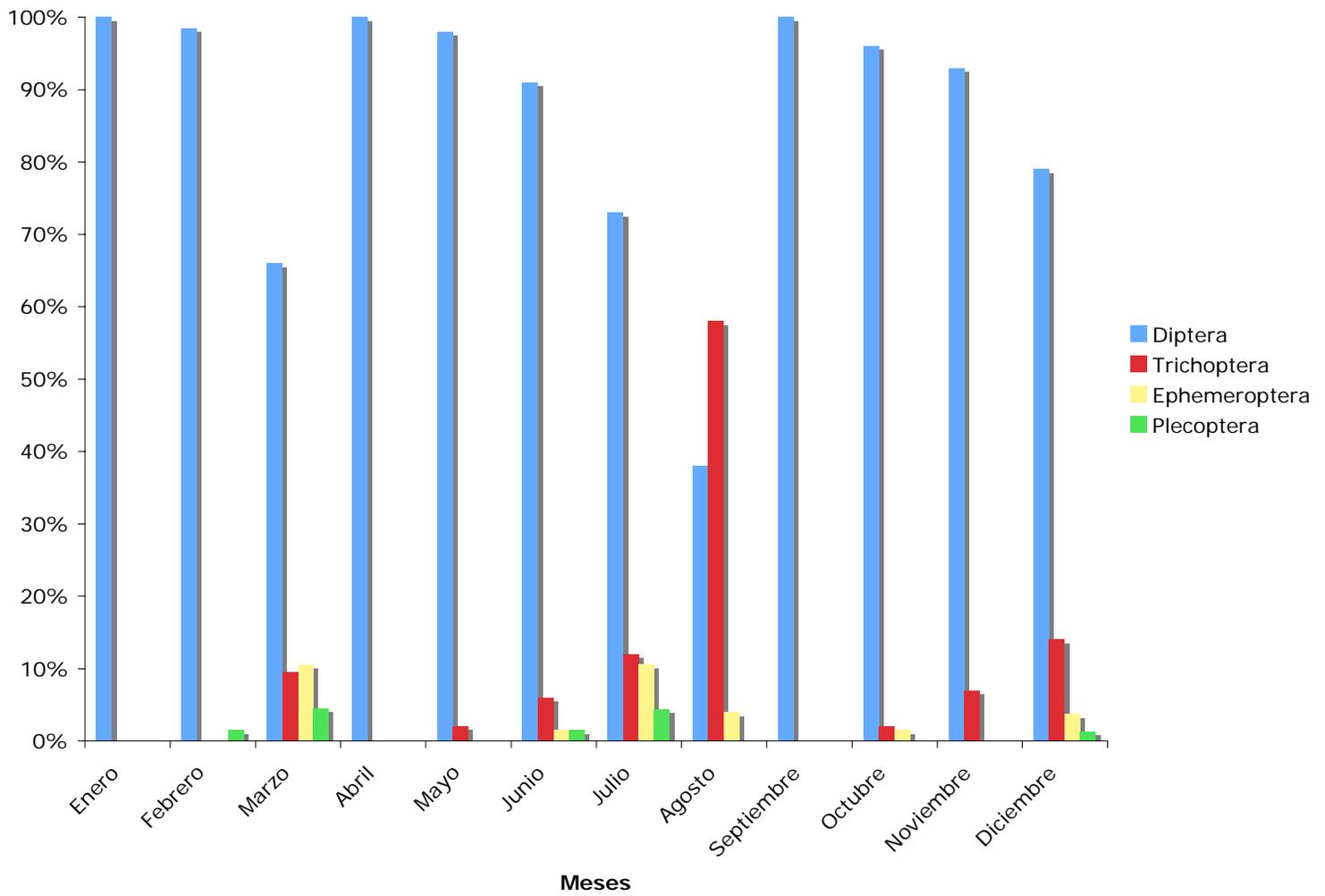


Figura 3. Importancia de los ordenes de macroinvertebrados acuáticos encontrados en la heces del Pato de Torrente colectadas en el río Chama, Mérida, Venezuela.

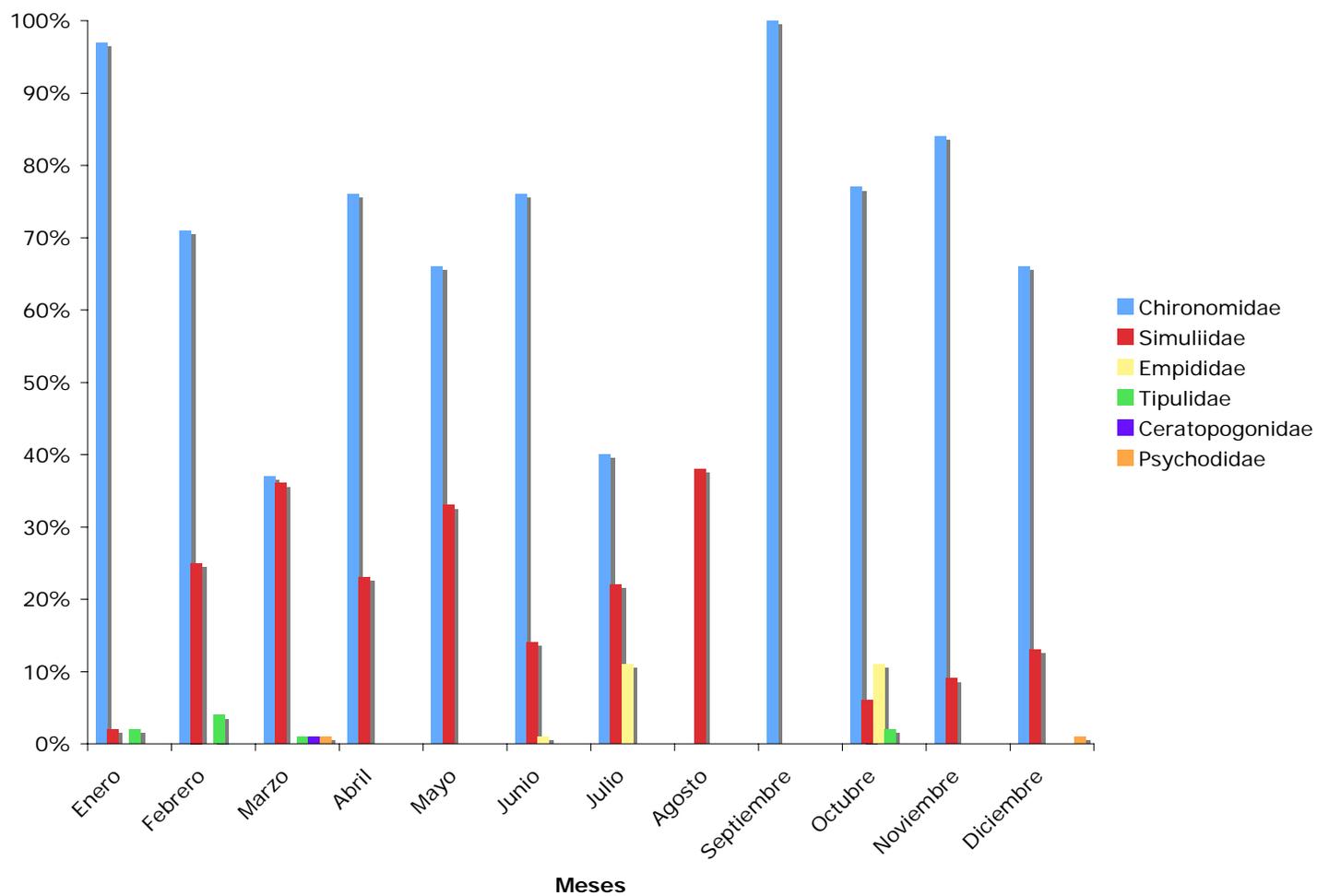


Figura 4. Importancia de las familias de macroinvertebrados acuáticos del orden Diptera encontrados en la heces del Pato de Torrentes colectadas en el río Chama, Mérida, Venezuela

Reproducción

Inicio del período reproductivo: cortejo

Entre Septiembre y Octubre de los años 2005 y 2006 (época de lluvia) no observamos conductas directamente asociadas a la reproducción (cortejos y visitas al nido), sin embargo, en mas del 70 % de la observaciones el macho y la hembra permanecen juntos. Para los meses de Noviembre y Diciembre de los mismos años (finales de la época de lluvia), comenzaron los cortejos, los que determinaron el inicio del período reproductivo. Entre Septiembre y Octubre registramos 27 avistamientos de patos, correspondiendo 60 % a patos en parejas y 40 % en solitario. En tanto, durante Noviembre y Diciembre, de 35 avistamientos, 77 % fueron en pareja y 33 % en solitario.

Entre el 14-27 de Noviembre de los años 2005 y 2006 registramos 27 eventos de cortejo. En 21 de ellos (93 %) la hembra y el macho nadaban juntos corriente abajo para luego salir a un canto rodado, donde el macho realizaba movimientos ondulatorios con el cuello seguidos de pequeñas patadas. Posteriormente, la hembra se sumergía en el agua y se iniciaba una persecución hasta que salían sobre la roca y el macho repetía los movimientos del cuerpo anteriormente descritos. Durante los cortejos, tanto el macho como la hembra realizaban vocalizaciones agudas. En 25 ocasiones el macho siguió a la hembra y en tan solo 2, la hembra siguió al macho. De los 27 eventos de cortejo, 19 % fueron inmediatamente sucedidos por cópula, 15 % por capturas de presas buceando, y 66 % por transporte de material al nido. Observamos los cortejos entre las 9:00 y 17:00 h, con un pico entre las 9:00 y 11:00 h.

Cópulas

Entre el 19 de Noviembre y el 7 de Diciembre de los años 2005 y 2006 observamos 25 cópulas en la dos parejas monitoreadas, registramos la primera cópula 5 días después del inicio de los cortejos y 19 días antes de la postura del primer huevo; así el 67 % de ellas siguió un patrón definido; luego de una persecución por el agua el macho se colocó encima de la hembra la cual mantenía las alas semiplegadas y el cuerpo horizontal, mientras el macho, sobre su dorso, batía las alas. Durante las cópulas, cuyo promedio fue de $1,89 \pm 0,97$ por día ($n = 25$), ambos sexos emitían vocalizaciones agudas, entrecortadas y de alta intensidad. Las cópulas se observaron regularmente distribuidas entre las 9:30 y 15:30 h. El 83 % de las cópulas se realizaron sobre

roca y 17 % en el suelo. El 22 % tuvo lugar a menos de 10 metros del nido y 78 % a más de 50 metros. Luego de la cópula, en 77 % de los casos la hembra permaneció posada y el macho nadó a menos de 3 metros de ella, mientras que en el restante 23 % ambos nadaron inmediatamente luego de la cópula.

Nidos y patrones de conducta de machos y hembras asociadas a estos

Localizamos 2 nidos emplazados en afloramientos rocosos que bordeaban el Río Chama, donde se encontraba vegetación arbustiva y epifita. Uno de ellos se ubicó a 7,7 km NE de la población de Tabay, a 1977 m de elevación ($8^{\circ}40'04,9''N$, $70^{\circ}01'42,1''W$), el mismo se construyó a 2,2 metros sobre el nivel del agua. Un segundo nido se encontró a 2178 metros de elevación, a 2 Km NE del poblado de Cacute ($8^{\circ}41'00,7''N$, $70^{\circ}59'59,5''W$), la construcción de este nido se hizo a 1,4 metros sobre el agua. En los afloramientos rocosos los nidos se construyeron sobre pequeñas cornisas que midieron en promedio $1,12 \pm 0,35$ metros de largo por $0,81 \pm 0,12$ metros de ancho. Los nidos estaban formados por ramas secas, y cubiertos en el centro con pastos y plumón, formando una capa de 2-3 cm de profundidad. La orientación de los 2 nidos en los afloramientos fue hacia el Noroeste. Monitoreamos estos dos nidos durante el evento reproductivo de los años 2005-2006 y ambos fueron empleados nuevamente durante el periodo 2006-2007.

Fuera de la época de reproducción (Septiembre-Octubre 2005-2006), registramos siete arribos de patos al nido, tres con aporte de ramas, en cinco ocasiones por el macho y en dos por la hembra. A principios del mes de Noviembre comenzaron las visitas regulares a los nidos, reparándolos y usándolos como posaderos. Desde el momento que se iniciaron los cortejos (14-27 de Noviembre de 2005 y 2006), 3 días después comenzaron los aportes regulares de material al nido.

Para los años 2005 y 2006 el número de visitas aumentó considerablemente durante el mes de Noviembre, momento en que comienzan los cortejos. Al comparar el número de visitas realizados por los machos, las hembras y en pareja, entre Octubre y Noviembre (Tabla 2) encontramos diferencias significativas ($F= 64,31$; $p < 0,05$). Al realizar el test a priori MDS, encontramos que esta diferencia se debe a un mayor número de visitas realizadas por la hembras, seguida por los machos y por último en pareja (Figura 5.1). Durante el mes de Octubre para

ambos años también encontramos diferencias significativas en cuanto al número de visitas ($F=20,79$; $p<0,05$). Aún cuando el número de visitas durante este mes fue similar entre los machos y las hembras, al compararlos con el número realizado en parejas fue menor (Figura 5.2). Para el mes de Noviembre 2005 y 2006 volvemos a encontrar diferencias significativas ($F=169,74$; $p<0,05$), pero esta vez producto de un mayor número de visitas por parte de las hembras en comparación a los machos y en pareja (Figura 5.3).

Al analizar cada sexo por separado encontramos diferencias en el número de visitas que realizan los machos comparando los meses de Octubre y Noviembre ($F=21,55$; $p<0,05$), esta diferencia también la observamos para las hembras ($F=166,25$; $p<0,05$). Esto se debió a que ambos sexos aumentaron el número de visitas para este último mes (Figura 5.4 y 5.5), aportando material al nido para finalizar la construcción del mismo debido a la cercanía de la época de postura. Las visitas en parejas, por el contrario se mantuvieron igual al comparar estos dos meses ($F=2,97$; $p<0,05$, Figura 5.6). Ello supone que durante los meses previos a la postura, las actividades ligadas a la construcción del nido se realizan mayoritariamente en forma individual.

En Octubre del año 2005 y 2006 el número de visitas promedio de los machos y las hembras (Tabla 3) fueron similares ($F=2,65$; $p=0,08$ y $F=3,45$; $p=0,45$, respectivamente). Mientras que durante Noviembre del 2005 y 2006 el número de visitas de las hembras fue significativamente mayor que los de los machos ($F=48,76$; $p<0,05$ y $F=74,23$; $p<0,05$, respectivamente).

En el 71,9 % de los arribos al nido que registramos antes de la puesta ($n=241$), los animales transportaron material. El 60,9 % de estos arribos fueron de hembras, 34,8 % por machos y 4,3 % en pareja. El material estuvo compuesto en un 71 % por ramas secas, 17 % por ramas verdes y 12 % por material no identificado. Los animales siempre transportaron los materiales en el pico. El macho siempre vocalizaba al llegar al nido con materiales si la hembra estaba en el nido o en sus inmediaciones. En el período previo a la puesta registramos actividad en el nido durante todo el día, con dos picos de máximas frecuencias de arribos (10:00-11:00 h y entre las 14:00-15:00 h).

Treinta días antes de la puesta durante 9 días de observación registramos en 17 ocasiones a los patos dando forma y profundidad al nido, revolcando y presionando el abdomen y el pecho sobre el nido y rasguñando hacia atrás. Esta conducta la observamos mayoritariamente por parte de las

hembras. Quince días antes de la puesta, las hembras comenzaron a echarse en actitud de incubación, conducta que se intensificó en frecuencia al acercarse la fecha de la postura (Diciembre–Enero). Durante 15 días de observación en Noviembre del 2005 y 13 días durante el mismo mes en el 2006 registramos 86 y 100 arribos al nido respectivamente, y en 20 ocasiones las hembras se echaron totalizando 80 minutos aproximadamente.

Tabla 2. Número de visitas del Pato de Torrentes al nido durante el periodo previo a la puesta de huevos (Octubre-Noviembre de 2005 y 2006), en el río Chama, Mérida, Venezuela.

| Actividad | Sexo | Octubre 2005 (12 días) | Noviembre 2005 (15 días) | Octubre 2006 (10 días) | Noviembre 2006 (13 días) |
|---------------------------------|--------|---------------------------|-----------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| Visitas sin objetivo claro | Macho | 8 | 6 | 14 | 5 |
| | Hembra | 7 | 10 | 9 | 7 |
| | Juntos | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Visitas con aporte de material | Macho | 7 | 46 | 10 | 45 |
| | Hembra | 2 | 25 | 4 | 30 |
| | Juntos | 0 | 5 | 2 | 3 |
| Visitas para echarse sin huevos | Macho | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Hembra | 2 | 10 | 0 | 10 |
| Promedio del total de visitas | Macho | 0,83±0,80 | 2,00±0,93 | 1,40±0,70 | 2,85±1,14 |
| | Hembra | 1,33±0,65 | 4,53±0,92 | 1,30±0,95 | 5,31±1,18 |
| | Juntos | 0 | 0,33±0,49 | 0,20±0,42 | 0,23±0,44 |
| Total de Visitas | | 26 | 86 | 29 | 100 |

Figura 5.1 Valores promedio con su error y desviación estándar del número de las visitas de machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, antes de la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

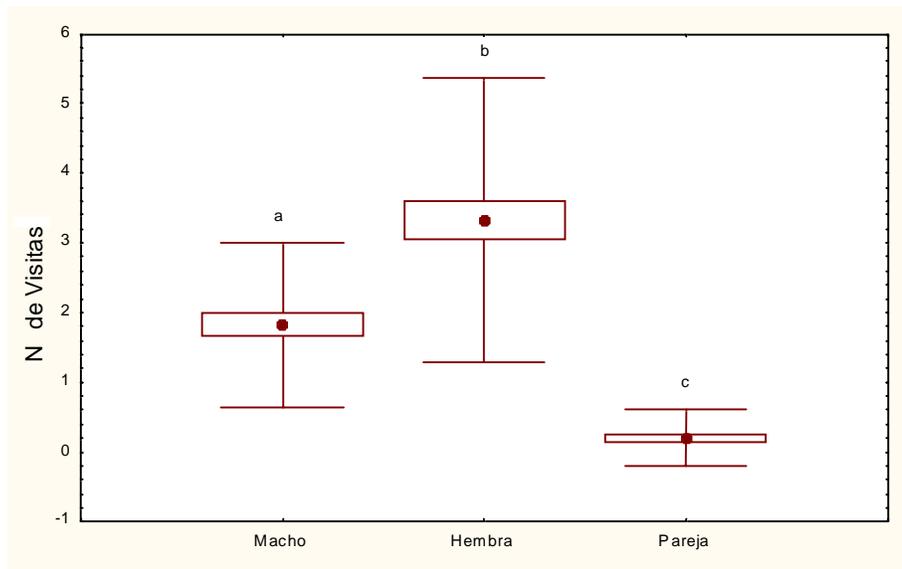


Figura 5.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas del mes de Octubre sin discriminar año, antes de la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

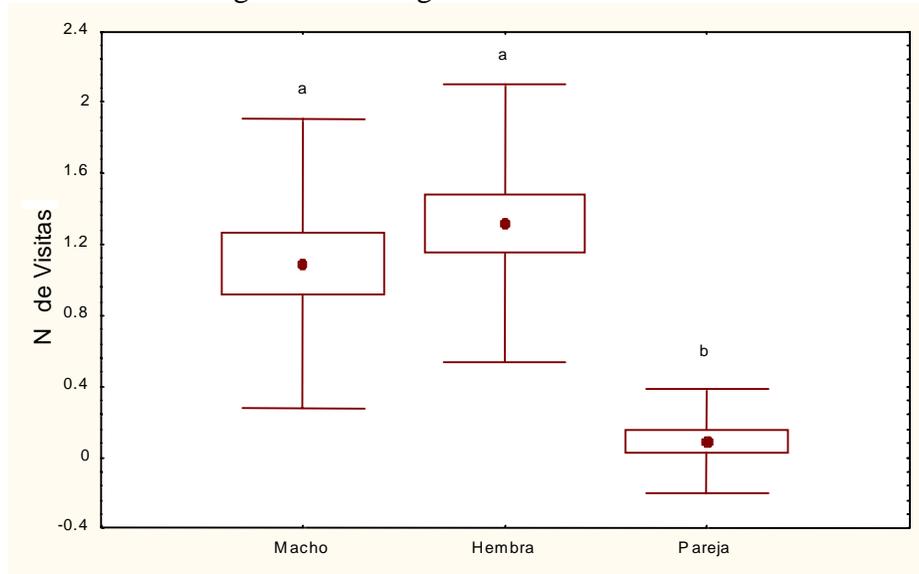


Figura 5.3. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas del mes de Noviembre sin discriminar año, antes de la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

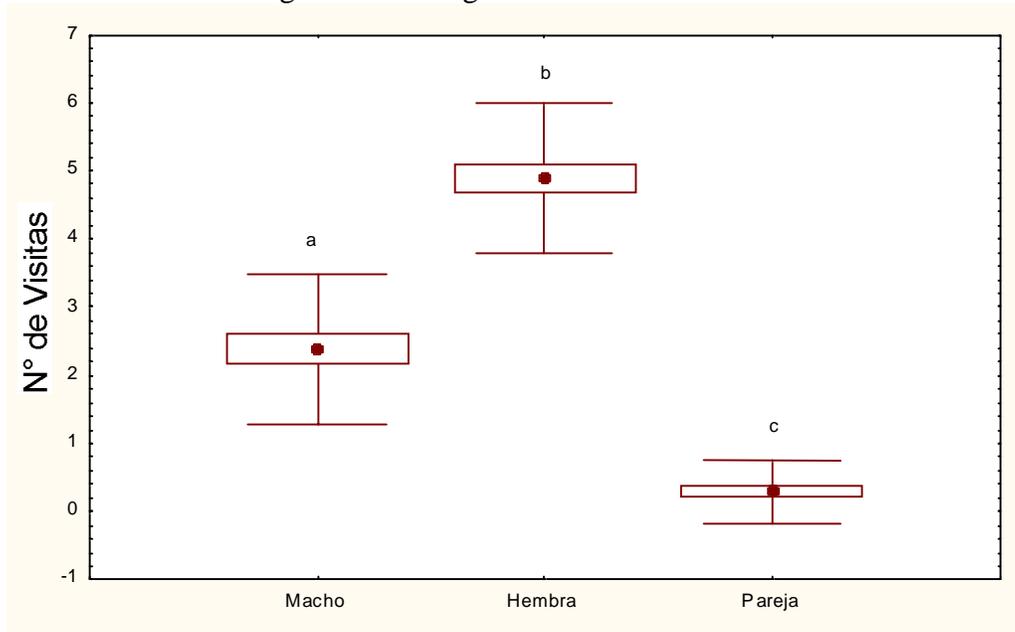


Figura 5.4. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

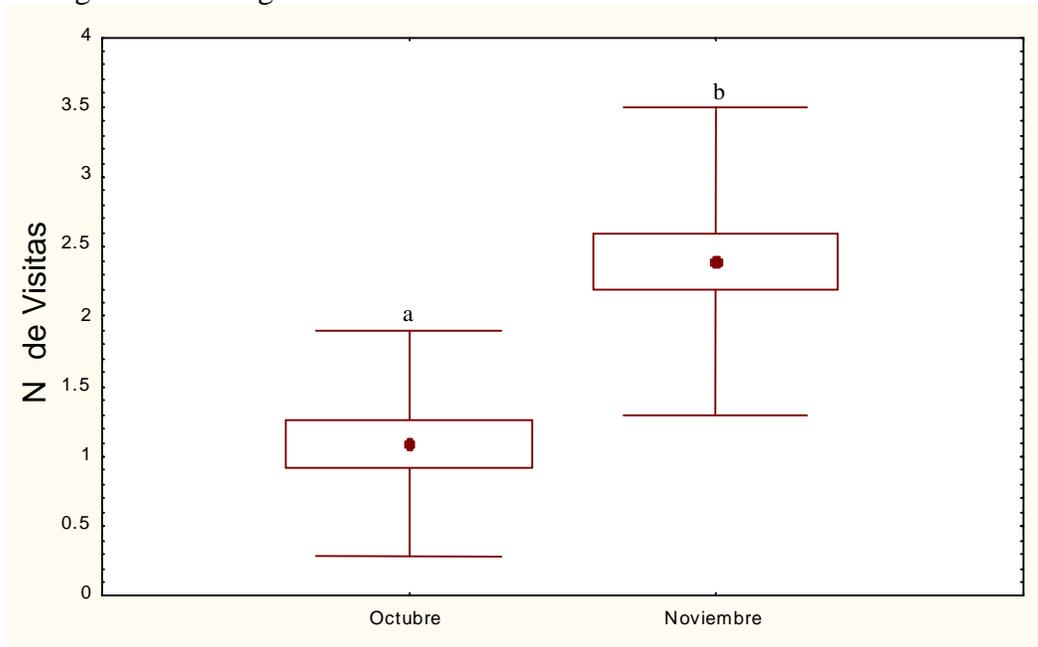


Figura 5.5. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de hembras entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

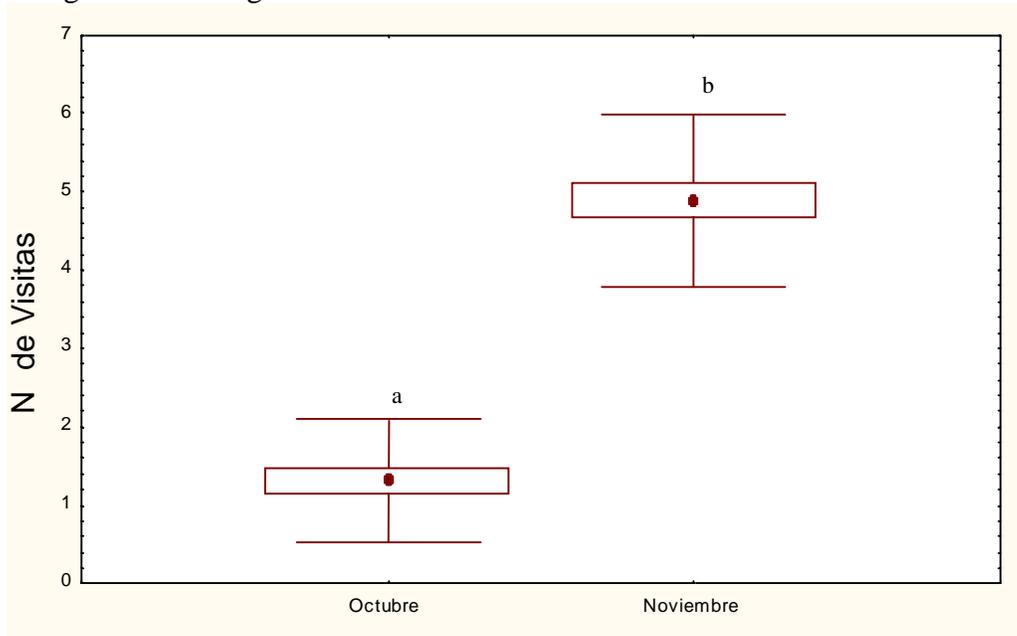
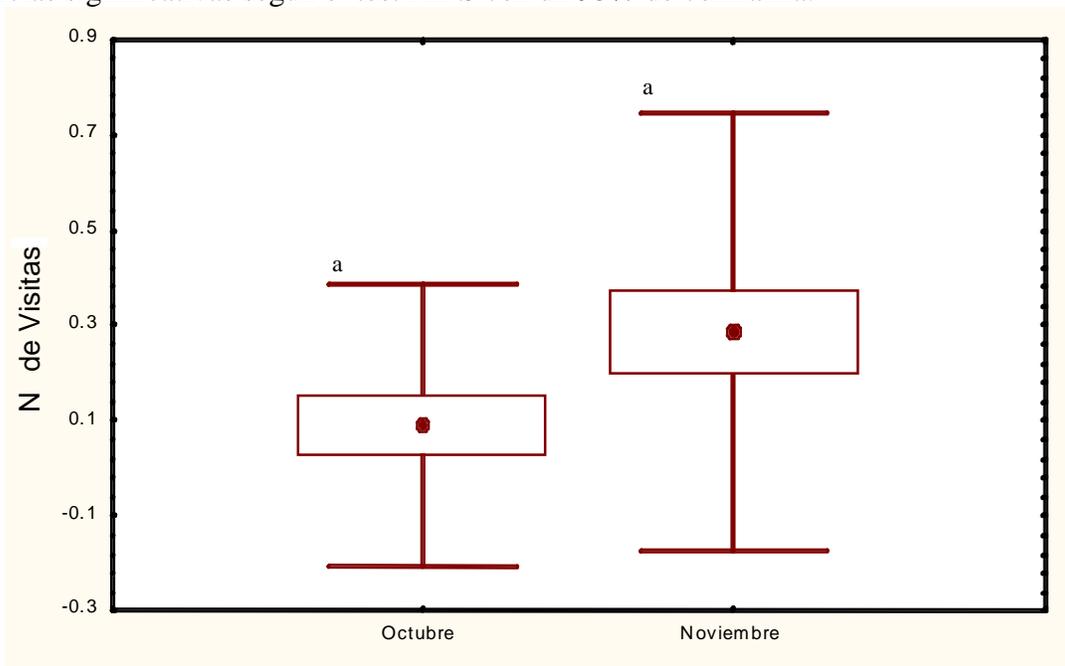


Figura 5.6. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de parejas entre octubre y noviembre sin discriminar año en la pre postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.



Postura e incubación

Las puestas ocurrieron entre el 22 Diciembre de 2005 y el 16 de Enero 2006, así como entre el 28 de Diciembre del 2006 y el 20 de Enero de 2007. Las mismas promediaron $3,25 \pm 0,5$ huevos/postura. La duración entre la puesta de cada huevo fue de $6,0 \pm 1,2$ días ($n=13$). Los huevos fueron de color beige y midieron $57,4 \pm 1,4$ cm de largo, $46,1 \pm 0,8$ cm de ancho y pesaron $72,5 \pm 3,5$ g. Los machos nunca incubaron y el periodo de incubación, que tuvo lugar desde mediados del mes de Enero hasta finales de Febrero y principios de Marzo tanto para el 2006 y 2007, siempre comenzó luego de la última puesta, y el mismo duró de 41-46 días.

El número y la duración de las visitas al nido realizadas por los machos, hembras y parejas durante la época de postura se muestran en la Tabla 3. Durante esta época el número de visitas por parte de las hembras, los machos y en pareja fueron diferentes ($F= 597,25$; $p < 0,05$). Las hembras realizaron un mayor número de visitas comparadas con las realizadas por los machos y en pareja (Figura 6.1). Al revisar los resultados por mes encontramos tendencias muy similares: existen diferencias en Diciembre ($F= 433, 63$; $p < 0,05$) y Enero ($F= 648, 22$; $p < 0,05$), siempre las hembras con mayor número de visitas seguida por los macho y en pareja (Figura 6.2 y 6.3).

Al revisar el número de vistas que realizó cada sexo durante la época de postura encontramos que el número de visitas de los machos fue similar durante los dos meses ($F= 0,36$; $p < 0,05$, Figura 5.4), mientras que por el contrario, las hembras visitaron más veces el nido en Enero comparado con Diciembre, tanto para el año 2005 como el 2006 ($F= 55,10$; $p < 0,05$, Figura 6.5). El número de visitas en pareja se mantuvo igual ($F= 0,26$; $p < 0,05$, Figura 5.6).

Con relación a los tiempos de las visitas al nido realizadas por los machos, las hembras y en pareja durante la época de postura (Tabla 3), también encontramos marcadas diferencias ($F= 89,30$; $p < 0,05$). Las hembras realizaron visitas mas largas en comparación a los machos y en pareja (Figura 5.7). Esta tendencia se mantuvo al analizar los meses por separado; para Diciembre ($F= 158, 29$; $p < 0,05$), las hembras duran mas del triple en sus vistas al nido, en comparación a los machos y en pareja (Figura 6.8), en tanto que durante Enero esta diferencia ($F= 113,53$; $p < 0,05$), se amplifica hasta diez veces más (Figura 6.9). Al revisar cada sexo por

separado, encontramos también importantes discrepancias; los machos no difieren en los tiempos de visita entre Diciembre y Enero ($F= 0,12$; $p< 0,05$, Figura 6.10), mientras que las hembras si mostraron diferencias ($F= 49,04$; $p< 0,05$), sus visitas fueron más prolongadas en Enero que en Diciembre (Figura 6.11). Por su parte, las vistas en parejas, también fueron más frecuentes en Enero comparadas con las de Diciembre ($F= 4,75$; $p< 0,05$, Figura 6.12).

Tabla 3. Promedio del número y tiempo de visitas de machos, hembras y pareja de Patos de Torrentes al nido por día durante el periodo de postura de Diciembre-Enero 2005 y 2006, en el río Chama, Mérida, Venezuela.

| Actividad | Sexo | Diciembre 2005 (12 días) | Diciembre 2006 (13 días) | Enero 2006 (14 días) | Enero 2007 (15 días) |
|--|--------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Número de visitas | Macho | 0,73±0,65 (8) | 0,67±0,65 (8) | 0,60±0,52 (6) | 0,69±0,63 (10) |
| | Hembra | 5,18±0,98 (57) | 5,50±0,80 (66) | 8,30±0,95 (83) | 7,69±1,49 (93) |
| | Juntos | 0,18 ±0,40 (2) | 0,08±0,29 (1) | 0,30±0,48 (3) | 0,08±0,28 (1) |
| Tiempo de vistas (min) | Macho | 1,88±1,05 (24,5) | 1,76±0,59 (14,1) | 1,60±1,00 (22,4) | 1,85±0,73 (14,8) |
| | Hembra | 6,75±1,68 (87,8) | 7,28±2,33 (58,2) | 21,29±4,75 (251,2) | 18,76±8,85 (150,1) |
| | Juntos | 0,87±0,33 (9,6) | 0,89±0,41 (11,7) | 1,20±0,68 (27) | 1,56±2,31 (20,3) |
| Total de Visitas-Total tiempo de visitas | | 67-121,9 | 75-84,0 | 92-300,6 | 104-185,2 |

Figura 6.1. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

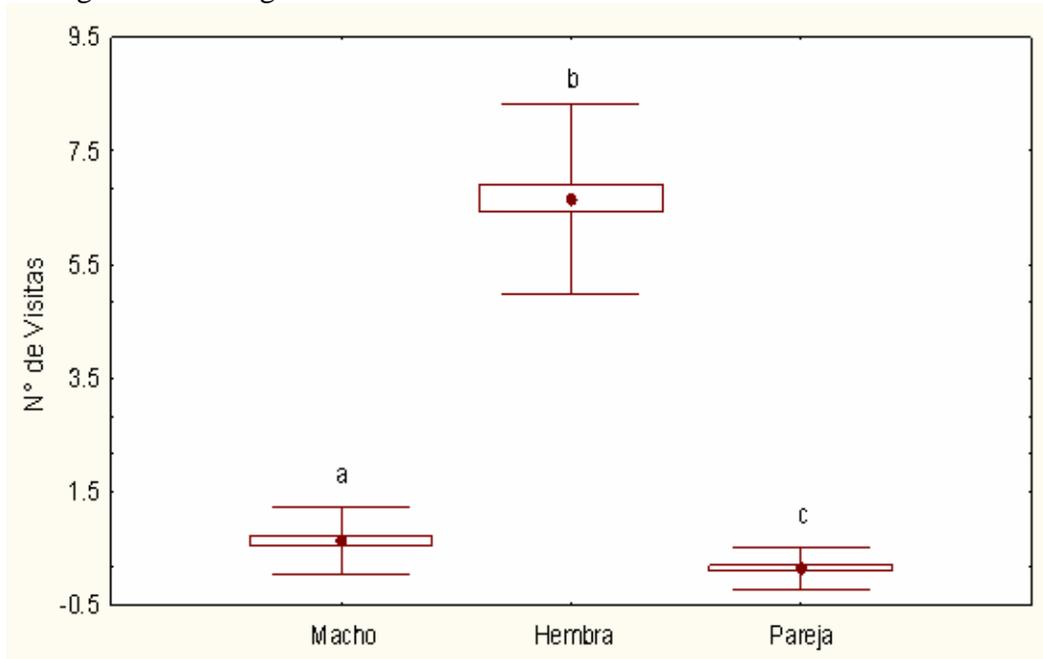


Figura 6.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas en diciembre sin discriminar año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

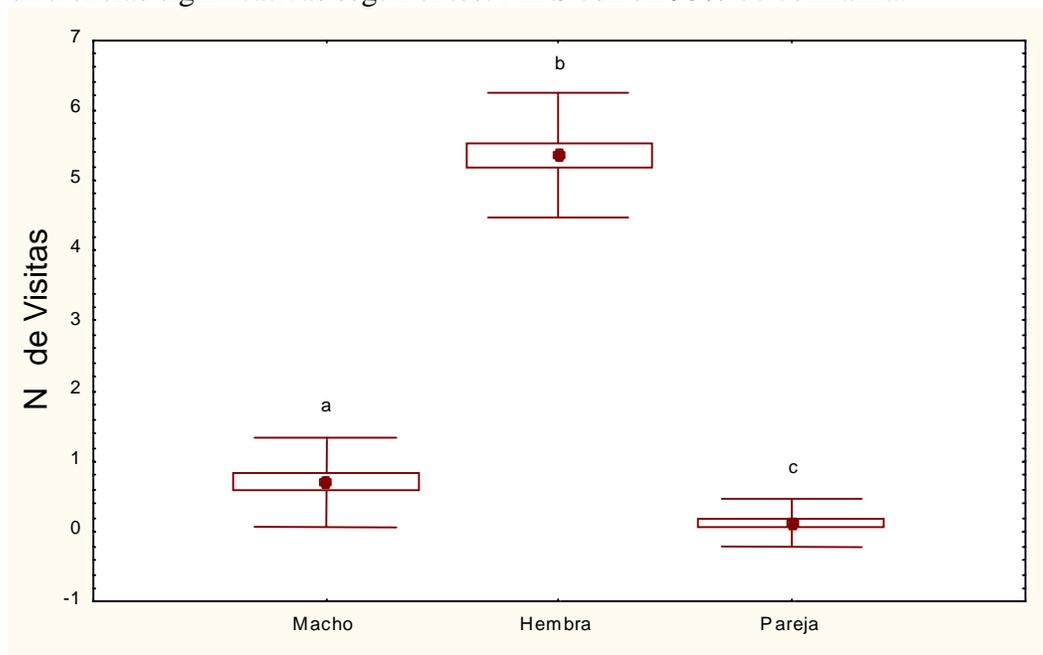


Figura 6.3. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visitas de machos, hembras y parejas en enero sin discriminar año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

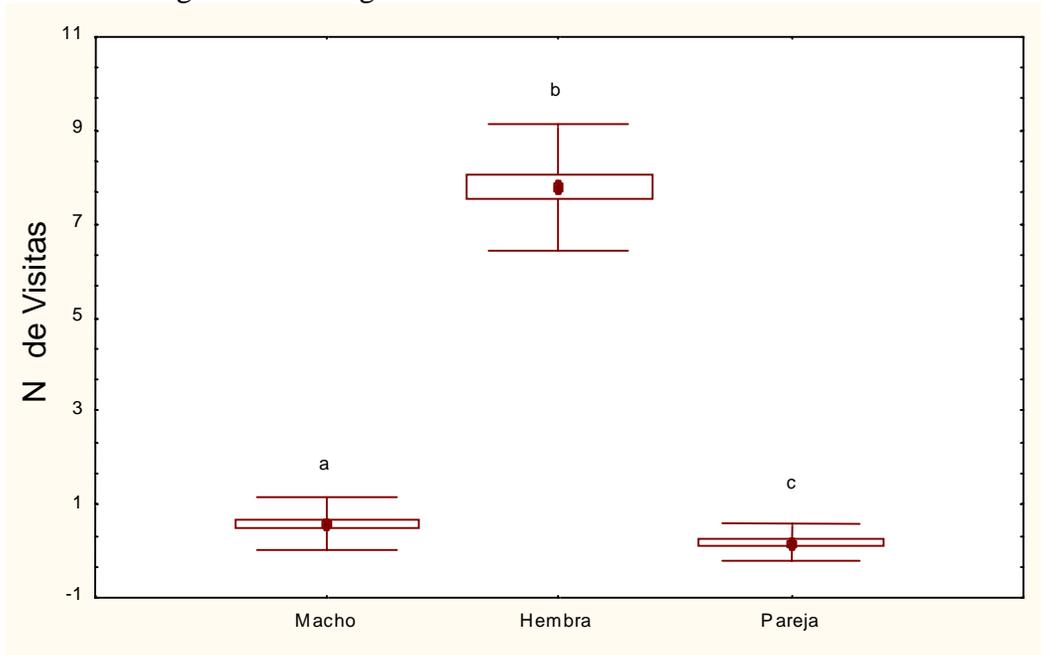


Figura 6.4. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de visita de machos entre enero y diciembre sin discriminar año en la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

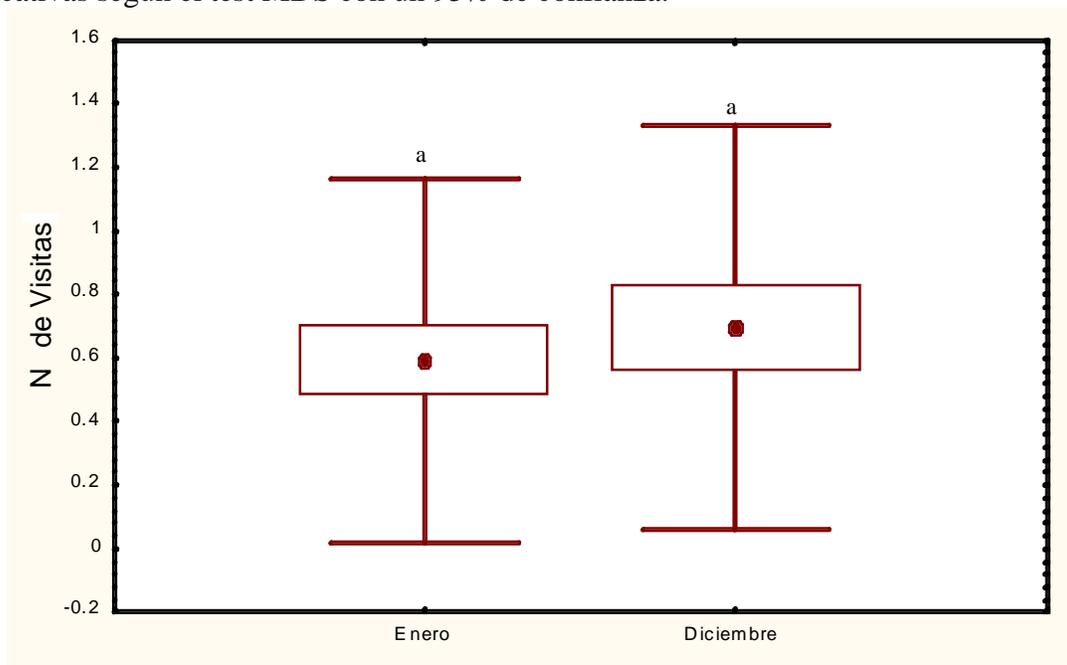


Figura 6.5. Valores promedio con su error y desviación estándar del numero de visita de hembras entre enero y diciembre sin discriminar año en postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

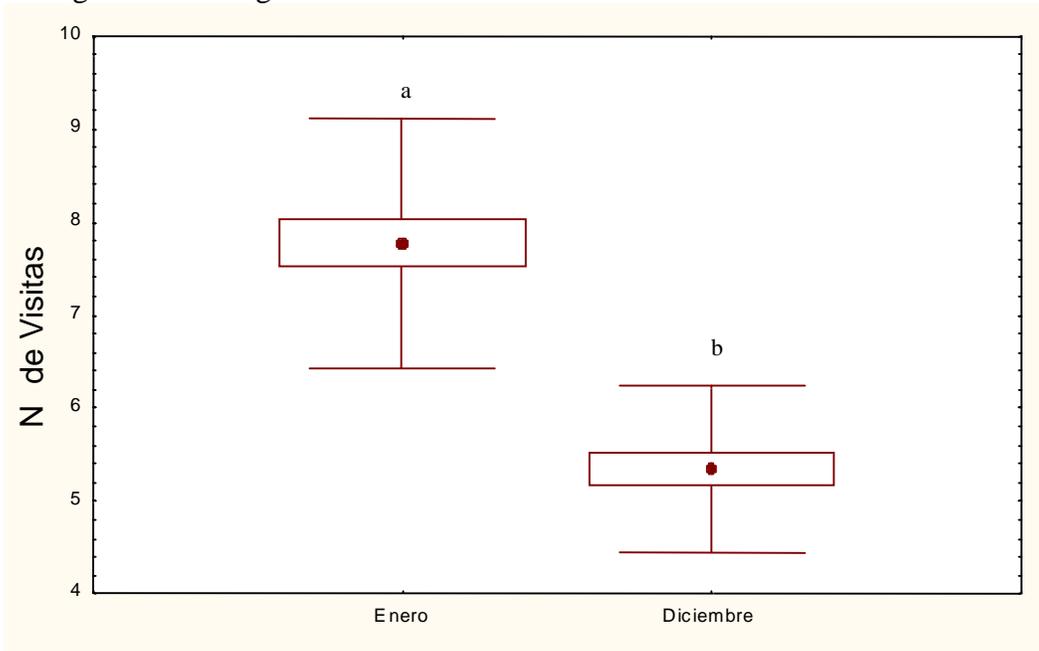


Figura 6.6. Valores promedio con su error y desviación estándar del numero de visita de pareja entre enero y diciembre sin discriminar año en la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

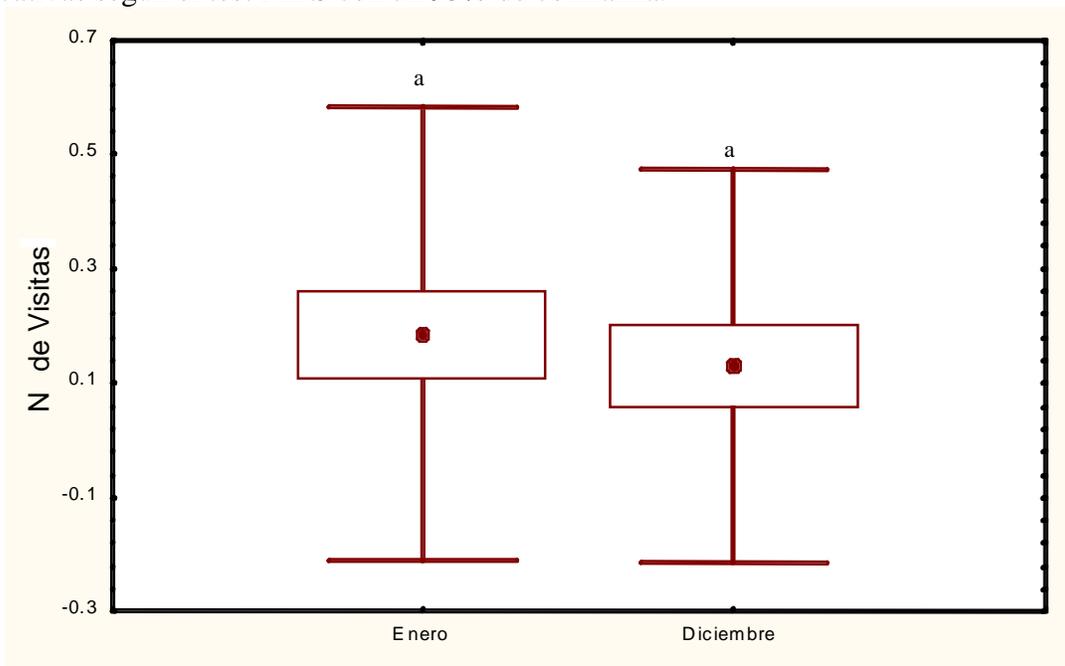


Figura 6.7. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas sin discriminar mes y año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

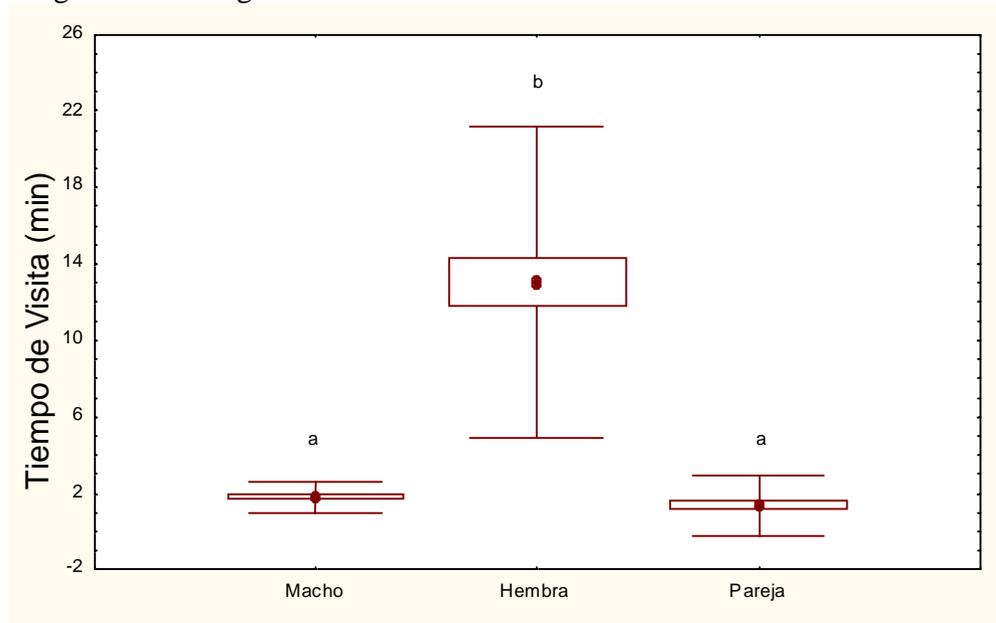


Figura 6.8. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas en diciembre sin discriminar año, durante postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

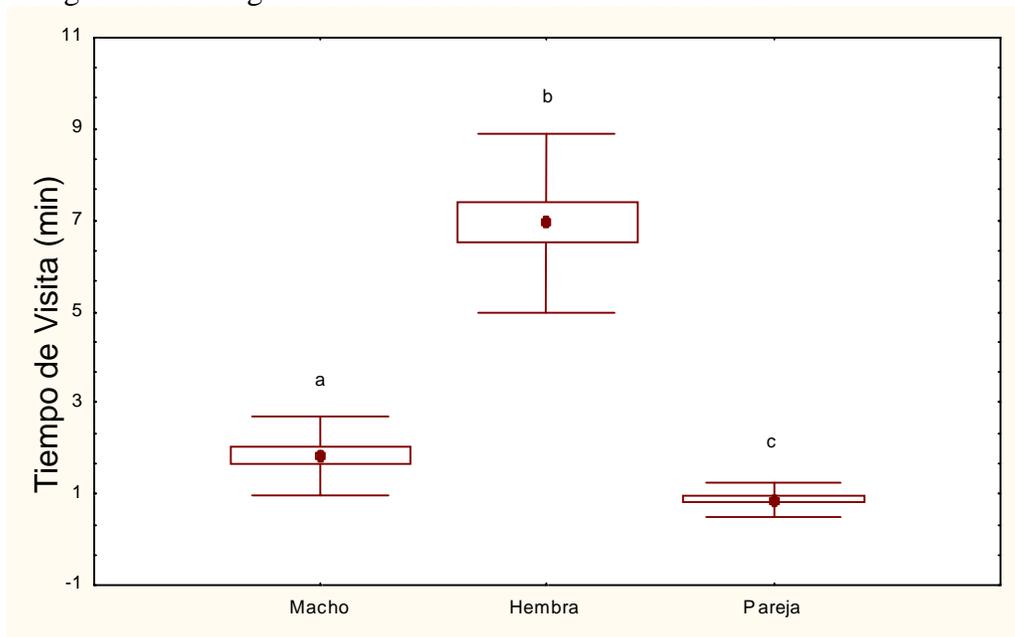


Figura 6.9. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos, hembras y parejas en enero sin discriminar año, durante postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

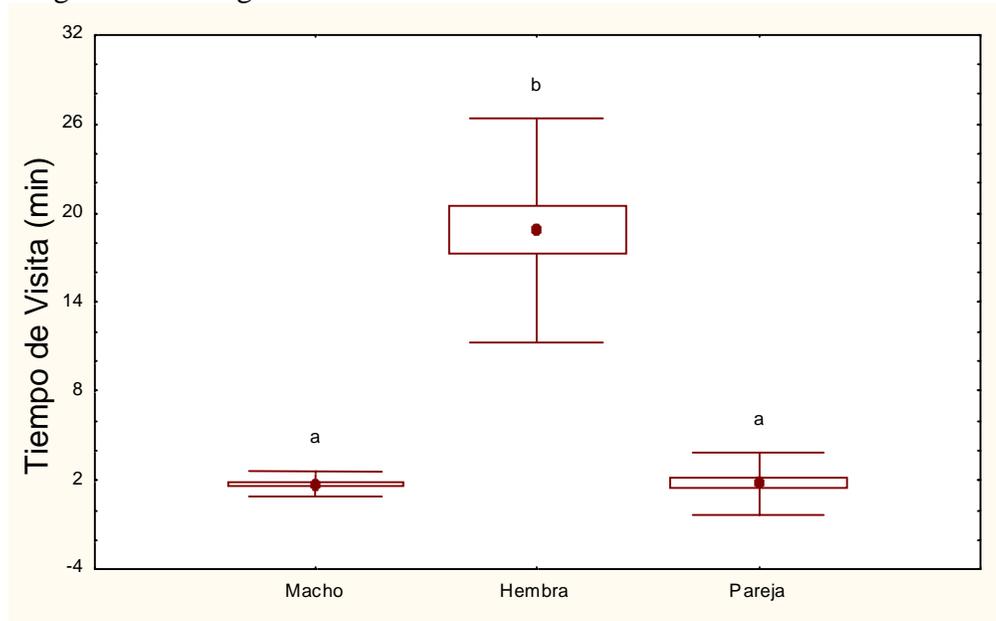


Figura 6.10. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de machos entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

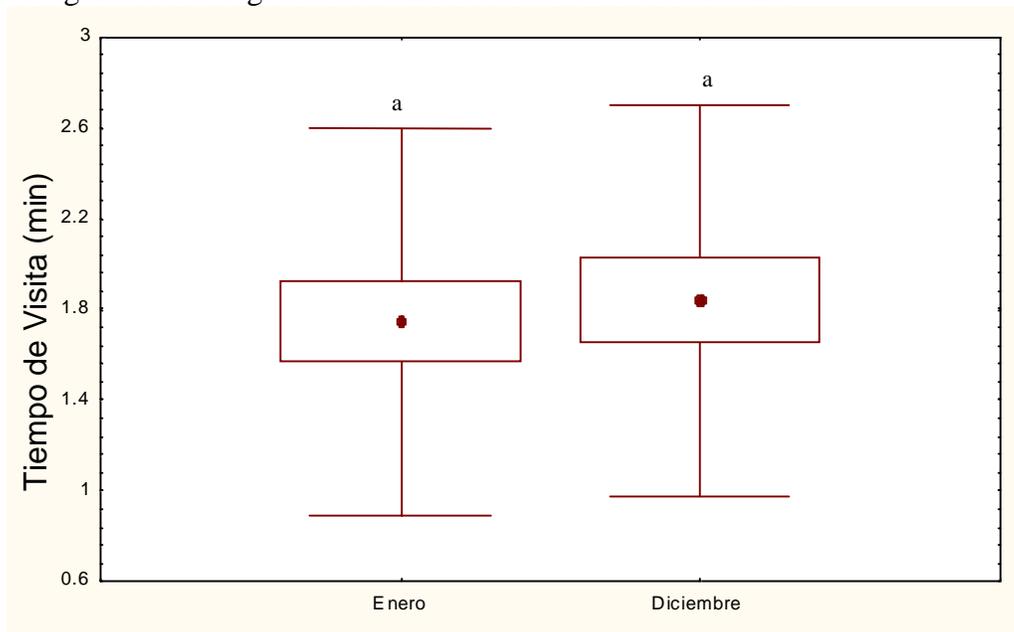


Figura 6.11. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de la hembra entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

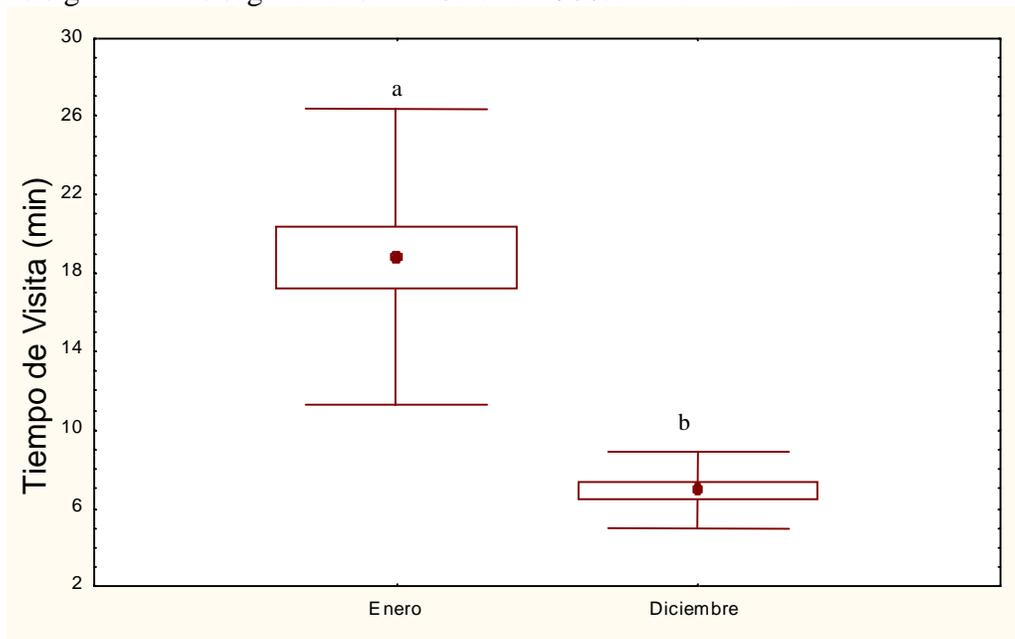
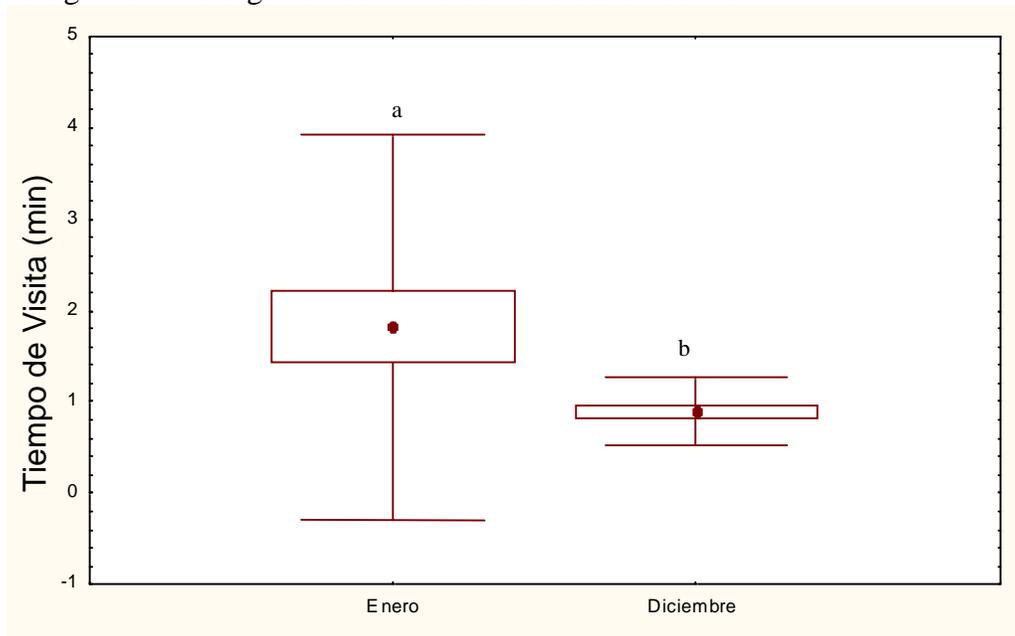


Figura 6.12. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de visita de la pareja entre enero y diciembre sin discriminar año, durante la postura. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.



Mientras las hembras incubaban los huevos realizamos un seguimiento del número, duración, y distancia de sus salidas del nido (Tabla 4). El número de salidas fue diferente para los tres meses ($F= 7,26$; $p< 0,05$), siendo menores en Enero para luego ir incrementando gradualmente hasta el mes Marzo (Figura 7.1). La duración de las salidas también varió ($F= 79, 29$; $p< 0,05$), pero por el contrario, en el mes de Marzo fueron menores comparadas a las del mes de Enero y Febrero, que se mantuvieron similares (Figura 7.2). Igualmente, las distancias de las salidas del nido difirieron ($F= 129, 85$; $p< 0,05$), siendo menores en Marzo y similares entre Enero y Febrero (Figura 7.3).

Las hembras realizaron salidas del nido a lo largo del día (Fig. 8), no se observaron que las mismas se concentraron temprano en la mañana o al final de la tarde. La mayoría de las salidas (92 %) tuvieron lugar en rápidos y pozos cercanos al nido. Aún cuando los machos nunca participaron en la incubación de los huevos y tampoco en traer alimento para la hembra, estos siempre las acompañaron desde una distancia cercana cuando se encontraban echadas y además en el momento de salir a forrajear y al momento de regresar al nido.

Aunque monitoreamos sólo dos nidos durante dos periodos reproductivos consecutivos, debido a motivos logísticos, presentamos datos de otros nidos activos localizados en los ríos Chama y Santo Domingo (Tabla 5). Esta información pudiera ser de gran valor para futuros proyectos de investigación que contemplen abordar con mayor detalle la biología reproductiva del Pato de Torrentes.

Tabla 4. Número, duración y distancia al nido de las salidas de las hembras del pato de Torrentes durante el periodo de incubación en el Río Chama, Mérida, Venezuela. Letras distintas (entre paréntesis) indican diferencias significativas, según el test a posteriori LSD con un 95% de confianza.

| Actividad | Enero 2006 | Febrero 2006 | Marzo 2006 | Enero 2007 | Febrero 2007 | Marzo 2007 |
|------------------------------|----------------|---------------|---------------|----------------|------------------|---------------|
| Número salidas diarias | 4,3 ± 0,7 (a) | 5,1 ± 0,2 (a) | 5,6 ± 0,9 (a) | 6,2 ± 1,2 (a) | 7,6 ± 2,1 (a) | 7,9 ± 0,5 (a) |
| Tiempo de las salidas (min) | 10,9 ± 2,0 (a) | 12,3 ± 5,1(a) | 6,7 ± 1,9 (b) | 14,4 ± 3,7 (a) | 12,6 ± 4,9 9 (a) | 5,4 ± 0,2 (b) |
| Distancia de las salidas (m) | 13,5 ± 2,2 (a) | 18,9± 6,9 (b) | 4,3± 0,8 (c) | 10,8± 4,1 (a) | 12,7± 4,8 (a) | 3,2± 1,1 (b) |
| Total días de observación | 9 | 8 | 5 | 6 | 7 | 4 |

Figura 7.1. Valores promedio con su error y desviación estándar del número de salidas de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo, sin discriminar año durante el periodo de incubación. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

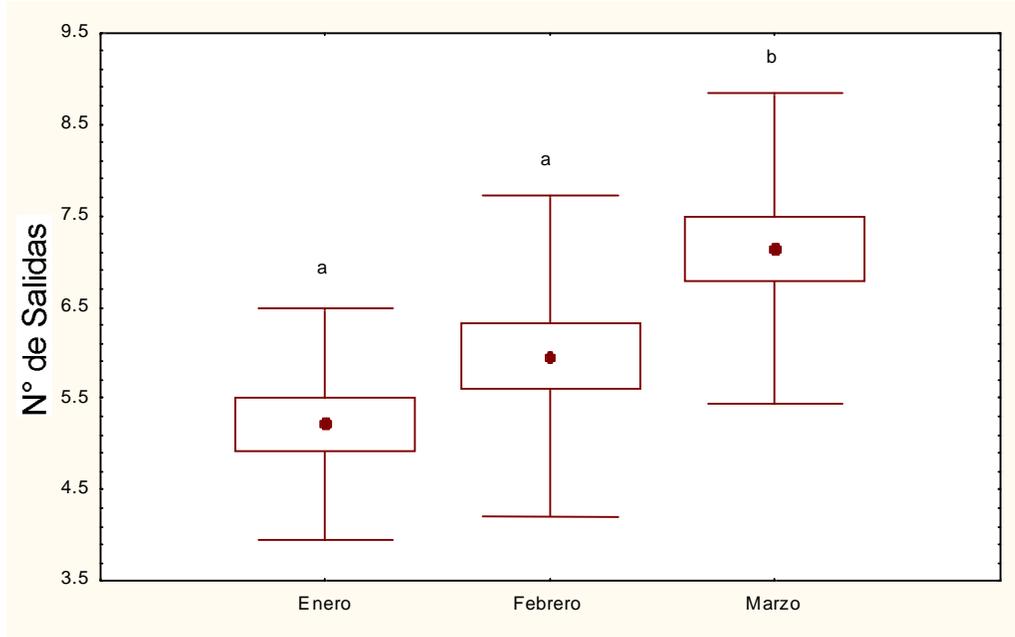


Figura 7.2. Valores promedio con su error y desviación estándar del tiempo de salida de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo sin discriminar año durante el periodo de incubación. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.

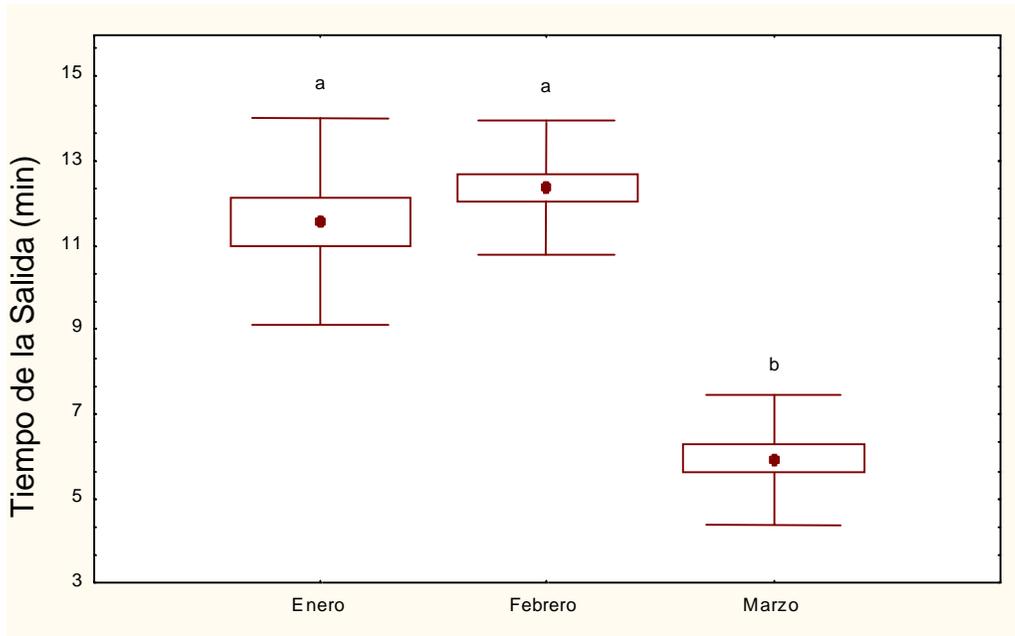
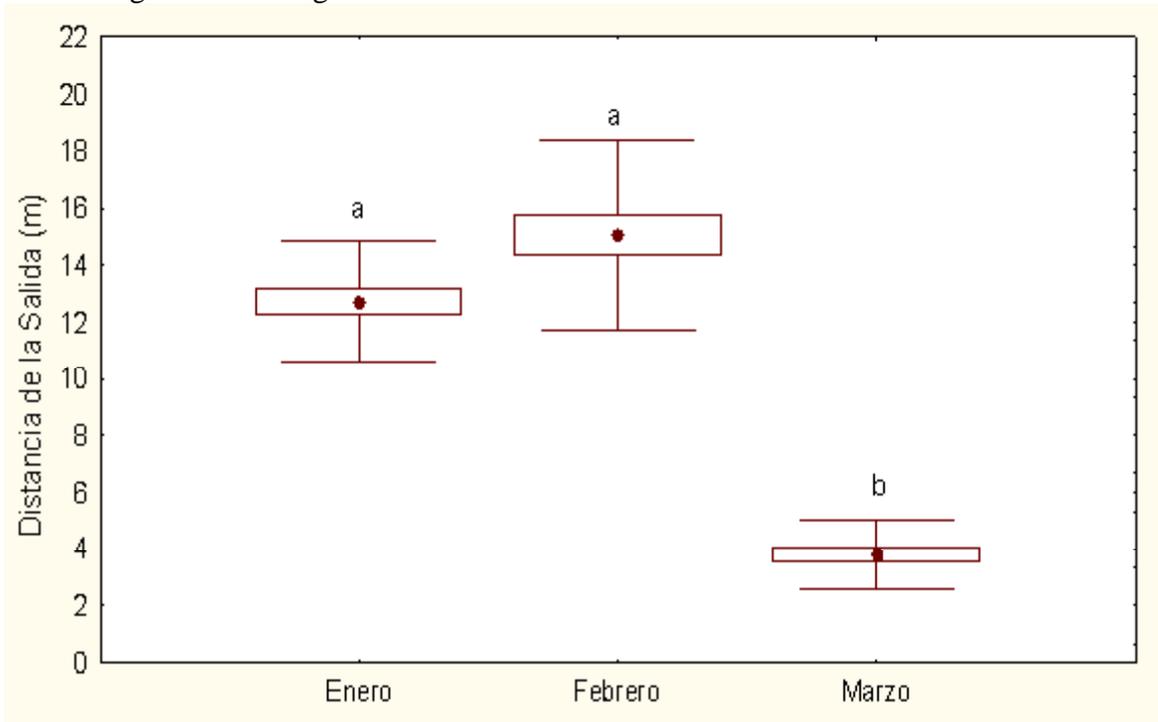


Figura 7. 3. Valores promedio con su error y desviación estándar de la distancia de la salida de la hembra del nido en el mes de enero, febrero y marzo sin discriminar año. Letras distintas indican diferencias significativas según el test MDS con un 95% de confianza.



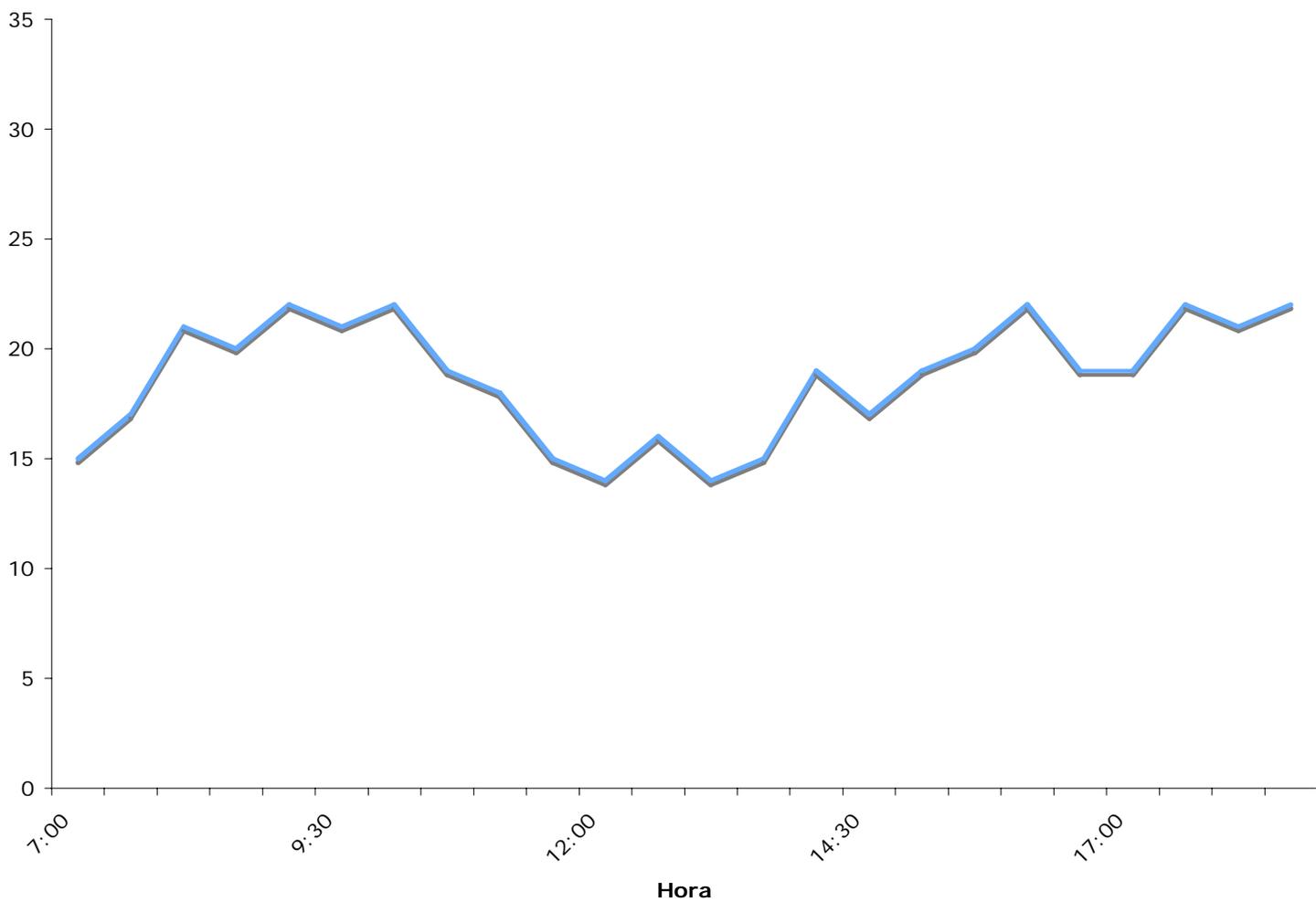


Figura 8. Número de salidas del nido a lo largo del día de las hembras del Pato de Torrentes durante el periodo de incubación.

Tabla 5. Localización de nidos activos de Patos de Torrentes en los ríos Chama y Santo Domingo, Mérida, Venezuela.

| Localización | Río | Coordenadas | Elevación (m) | Ubicación | Altura sobre el agua (m) |
|--------------------------------------|------------------|---|---------------|------------------------|--------------------------|
| 7, 7 km NE de Tabay (Monitoreado) | Chama | 8 ⁰ 40'04,9"N, 70 ⁰ 01'42,1"W | 1977 | Afloramiento rocoso | 2,2 |
| 2 km NE de Cacute (Monitoreado) | Chama | 8 ⁰ 41'00,7"N, 70 ⁰ 59'59,5"W | 2178 | Afloramiento rocoso | 1,4 |
| 3,3 km NE de Mucuruba | Chama | 8 ⁰ 43'27,9"N, 70 ⁰ 58'09,6"W | 2473 | Afloramiento rocoso | 1,7 |
| 5,6 km NE de Mucuruba | Chama | 8 ⁰ 43'54,4"N, 70 ⁰ 57'01,1"W | 2655 | Afloramiento rocoso | 2,2 |
| 1,4 km NE del Hotel Los Frailes | Santo Domingo | 8 ⁰ 49'10,1"N, 70 ⁰ 46'21,9"W | 2925 | Afloramiento rocoso | 0,8 |
| 7 km NE del Hotel Los Frailes | Santo Domingo | 8 ⁰ 50'15,6"N, 70 ⁰ 44'05,7"W | 2464 | Bases de un puente | 1,3 |
| 5,2 km de Santo Domingo | Santo Domingo | 8 ⁰ 52'39,7"N, 70 ⁰ 39'18,1"W | 1670 | Afloramiento rocoso | 0,3 |

Eclosión e independencia

Durante el periodo reproductivo de los años 2005-2006 y 2006-2007, para las dos parejas estudiadas eclosionó el 84,6 % de todos los huevos entre finales de Febrero y principios de Marzo (Tabla 6). La mayoría de los pichones (83,5%) abandonaron el nido un día después de nacer. El alto porcentaje de los huevos eclosionados supone una alta tasa de supervivencia hasta esta etapa del ciclo reproductivo, sin embargo, encontramos marcadas diferencias posteriores a esta fase. De los 2 individuos que nacieron de la primera pareja monitoreada durante el periodo 2005-2006, uno de ellos lo observamos hasta las tres semanas aproximadamente, mientras que el otro hasta el mes de Junio.

Por otra parte, durante el periodo 2005-2006, de los tres pichones que tuvo la segunda pareja, uno desapareció a los siete días de haber nacido (Marzo), mientras que a los otros dos le hicimos seguimiento, a uno de ellos hasta Junio y al otro hasta Julio. Por el tamaño y desarrollo de su plumaje, muy similar al de los adultos, creemos que estos dos individuos realizaron dispersiones post-reproductivas luego de estas fechas.

Para el segundo evento reproductivo estudiado, que tuvo lugar entre 2006 y 2007, la primera pareja tuvo un mayor éxito, ya que de los tres pichones que tuvieron, sólo uno desapareció durante la primera semana y los otros dos pudieron completar su desarrollo hasta finales de Julio, momento en el cual no se volvieron a observar, muy probablemente en busca de nuevos territorios. Contrariamente, de los tres pichones que nacieron de la segunda pareja, ninguno llegó a superar el mes; muy probablemente por las repentinas crecidas de los ríos. Aún cuando no pudimos hacer un seguimiento formal, constatamos que esta pareja (al no haber tenido éxito durante el periodo 2006-2007) tuvo un segundo evento reproductivo, que comenzó a mediados de abril; exhibiendo copulas y visitas al nido llevando material para su reconstrucción. Visitamos nuevamente el nido en Agosto del 2007 y encontramos tan solo un pichón el cual pudimos seguir observando hasta principios de Septiembre. La tendencia de los datos que encontramos con estos seguimientos, apuntan a que el éxito reproductivo del Pato de Torrentes se redujo en más de un 50 % durante el desarrollo de los pichones.

El cuidado parental de los pichones desde la eclosión de los huevos hasta su independencia fue compartido por ambos sexos, de 57 avistamientos de los padres con sus crías, en el 49 % de ellos observamos al macho con alguna actividad relacionada con el cuidado de los pichones (alimentación, enseñanza, protección) y en el 51 % a la hembra.

Preferencias de hábitat

Mostramos en la Tabla 7 la comparación de los valores medios de las variables descriptivas medidas en los sectores donde detectamos la presencia de individuos del Pato de Torrentes y los sectores donde no hubo registro, tanto para la época reproductiva como fuera de ella. Esta comparación podría dar algunas pistas acerca de las variables ambientales que pueden estar determinando la preferencia de la especie por ciertos sectores del río. La caracterización del hábitat de los patos mostró una gran heterogeneidad de algunas de las variables hidrológicas como caudal y velocidad. De igual manera, algunas variables geomorfológicas mostraron una gran variabilidad, en especial afloramientos rocosos y cantos rodados.

En el ACP realizado para la época de lluvia (Figura 9a) determinó el primer eje con el 48,2 % de la variación y en el segundo eje con el 27,6 %, para un total de 75,8 % de variación. En esta figura se puede apreciar que el primer eje está determinado principalmente por la variable profundidad con una correlación de 0,99, mientras que el segundo eje lo determinaron cantos rodados ($r=0,88$), número de rápidos ($r=0,88$) y presencia de patos ($r=0,73$).

Las variables ambientales de cantos rodados y número de rápidos parecen ser determinantes en la selectividad de los lugares que los patos emplean durante la época de lluvia (Fig. 9a). Otra variable que pudiera estar influyendo, aunque en menor grado, es el ancho del río y el oxígeno disuelto. El primero puede estar determinando sitios con menor velocidad del agua y el segundo debe estar estrechamente relacionado con el número de rápidos. Adicionalmente, realizamos un análisis de regresión lineal múltiple para ver la significancia de cada una de las variables que usamos en el ACP y encontramos las mismas tendencias; durante época de lluvia las variables cantos rodados (coeficiente de significancia = 0.497, $p<0,05$) y número de rápidos (coeficiente de significancia = 0.336, $p<0,05$), fueron significativos en cuanto a la presencia de individuos

del Pato de Torrentes. Durante esta época también encontramos una relación inversa entre la velocidad del río (coeficiente de significancia = -0.226, $p < 0,05$) y la presencia de la especie.

El ACP de las variables ambientales medidas durante la época de sequía (Fig. 9b) determinó el primer eje con el 71,4 % de la variación total y el segundo eje el 12,6 %, para un total de 84 %. En esta figura se puede apreciar que el ordenamiento para el primer eje detecta principalmente la variable profundidad con una correlación de - 0,99 y con en el segundo eje las variables que influyeron en el ordenamiento fueron número de rápidos ($r = 0,90$), presencia ($r = 0,72$), afloramiento rocoso ($r = 0,65$), y canto rodado ($r = - 0,42$).

En este periodo las variables que parecen estar condicionando la presencia del Pato de Torrentes son las mismas que obtuvimos para la época de lluvia, con la adición de los afloramientos rocosos. Durante la época de sequía registramos una significancia similar de las variables comparadas con la época de lluvia pero con diferente orden de importancia: afloramiento rocoso (coeficiente de significancia= 0,418, $p < 0,05$), número de rápidos (coeficiente de significancia = 0, 268, $p < 0,05$), cantos rodados (coeficiente de significancia = 0, 227, $p < 0,05$) y con una relación inversa el ancho del río (coeficiente de significancia = - 0. 220, $p < 0,05$).

Tabla 6. Número de huevos, eclosión y tiempo de permanencia con los padres en dos parejas de Patos de Torrentes monitoreadas en el río Chama durante dos periodos de reproducción consecutivos (2005-2006, 2006-2007).

| Datos de las posturas | | Pareja 1 | | Pareja 2 | |
|--------------------------------------|-----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | | 2005-2006 | 2006-2007 | 2005-2006 | 2006-2007 |
| Número de huevos | | 3 | 2 | 3 | 3 |
| Número de huevos eclosionados | | 2 | 3 | 3 | 3 |
| Tiempo con los padres :min-max (día) | | 20-140 | 5-157 | 123-151 | 7-15 |
| Número de individuos de cada sexo | macho | 1 | 1 | 1 | - |
| | Hembra | - | - | 1 | - |
| | No identificado | 1 | 1 | 1 | 3 |

Tabla 7. Promedio las variables ambientales en lugares donde se registró la presencia de Patos de Torrentes y lugares donde no los hubo durante la época reproductiva (sequía) y no reproductiva (lluvia), en un tramo de 15 Km en el río Chama, Mérida, Venezuela.

| Variable | Sectores ocupados (n= 50) | | Sectores no ocupados (n= 50) | |
|---|------------------------------|-------------|---------------------------------|-------------|
| | Sequía | lluvia | Sequía | Lluvia |
| Velocidad (m/s) | 0,57 ±0,33 | 5,51 ±1,40 | 0,46±0,46 | 4,76±1,66 |
| Caudal (m ³ /s) | 0,11±0,12 | 2, 26±1,56 | 0,17±0,16 | 2,40±1,41 |
| Oxígeno (mg/l) | 8,19±0,78 | 8,61±1,52 | 7,44±0,83 | 8,24±1,03 |
| PH | 7,06 ±0,78 | 7,46 ±0,75 | 7,24 ± 1,02 | 7,54 ± 0,77 |
| Temperatura (°C) | 9,1±1,4 | 8,65±1,42 | 7,95±1,57 | 9,14±1,39 |
| Profundidad (cm) | 23,10±6,80 | 24,77±6,05 | 20,93±7,82 | 24,27±8,01 |
| Ancho (m) | 7,77±1,28 | 14,70±2,79 | 9,08±2,97 | 12,52±3,75 |
| Número de rápidos | 6,04±3,19 | 6,98±3,81 | 2,14±1,38 | 1,94±2,55 |
| Cobertura vegetal (0-3) | 1,20±0,96 | 0,70±0,76 | 0,88±1,02 | 1,44±0,93 |
| Afloramientos rocosos (m ²) | 9,96±14,24 | 27,08±15,17 | 1,36±5,87 | 4,00±8,72 |
| Número de canto rodados | 3,68±2,09 | 1,82±1,27 | 1,1±0,86 | 0,98±2,36 |

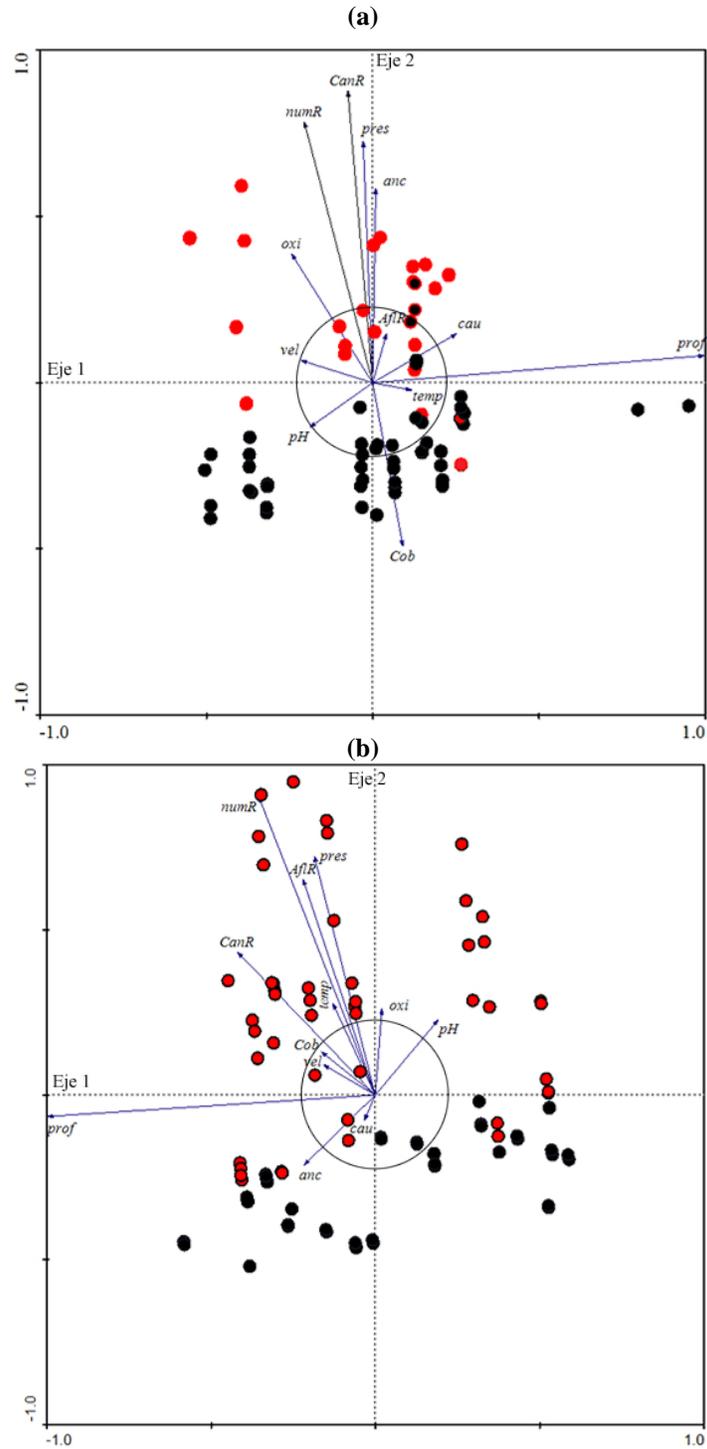


Figura 9. Ordenamiento de los sitios de muestreo en función de las variables ambientales medidas durante la época de lluvia (a) y sequía (b) en diferentes sectores de un tramo de 10,5 km en el Río Chama, Mérida, a través de un

análisis de componentes principales (ACP), donde fue positiva y negativa la presencia de Pato de Torrentes. Abreviaturas: vel= velocidad, prof= profundidad, canR= cantos rodados, anc= ancho del río, numR= número de rápidos, cau= caudal, Cob= cobertura vegetal, temp= temperatura del agua, aflR= afloramiento rocoso, oxi= oxígeno disuelto, PH, pres= presencia de la especie. Los círculos en rojo indican sectores del río donde hubo presencia del pato y los círculos en negro sectores donde no hubo presencia. Se trazó el círculo de correlación $r= 0,231$ para un 95 % de confianza, $N= 50$ y grados de libertad $N-2$.

Tamaño poblacional y territorio

Nuestro estimativo poblacional de 28 individuos del Pato de Torrentes en el río Chama y de 24 individuos en el río Santo Domingo fue constante durante el período de estudio, a juzgar por la fidelidad de las parejas a sitios de registro frecuente, lo mismo que por la concentración de excretas en los mismos. Contamos sólo a los individuos adultos y no a las crías porque éstas luego de los 6 meses de edad, momento en que se independizan de sus padres, desaparecen de los territorios del río donde nacieron.

Las abundancias de los Patos de Torrentes que encontramos en los ríos Chama y Santo Domingo fueron altas comparadas a las referidas para Colombia (Naranjo & Ávila 2003). Dividiendo los 25,7 km lineales estudiados en el río Chama entre las 14 parejas encontradas en este cuerpo de agua nos acusan un territorio de 1,8 km por pareja. De la misma forma si dividimos 17,2 km monitoreados del río Santo Domingo entre las 12 parejas registradas en este río, encontramos un territorio promedio de 1,4 km por pareja.

Estimamos el territorio de las dos parejas a las cuales les hicimos el seguimiento de la actividad reproductiva y encontramos uno de 1,0 km y otro de 1,2 km, los cuales fueron fijos durante los dos años de estudio.

DISCUSION

Dieta

La gran importancia de la familia Chironomidae en la dieta del Pato de Torrentes también ha sido encontrada en otros anátidos americanos, así como en el Pato Azul de Nueva Zelanda (*Hymenolaimus malacorhynchos*), una especie que igualmente habita ríos de montaña (Carboneras 1992, Young 1993, Gammonley 1995, Collier & Wakelin, 1996, Veltman *et al.* 1995). La frecuencia de aparición de esta familia de dipteros puede estar relacionada con su poca capacidad de movilidad, con la estrategia de forrajeo que emplean estas aves y porque es uno de los recursos más abundante en el fondo del río. Algunos investigadores encontraron que los dipteros, por ser menos móviles, comparado con otros órdenes como Trichoptera, constituyen uno de los grupos de macroinvertebrados bentónicos más fáciles de capturar para las aves asociadas a los cuerpos de agua (Peckarsky 1984, Collier 1991, Veltman *et al.* 1995). Por su parte, muchos anátidos, incluyendo al Pato de Torrentes, forrajean sumergiéndose para succionar y filtrar material del fondo (Carbonera 1992). Esta técnica es evidente en el Pato de Torrentes por el alto porcentaje (> 70 %) de sedimentos que aparecieron en las muestras de heces.

Las excretas del Pato de Torrentes no mostraron semillas o fragmentos de éstas en ningún momento del año por lo que se podría descartar el consumo de frutos por parte de esta especie en el área de estudio. Adicionalmente, durante los dos años de estudio no observamos individuos de esta especie forrajeando fuera del agua. Los anátidos con frecuencia consumen importantes cantidades de frutos, principalmente durante los periodos pre-reproductivos, esta dieta les permite almacenar nutrientes que luego son empleados durante la época de incubación (Hohman 1986, Alisauskas & Ankney 1992, Gammonley 1995), ejemplo de ello es El Pato Azul de Nueva

Zelanda, el cual incorpora frutos en su dieta antes de la postura (Harding 1990). El hecho que el Pato de Torrentes consuma de forma casi exclusiva macroinvertebrados, pareciera indicar que esta dieta altamente proteica no les permite alcanzar esa importante reserva endógena de nutrientes que luego puedan emplear al momento de la incubación los huevos.

La alta similitud entre la dieta del Pato de Torrentes y la disponibilidad de recursos en los sectores que habita, sugieren una baja selectividad en la escogencia de sus presas, lo cual es consistente con la técnica de forrajeo de rápidas inmersiones para succionar material en el fondo del río (Johsgard 1966, Gómez-Dallmeier & Cringan 1990, Moffet 1970). Esta aparente poca selectividad en los recursos alimentarios también fue encontrada en un estudio preliminar sobre la dieta del Pato de Torrentes realizado en Colombia (Naranjo & Ávila 2003). Adicionalmente, la poca selectividad en la dieta del Pato Azul de Nueva Zelanda (*H. malacorhynchos*), cuyas costumbres de forrajeo son también semejantes (Collier *et al.* 1993, Veltman *et al.* 1995, Collier & Wakelin, 1996), refuerzan la propuesta sobre la baja especificidad en la dieta del Pato de Torrentes.

Al comparar los resultados sobre la dieta de esta especie en Colombia y Venezuela, países que comparten la misma subespecie (*M. a. colombiana*; Hilty & Brown 1986, Fjeldsa & Krabbe 1990, Phelps & De Schauensee 1994, Hilty 2003, Weller & Rengifo 2003) vemos una marcada diferencia en la importancia al nivel de orden de los macroinvertebrados que consumen. En Colombia, el estudio de Naranjo & Avila (2003) reveló la predominancia de estados larvales de Trichoptera (35.5%) seguida en importancia por Ephemeroptera (20.4%), Coleoptera (17.9%), Plecoptera (14.3%), Lepidoptera (8.2%) y Diptera (2,2%). Las discrepancias entre las dieta encontrada en ambos estudios se explican probablemente por la diferencia en la altitud de las localidades de muestreo. En Venezuela empleamos localidades por encima de los 2500 m de elevación, en tanto que en Colombia las muestras de heces provinieron entre los 1800 y 2600 m de elevación. Es muy probable que en zonas de menor altitud, la disponibilidad de potenciales presas sea mayor; Rivera (2004) encontró una mayor diversidad de macroinvertebrados por debajo de los 2500 m de elevación. Otra probable explicación es la diferencia en los grados de contaminación de los ríos estudiados, ya que la elevada presencia de dipteros y la baja proporción de plecopteros puede ser considerado como un indicador de la baja calidad del agua del Río

Chama. Estas diferencias en la dieta del Pato de Torrentes refuerzan la idea de la poca especificidad en sus hábitos alimentarios, debido a que los patos seguramente están consumiendo los recursos que son mas abundantes en los sectores del río donde habitan.

Proponemos para futuros estudios que se determine la dieta de la Trucha Arcoiris en el Río Chama y se someta a prueba su posible competencia alimentaría con el Pato de Torrentes, debido a que algunos autores han sugerido que la introducción de esta trucha en los Andes ha sido una de las principales amenazas para la supervivencia de este anátido en la región andina (Gómez-Dallmeier & Cringan 1990, Fjeldsa & Krabbe 1990, Hilty 2003). Sin embargo, es muy probable que esta competencia no exista por las diferencias en la estrategia de forrajeo que emplean estas dos taxa; la trucha es un depredador visual que principalmente captura el alimento que deriva en la columna de agua, en tanto, el Pato de Torrentes filtra el sedimento del fondo para extraer las presas que consume (Moffet 1970, Elliot 1973, Allan 1978, Arenas 1978, Artigas *et al.* 1985, Cada *et al.* 1987, Ensign *et al.* 1990, Fjeldsa & Krabbe 1990, Infante & Rengifo 1990, Ruiz-Campos & Cota-Serrano 1992, Bastardo *et al.* 1994, Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Segnini & Bastardo 1995, Halloran 2000, Hilty 2003, Naranjo & Ávila 2003, Weller & Rengifo 2003, Rengifo *et al.* 2005a, Rengifo *et al.* 2005b). Por lo que esta diferencia en la manera de obtener el alimento establece de entrada una separación espacial de los nichos tróficos de ambas especies evadiendo así una competencia por el mismo tipo de presas. Adicionalmente, esta competencia fue evaluada en un estudio preliminar realizado en Colombia, donde encontraron que no existe solapamiento entre la dieta de estos dos animales (Naranjo & Avila 2003). Más aún, la hipótesis de competencia alimentaría también fue puesta a prueba en Nueva Zelanda, donde igualmente se creía que la introducción de la trucha afectó las poblaciones del Pato Azul, una especie con una bioecología muy similar al Pato de Torrentes. Los resultados fueron similares a los de Naranjo & Avila 2003; en este caso, descartaron el solapamiento del nicho trófico entre estos dos taxa, y propusieron a la contaminación de los ríos como la principal amenaza sobre la estabilidad de las poblaciones de esta especie (Towers 1996, Flecker & Townsend 1995). Por lo ante expuesto y de comprobar de una forma rigurosa la no existencia de competencia entre el Pato de Torrentes y la Trucha Arcoiris en los Andes venezolanos, se ponderaría la importancia de la calidad de los ríos como el principal factor que pudiera estar afectando la estabilidad de las poblaciones del Pato Torrentes.

Reproducción

Nido

La estrategia reproductiva de la monogamia está muy marcada entre los anátidos (Madge & Burn 1988, Carboneras 1992), pero tan solo las cinco especies de esta familia que tienen su hábitat restringido a ambientes lóticos, que incluyen al Pato de Torrentes, permanecen en pareja incluso fuera del periodo reproductivo. Esta conducta pudiera ser la respuesta a las exigencias ambientales reinantes en estos cuerpos de agua, que obligan a estas especies a permanecer en pareja y defender territorios fijos durante todo el año.

Durante la construcción del nido y las actividades ligadas al mismo, los animales realizaron las visitas mayoritariamente en forma individual; muy similar por ambos sexos durante la construcción del nido para ir aumentando en su intensidad y duración por parte de la hembra cuando se acerca la época de postura. Este aumento se debe quizás a que la hembra no solo transporta material sino que es la encargada de la construcción final del nido. Durante la postura, que dura aproximadamente una semana entre la puesta de cada huevo, una de las más largas entre los anátidos, las hembras nuevamente realizan más visitas que los machos y que ellas mismas durante la época de construcción del nido, este aumento en su frecuencia pudiera estar ligado a la seguridad de los huevos. Desde el inicio de la construcción de nido hasta la finalización de la postura, es evidente el papel ponderante de la hembra; sin embargo, aunque el macho pareciera invertir un menor esfuerzo, siempre estuvo en las cercanías y vigilante a todas las actividades que la hembra realizaba en el nido. Poco antes de la época de incubación, las visitas al nido por parte de la hembra se intensifican aún más, este último período sólo comienza cuando la puesta ha finalizado, por lo que si las visitas y su duración aumentan pudieran estar ligadas al cuidado de los huevos por parte de la hembra de cara a potenciales depredadores.

Incubación

El amplio periodo de incubación de aproximadamente 45 días que observamos para el Pato de Torrentes es el más largo registrado entre los anátidos (Carbonera 1992). Este resultado refuerza

lo planteado por Moffet (1970), el cual realizando observaciones casuales propuso para esta especie un tiempo de incubación superior a los 40 días. Así mismo, nuevamente el Pato Azul de Nueva Zelanda muestra una conducta similar, que con su periodo de incubación de 35 días es el más largo después del Pato de Torrentes (Veltman *et al.* 1991). Los anátidos muestran variadas estrategias reproductivas asociadas con la incubación de los huevos, desde el parasitismo hasta la participación de ambos sexos. Sin embargo, de las 150 especies pertenecientes a esta familia, en 133 de ellas que incluyen al Pato de Torrentes, la incubación es realizada exclusivamente por la hembra (Hohman 1986, Carbonera 1992).

Algunos autores sugieren que en los casos donde las hembras incuban solas y son de talla grande como los cisnes, se emplean reservas endógenas de nutrientes durante este periodo, por lo que no se ven en la necesidad de abandonar los nidos para forrajear, lo que se traduce en tiempos de incubación que no superan los 25 días (Hohman 1986), probablemente porque mantienen temperaturas estables de los huevos (Mcauley & Longcore 1989, Carbonera 1992). Los Patos de Torrentes por el contrario, al ser de menor talla, no pueden depender exclusivamente de las reservas de nutrientes y se ven en la necesidad de salir a forrajear; por lo tanto, el abandono de los huevos por cortos periodos, puede producir fluctuaciones en la temperatura de los huevos, que pudieran explicar el largo periodo de incubación de más de 40 días.

Numerosas especies de anátidos exhiben marcadas diferencias en su dieta dependiendo de la época del año; así, algunas consumen recursos ricos en lípidos, lo que les permite tener importantes reservas de grasas durante la incubación, evitando con ello la necesidad de abandonar los nidos para forrajear (Alisauskas & Ankney 1992, Gammonley 1995). En el caso del Pato de Torrentes, su dieta casi exclusiva de macroinvertebrados parece limitar la posibilidad de poseer estas importantes reservas durante la incubación y por ello se ve en la necesidad de salir para alimentarse. Sería interesante en futuros trabajos monitorear los cambios de temperatura que soportan los huevos durante las salidas de las hembras y comparar estos resultados con estudios realizados con otras especies de anátidos de similar talla y estrategia reproductiva para verificar si realmente es la temperatura lo que está determinando la duración del periodo de incubación. Las exigencias de los ambientes lóticos altiandinos, como el caudal, pudieran estar determinando la necesidad de un mayor desarrollo de los pichones a la hora de

nacer, comparado con otras especies de anátidos. Esta condición pudiera también estar explicando el amplio periodo de incubación que exhibe el Pato de Torrentes.

En la distribución de las salidas del nido durante el día que realizaron las hembras no observamos un patrón bimodal como corresponde al ritmo circadiano de actividad alimentaria de la mayoría de las aves (Gill 2006), por el contrario, realizaron las salidas a lo largo del día, esta estrategia pudiera estar reduciendo las fluctuaciones en la temperatura de los huevos. Poco antes del periodo de eclosión de los huevos, la duración y las distancias de las salidas del nido se redujeron significativamente. Uno de los momentos más críticos en la biología reproductiva de las aves es la eclosión y el éxito del mismo está condicionado por la estabilidad de la temperatura de los huevos (Gill 2006). Por lo tanto, el que las hembras permanezcan más tiempo incubando cuando se acerca el momento de la eclosión podría significar temperaturas más estables y con ello un mayor éxito en el momento del nacimiento de los pichones. Durante las salidas, las hembras cubrían los huevos con plumón o algún material que se encontraba en el fondo del nido, esta estrategia pudiera estar ayudando a reducir estas fluctuaciones en temperatura y además hacerlos menos visibles para los depredadores.

Eclosión e independencia

Al comparar el éxito reproductivo del Pato de Torrentes en sus distintas etapas observamos marcadas diferencias, muy alto durante la eclosión (84,6 %) y muy bajo (36,3 %) en el momento que las crías realizan las dispersiones post-reproductivas. Algunos estudios han comprobado que las causas en la disminución en el éxito reproductivo de los anátidos son principalmente la depredación, cambios en el nivel del agua y modificación del hábitat producto de la intervención humana (Rienecker & Anderson 1960, Mcauley & Longcore 1989, Greenwood *et al.* 1995). Suponemos que en el caso del Pato de Torrentes la muerte temprana de las crías puede deberse a depredadores y a las repentinas crecidas muy comunes en los ríos altiandinos. Aunque durante el periodo de estudio no registramos eventos de depredación, pensamos que entre los potenciales depredadores que pudieran alimentarse de esta especie en sus distintas fases de crecimiento se cuentan al Rabipelado Andino (*Didelphis pernigra*), la Nutria (*Lontra longicaudis*) y algunas aves de rapiña, tanto diurnas como nocturnas.

La participación de la hembra en la reproducción desde la construcción del nido hasta la eclosión de los huevos, es mayor comparada con el macho. El cuidado parental sin embargo, es compartido por ambos padres y el macho siempre está presente en todas las actividades que realiza la hembra fuera del nido. Esta estrategia reproductiva también ha sido encontrada en algunas especies monogámicas de otros anátidos americanos tales *Anas andium* y *Anas discors* (Carboneras 1992).

Para el Pato de Torrentes el reproducirse en más de un evento por año pudiera tener un efecto negativo para la hembra y la probabilidad de tener éxito se reduce apreciablemente por la llegada de la época de lluvia. Un segundo evento reproductivo durante un mismo año tiene consecuencias considerables en el balance energético de las aves, ya que estas emplean grandes cantidades de energía en la muda y reproducción (Gill 2006). La literatura menciona que algunas especies de anátidos tienen la plasticidad de realizar más de un evento reproductivo por año (Krapu 1981, Mcauley & Longcore 1989, Carboneras 1992), compensando así el bajo éxito reproductivo producto de factores externos (depredación, crecidas y modificación del hábitat). Tener éxito en un segundo intento de reproducción depende de las condiciones fisiológicas de la hembra y del ambiente; los nutrientes para un segundo evento se obtienen exclusivamente del ambiente, a diferencia del primero que se obtienen principalmente de las reservas endógenas (Krapu 1981, Hohman 1986, Mcauley & Longcore 1989). En la mayoría de los estudios realizados que evalúan el éxito que alcanzan algunas especies de patos cuando se reproducen más de una vez por año, han comprobado que el éxito del mismo está directamente relacionado a la disponibilidad de alimento (Krapu 1981). Sin embargo, en el caso del Pato de Torrentes, por la aparente disponibilidad de recursos alimentarios durante todo el año, el limitante debe estar en las condiciones ambientales reinantes durante la época de lluvias, en particular el nivel de las aguas, lo que se traduciría en un aumento en la mortandad de los jóvenes. Seguramente en la historia evolutiva de esta especie el reproducirse en sincronía con este periodo no se selecciono a favor.

Proponemos para futuros estudios que se compare el éxito reproductivo del Pato de Torrentes en sus diferentes fases: postura, eclosión y conquista de nuevos territorios. Estos proyectos deben evaluar las posibles causas de la alta desaparición de los pichones durante los primeros meses y

determinar los mecanismos, destinos y éxito de las dispersiones post-reproductivas que los jóvenes realizan para establecerse en nuevos territorios y formar parejas. Los resultados que se obtengan serán indispensables para tener un conocimiento más integral sobre la biología reproductiva de la especie, con lo que nos aproximaríamos hacia una idea más objetiva sobre el estatus del Pato de Torrentes en los Andes venezolanos

Preferencias de hábitat y territorio

Durante las lluvias la presencia de los cantos rodados con un diámetro superior a un metro parece condicionar la preferencia del Pato de Torrentes a ciertos sectores del río, este tipo de canto rodado son empleadas por estas aves para descansar, vigilar y defecar; Igualmente, es muy probable que su número disminuya por la subida del nivel del agua. Por otro lado, durante esta época encontramos una marcada preferencia de los patos a forrajear en los rápidos, quizás porque estos sectores del río ofrecen una mayor abundancia en potenciales presas (Segnini & Chacon 2005, Pérez & Segnini 2005). Así mismo, encontramos que los sitios donde el río es más ancho favorecen la presencia de la especie, seguramente porque en estos sectores su velocidad disminuye.

Durante la época de sequía las variables ambientales determinantes de la presencia de los patos son similares a las del periodo de lluvia, pero con la adición de los afloramientos rocosos, lo cual tiene mucho sentido, ya que casi todos los registros que hicimos durante el periodo reproductivo, fueron cercanos a los nidos construidos en estas unidades geomorfológicas; durante la época de incubación las hembras realizan salidas cortas muy cercanas al nido y los machos por lo general

permanece muy cercanas a ellas.

En resumen, podemos decir que la presencia del Pato de Torrentes en ciertos sectores del río parece estar determinanda principalmente por la presencia de rápidos, cantos rodados y durante la época reproductiva por afloramientos rocosos, esta selectividad de los patos pudieran estar explicando los amplios territorios fijos ($\pm 1,5$ km) que emplean estas aves durante todo el año.

El territorio estimado para los ríos Chama y Santo Domingo son muy similares al valor de 1 km por pareja observados por Moffet (1970) en Ecuador. Igualmente, para el Pato Azul en Nueva Zelanda estimaron un territorio fijo de 1 km (Williams 1991, Veltman *et al.* 1995). Contrariamente, en Colombia estimaron una baja densidad poblacional producto de territorios que duplican nuestros estimados; sin embargo, esta diferencia quizás se deba al poco tiempo invertido en el estudio colombiano y a la dificultad en la detección de esta especie. Estos factores seguramente produjeron, como sus mismos autores afirman, una subestimación del número de parejas contabilizadas en el río estudiado (Naranjo & Avila 2003). El comportamiento de utilizar y defender un territorio fijo a lo largo de todo el año es muy raro entre los anátidos (Moffet 1970, Gómez-Dallmeier & Cringan 1990, Carboneras 1992).

Resulta muy interesante que de las 150 especies de anátidos conocidos, las únicas dos especies que habitan ríos de montaña muestren costumbres tan similares. Es muy probable que las exigencias de estos ambientes lóticos hacen que la historia natural del Pato de Torrentes y el Pato Azul tenga algunos rasgos en común como por ejemplo la defensa cooperativa de un territorio de ± 1 Km a lo largo de todo el año, largos periodos de incubación y una baja especificidad en la dieta. Por lo que podemos decir que estas dos especies de aves, al encontrarse en continentes ampliamente separados, pero que prácticamente hacen lo mismo, puede considerarse como un singular ejemplo de evolución convergente.

Dado que cada pareja tiene un amplio territorio y los ríos tienen una capacidad de carga limitada, los juveniles del Pato de Torrentes deben buscar nuevos ambientes lóticos, donde existan condiciones favorables para su supervivencia. Dada la poca capacidad de vuelo que muestran estas aves (Moffet 1970, Gómez-Dallmeier & Cringan 1990), es muy probable que durante la

época de las lluvias se creen rutas de comunicación entre los principales ríos, a través de riachuelos o pequeñas quebradas estacionales, que faciliten la búsqueda de nuevos ambientes. Proponemos para futuros estudios, indagar sobre este fenómeno de dispersión post-reproducción. Quizás a través del uso de marcajes permanentes o técnicas moleculares (comparación de linajes) se pudiera dar respuesta a esta interesante interrogante.

Tomando en cuenta que el Pato de Torrentes es una especie que históricamente se ha considerado poco abundante, algunos investigadores estiman que sus poblaciones deben estar entre un mínimo de 100 y un máximo de 1500 individuos (Rodríguez & Rojas-Suárez 1999). Sin embargo, si hacemos una estimación modesta de 10 parejas por río y tomamos en cuenta 12 de los principales ríos del estado Mérida (Canaguá, Caparo, Chama, Escalante, Frío, Mocotíes, Motatán, Mucuchachí, Mucuratí, Santo Domingo, San Pedro, y Torondoy), tendríamos como resultado un número de 240 individuos. Ahora, si consideramos toda la distribución del Pato de Torrentes en Venezuela, que abarca los estados Táchira, Mérida, Barinas, Trujillo, Apure y Lara (Fjeldsa & Krabbe 1990, Phelps & Meyer de Schauensee 1994, Hilty 2003, Weller & Rengifo 2003, Rengifo *et al.* 2005a, Rengifo *et al.* 2005b), debería seguramente estar cercano al rango superior estimado por Rodríguez & Rojas-Suárez (1999).

La poca especificidad en la dieta del Pato de Torrentes, la disponibilidad de alimento durante todo el año y su aparente tolerancia a cierto grado de contaminación orgánica de las aguas por los registros de individuos en lugares bastante poblados permiten suponer que esta especie tiene un mayor grado de plasticidad de lo que se ha pensado históricamente. Antiguamente, sin basamento en censos poblacionales, se estimaban números muy bajos de esta especie en todo su rango de distribución, lo que obligó su ubicación en el estatus de especie en peligro. Con ello no queremos afirmar que el Pato de Torrentes se encuentre fuera de algún grado de amenaza, pero sí que se necesitan en el futuro inmediatos censos poblacionales para dar una correcta ubicación de esta especie dentro de los niveles de amenaza propuestos por la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- La dieta del Pato de Torrentes está compuesta principalmente de macroinvertebrados de los órdenes Diptera (86,4 %), seguida en importancia por larvas de Trichoptera (7,9 %), ninfas de Ephemeroptera (4 %). Chironomidae fue la familia de dipteros más consumida.
- Encontramos una baja selectividad del Pato de Torrentes en su dieta, por lo que proponemos que esta especie de ave consume los macroinvertebrados más abundantes en los sectores del río que habita.
- Las puestas promediaron $3,25 \pm 0,5$ huevos postura. La duración entre la puesta de cada huevo fue de $6,0 \pm 1,2$ días. Los huevos son de color beige, midieron $57,4 \pm 1,4$ cm de largo, $46,1 \pm 0,8$ cm de ancho y pesaron $72,5 \pm 3,5$ g.
- Los machos nunca incubaron y el período de incubación duró de 41-46 días, eclosionando el 84,6 % de todos los huevos monitoreados. La incubación siempre comenzó luego de la última puesta.
- El tiempo y número de visitas que las hembras realizan al nido desde el momento de la postura hasta la eclosión son superiores comparado con el macho. El cuidado parental sin

embargo, es compartido por ambos padres y el macho siempre está presente en todas las actividades que realiza la hembra fuera del nido.

- La supervivencia hasta el momento de la eclosión fue de 84,6%, y una muy por debajo de 36,3 % hasta la edad subadulta, momento en que se independizan de los padres.
- Los Patos de Torrentes parecen preferir sectores del río que presenten rápidos, cantos rodados y durante la época reproductiva afloramientos rocosos, esta selectividad pudiera estar explicando los amplios territorios fijos ($\pm 1,5$ km) que emplean estas aves durante todo el año.
- Encontramos un territorio 1,4 km por pareja en el río Chama y de 1,2 km por pareja en el río Santo Domingo.
- Sugerimos realizar detallados censos poblacionales para ubicar correctamente al Pato de Torrentes dentro de los niveles de amenaza propuestos por la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN).
- Proponemos realizar futuros estudios que evalúen las posibles causas de la alta desaparición de los pichones durante los primeros meses.
- Recomendamos indagar sobre los mecanismos, destinos y éxito de las dispersiones post-reproductivas realizadas por los jóvenes, quizás a través del uso de marcajes permanentes o técnicas moleculares. Las respuestas a esta interrogante nos permitirán aproximarnos hacia un conocimiento integral de la dinámica poblacional del Pato de Torrentes.

REFERENCIAS

- ALISAUSKAS, R. T & C. D. ANKNEY. 1992. The cost of egg laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl. Pp. 30-61, *in* B. D. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu, (eds): The ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota
- ALLAN, J. D. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography* 23: 1231-1237.
- ANDRESSEN, R. & R. PONTE, 1973. Estudio Integral de las Cuencas de los Ríos Chama y Capazón: Climatología e Hidrología. Universidad de Los Andes, Mérida. Venezuela.
- ARAUJO, A. & J. LOSSADA. 2005. Implantación de un Sistema de Información de Suelos (SIS) para el municipio Rangel del Estado Mérida. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Escuela de Geografía, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- ARENAS, J. 1978. Análisis de la alimentación de *Salmo gairdneri* Richardson en el lago Riñihue y río San Pedro, Chile. *Medio Ambiente* 3: 50-58.
- ARTIGAS, J., E. CAMPUSANO & U. GONZÁLEZ. 1985. Contribución al conocimiento de la biología y hábitos alimentarios de *Salmo gairdneri* (Richardson, 1836) en lago Laja (Chile). *Gayana Zoología*: 3-29.
- ATAROFF, M. & L. SARMIENTO. 2004. Las Unidades Ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 9-26, *in* E. La Marca & P. J. Soriano (eds): Reptiles de los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS, Mérida, Venezuela.

- BADANO, E. I., C. G. JONES, L. A. CAVIERES & J. P. WRIGHT. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* 115:369-385.
- BASTARDO, H., O. INFANTE & S. SEGNINI. 1994. Hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae), en una quebrada altiandina venezolana. *Revista de Biología Tropical* 42: 685 – 693.
- CADA, G. F., J. M. LOAR & M. J. SALE. 1987. Evidence of food limitation of rainbow and brown trout in southern Appalachian soft-water stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 116: 692-702.
- CARBONERAS, C. 1992. Family: Anatidae. Pp. 536-628 in del Hoyo, J. A. Elliot & J. Sargatal (eds): *Handbook of the birds of the world*, vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona.
- COLLIER, K. J. 1991. Invertebrate food supplies and diet of blue duck on rivers in two regions of the North Island. *New Zealand Journal of Ecology* 15: 131-138.
- COLLIER, K. J., S. J. MORALEE & M. D. WAKELIN. 1993. Factors affecting the distribution of Blue Duck *Hymenolaimus malacorhynchus* on New Zealand rivers. *Biological conservation* 63:119-126.
- COLLIER, K. & M. WAKELIN. 1996. Instream habitat use by blue duck (*Hymenolaimus malacorhynchus*) in a New Zealand river. *Freshwater Biology* 35: 277-287.
- ELLIOT, J. M. 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia (Berl.)* 12: 329-347.
- ELLIS-JOSEPH, S. N. HEWTON & A. GREEN. 1992. *Global Waterfowl Conservation Assessment & Management Plan. First Review Draft.* Captive Breeding Specialist Group (CBSG/SSC/IUCN), The Wildfowl & Wetlands Trust. California.

- ENSIGN, W. E., R. J. STRANGE & S. E. MOORE. 1990. Summer food limitation reduces brook and rainbow trout biomass in a southern Appalachian stream. Transactions of the American Fisheries Society 119:894-901.
- FLECKER, A. S. & C. R. TOWNSEND. 1995. Community wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. Ecological Applications 5: 41-51.
- FJELDSA, J & N. KRABBE. 1990. Birds of the High Andes, University of Copenhagen. Apollo Books. Svendborg.
- GAMMONLEY, J. 1995. Spring feeding ecology of Cinnamon Teal in Arizona. Wilson Bulletin 107: 64-72.
- GILL, F. 2006. Ornithology. Second Edition. W. H. Freeman and Co. New York.
- GÓMEZ-DALLMEIER, F. & T. M. CRINGAN. 1990. Waterfowl in Venezuela, Editorial Ex Libris, Caracas.
- GREENWOOD, R. J., A. B. SARGEANT, D. H. JOHNSON, L. M. COWARDIN & T. L. SHAFFER. 1995. Factors associated with duck nest success in the prairie pothole region of Canada. Wildlife Monographs 128: 1-57.
- GUTIERREZ, G. & RONDON, M. 2006. Identificación de áreas susceptibles a movimiento de masa y crecidas. Sector cuenca alta del río Santo Domingo. Estado Mérida. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Geografía, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- HALLORAN, B.T. 2000. Foraging of introduced rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in relation to benthic macroinvertebrates and drift in the Guadalupe River tailwater below Canyon Reservoir, TX. Master of Science Thesis. Southwest Texas State University, San Marcos.

- HARDING, M. A. 1990. Observations of fruit eating by Blue Duck. *Notornis* 37: 150-152.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton.
- HILTY, S. L. 2003. Birds of Venezuela. Princeton University Press, Princeton.
- HOHMAN, W. 1986. Incubation rhythms of Ring-necked Ducks. *The Condor* 88:290-296.
- INFANTE, C. & A. RENGIFO. 1990. Hábitos alimenticios de la trucha arco iris, *Salmo gairdnerii*, Richardson 1836, en el embalse de Agua Fría, Edo. Miranda, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 41:114-21.
- JOHNSGARD, P. A. 1966. The biology and relations of the Torrent Duck. *Wildfowl Trust Annual Report*. 17:66-74.
- KRAPU, G. L. 1981. The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *Auk* 98:29-38.
- LITVAITIS, J. A., TITUS, K. & E. M. ANDERSON. 1994. Measuring vertebrate use of territorial habitats and food. Pp. 254-274 *in* T.A. Bookhout (ed): Research and management techniques for wildlife habitats. The Wildlife Society, Washington D.C.
- OTELLI, N. J & R. K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- MADGE, S. & H. BURN. 1988. *Wildfowl*. Christopher Helm, London.
- MAGURRAN, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University, New Jersey.

- MCAULEY, D. G. & J. R. LONGCORE. 1989. Nesting phenology and success of Ring-necked Ducks in east-central Maine. *Journal of Field Ornithology* 60: 112-119.
- MCKINNEY, F., W. R. SIEGFRIED, L. J. BALL & P. G. H. FROST. 1978. Behavioral specializations for river life in the African Black Duck (*Anas sparsa*). *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 48:349-400.
- MOFFET, G.M. 1970. A study of nesting Torrent Ducks in the Andes. *The Living Bird* 9:5-27.
- MONASTERIO, M. & S. REYES. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de Los Andes venezolanos. Pp: 47-91, *in* Monasterio, M. (eds): Estudios ecológicos de los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MÚNERA, W. 2004. Nuevo registro del Pato de Torrentes (*Merganetta armata colombiana*) en Antioquia y comentarios sobre su distribución en el norte de la Cordillera Central. *Ornitología Colombiana* 26: 21-24.
- NARANJO, L. & V. AVILA. 2003. Distribución habitacional y dieta del pato de torrentes (*Merganetta armata*) en el Parque Regional Natural Ucumari en la Cordillera Central de Colombia. *Ornitología Colombiana* 1: 22-28.
- PECKARSKY, B. L. 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. Pp: 196-254, *in* V. H. Resh & D. M. Rosenberg (eds): *The Ecology of Aquatic Insects*. New York.
- PÉFAUR, J. E. & N. M. SIERRA. 1998. Distribución y parámetros poblacionales de la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae) en Los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 46 : 775 - 782.
- PÉREZ, B. & S. SEGNINI. 2005. Variación espacial de la composición y diversidad de géneros de Ephemeroptera (Insecta) en un río tropical altiandino. *Entomotropica* 1: 49-57.

- PHELPS, W.H. & R. MEYER DE SCHAUENSEE. 1994. Una guía de las aves de Venezuela. ExLibris, Caracas.
- RENGIFO, C., A. NAVA & M. ZAMBRANO. 2005a. Lista de aves de La Mucuy y Mucubaji, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela. Editorial Venezolana. Mérida.
- RENGIFO, C., M. ZAMBRANO & A. NAVA . 2005b. Lista de aves de La Azulita, Municipio Andrés Bello, Mérida-Venezuela. Editorial Venezolana. Mérida.
- RIENECKER, W.C. & W. ANDERSON. 1960. A waterfowl nesting study on the Tule Lake and Coger Klamath Nacional Wildlife Refuges. California Fish and Game 46: 481-506.
- RIVERA, A. R. 2004. Estructura y composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en ríos de páramo y zonas boscosas en Los Andes venezolanos. Trabajo especial de Grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- RODRÍGUEZ, J. P & F. ROJAS-SUÁREZ, 1999. Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Provita. ExLibris. Caracas. Venezuela.
- RUIZ-CAMPOS, G. & , P. COTA-SERRANO. 1992. Ecología alimenticia de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss nelsoni*) del Arroyo San Rafael, Sierra San Pedro Martir, Baja California, México. The Southwestern Naturalists 37: 166-17.
- SEGNINI, S. & H. BASTARDO. 1995. Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un río andino neotropical. Biotropica 27: 495 – 508.
- SEGNINI, S. & M. CHACÓN. 2005. Caracterización fisicoquímica del hábitat interno y ribereño de ríos andinos en la Cordillera de Mérida, Venezuela. Ecotropicos 18(1): 38-61

- TOWERS, D. J. 1996. Diet overlap between coexisting populations of native blue ducks (*Hymenolaimus malacorhynchos*) and introduced trout (Family: Salmonidae): Assessing the potential for competition. Unpublished PhD Thesis. Massey University.
- WELLER, A. & C. RENGIFO. 2003. Notes on the avifauna of the Cordillera de Mérida, Venezuela. Bulletin of the British Ornithologists' Club 123 (2): 7-15.
- WILLIAMS, M. J. 1991. Social and demographic characteristics of blue duck *Hymenolaimus malacorhynchos*. Wildfowl 42:65-86.
- VELTMAN, C., COLLIERB, I., HENDERSONA & L. NEWTONA. 1995. Foraging ecology of blue ducks *Hymenolaimus malacorhynchos* on a New Zealand river: Implications for conservation. Biological Conservation 74: 187-194.
- VELTMAN, C. J., TRIGGS, S., WILLIAMS, M., COLLIER, K. J., MCNAB, B. K., NEWTON, L., HASKELL, M. & L. M., HENDERSON. 1991. The blue duck mating system - are river specialists any different? Acta XX Internationalis Ornithologici 860-867.
- YOUNG, A. D. 1993. Intraspecific variation in the use of nutrient reserves by breeding female Mallards. The Condor 95: 45-56.