



## Patrones de forrajeo del cuyeo (*Nyctidromus albicollis*) en noches de luna, Palo Verde, Costa Rica

Natalie V. Sánchez<sup>1, 2, 4</sup> y David A. Martínez-Cascante<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

<sup>2</sup>Universidad de Costa Rica, Sección de Biología, Sede de Occidente, Alajuela, Costa Rica.

<sup>3</sup>Departamento Científico, Federación Costarricense de Pesca, Edificio Vistas del Parque, 3er piso, Sabana Oeste, San José. dawidh15@gmail.com

<sup>4</sup>Autor para correspondencia: natingui@gmail.com

### Resumen

El cuyeo (*Nyctidromus albicollis*) es un ave de hábitos crepusculares y nocturnos que se alimenta principalmente de coleópteros y lepidópteros. Su visión está especialmente adaptada a las condiciones de luz crepuscular y nocturna gracias a la distribución y densidad de conos y bastones, además de la presencia de una estructura reflectante llamada *tapetum*. Por lo anterior, pusimos a prueba la hipótesis de que estas aves aumentarán su actividad de forrajeo en noches con mayor intensidad de luz lunar, y predecimos que el cuyeo aumentará la frecuencia de forrajeo al aumentar el porcentaje de luna iluminado. Para evaluarla, medimos la frecuencia de forrajeo como el número de saltos para atrapar presas a lo largo de un transecto. Consideramos el porcentaje iluminado de luna, el transcurso de la noche (posición de la luna respecto al horizonte) y la temperatura asociada a la actividad de insectos como variables explicativas de la frecuencia de forrajeo. Aparte de las variables abióticas, incluimos la frecuencia de canto como una posible variable explicativa de la frecuencia de forrajeo, ya que la inversión de tiempo en canto puede disminuir la inversión de tiempo en forrajeo. Los cuyeos forrajearon más al inicio de la noche, en noches con menor porcentaje de luz lunar y cuando no estaban dedicando tiempo al canto. Los cuyeos forrajearon con menos frecuencia en noches más iluminadas, lo que sugiere una ventaja de sus estructuras oculares en intensidades de luz crepuscular.

**Palabras clave:** Caprimulgidae, comportamiento de forrajeo, Palo Verde, cuyeo, *Nyctidromus albicollis*

## Abstract

The common pauraque (*Nyctidromus albicollis*) is a bird of crepuscular and nocturnal habits that feeds mainly on Coleoptera and Lepidoptera. Its vision is especially adapted to the conditions of twilight and night caused by the distribution and density of rods and cones in addition to the presence of a reflective structure called tapetum. Therefore, we tested the hypothesis that these birds will increase their foraging activity at nights with higher intensity of moonlight, and we predict a higher number of foraging attempts in higher percentages of moonlight. To test this idea, we measured the foraging frequency as the number of jumps to catch prey along a 1000 m transect. We consider the percentage of moonlight, the course of the night, the temperature and the singing frequency as explanatory variables of the foraging frequency. The common pauraques foraged more at the beginning of the night, with lower percentage of moonlight and when they are not spending time singing. Common pauraques foraged less often in brighter nights, suggesting an advantage of their eye structure in twilights.

**Palabras clave:** Caprimulgidae, foraging behavior, Palo Verde, Common Pauraque, *Nyctidromus albicollis*

## Introducción

El cuyeo (*Nyctidromus albicollis*, Caprimulgidae) es un ave de hábitos nocturnos, que se alimenta principalmente de coleópteros, mariposas, homópteros y otros insectos (Stiles y Skutch 1995). Las especies de esta familia no buscan su alimento activamente como estrategia de ahorro de energía, en cambio esperan en una percha hasta detectar un insecto para intentar atraparlo (Hilty 1994). Los insectos son atrapados en el aire, mediante un vuelo circular desde una percha pequeña o desde el suelo (Stiles y Skutch 1995).

Los cuyeos prefieren forrajear en áreas abiertas que en áreas con vegetación, y forrajean por encima de la vegetación cuando ésta

• existe (Martin 1990). Los sitios más comunes  
• de forrajeo del cuyeo son caminos, pastos,  
• plantaciones forestales en etapas tempranas de  
• sucesión, áreas quemadas y bordes de bosque  
• (Slud 1964, Stiles y Skutch 1995).

• El cuyeo se especializa en cazar insectos en  
• condiciones de baja iluminación, ya que cuenta  
• con una capa reflectora lipídica anterior a la  
• retina, la cuál aumenta la recepción de luz en  
• las células fotosensibles, especialmente en los  
• bastones (Nicol y Arnott 1974, Rojas *et al.* 2004).  
• Sin embargo, esta capa es discontinua alrededor  
• de la fovea, lo que permite que la luz crepuscular  
• no lo encandile. Estas características le otorga la  
• habilidad de cazar insectos al vuelo durante el  
• crepúsculo y la noche (Rojas *et al.* 2004).



No está claro bajo qué intensidad de luz los cuyeos se tornan activos, aunque se ha registrado que empiezan su actividad durante el crepúsculo (Ehrlich *et al.* 1988). Otros factores como la estación, la latitud, el inicio de actividad de sus presas y la fase lunar modifican este patrón (Martin 1990).

Basados en la información sobre los posibles factores que pueden afectar el patrón de forrajeo del cuyeo, se evaluará la hipótesis de que a mayor disponibilidad de luz lunar, la frecuencia de forrajeo aumenta, porque puede detectar a sus presas con mayor facilidad. Según esta hipótesis el cuyeo aumente la frecuencia de forrajeo al aumentar el porcentaje de luna iluminado.

### **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó en el Parque Nacional Palo Verde (10°21' N, 85°21' W), los días 2, 3 y 4 de abril de 2009. El muestreo se hizo desde las 6:00 pm hasta las 11:00 pm y coincidió con la época reproductiva del cuyeo (febrero a abril, Stiles y Skutch 1995). Establecimos un transecto de 50 m de ancho y de 1000 m de largo frente a la antigua pista de aterrizaje ubicada paralela al borde de la laguna de Palo Verde y entre el camino que conduce de la estación de la Organización para Estudios Tropicales (OET) a la estación del MINAE (Trama 2005). La laguna de Palo Verde en esta época está casi seca, lo que

facilitó encontrar un área abierta visitada por muchos cuyeos.

En el transecto registramos la frecuencia de alimentación de un cuyeo por un período de 5 min. Al detectar un cuyeo, nos acercamos y cuantificamos el número de veces que intentaban alimentarse. Un intento de alimentación fue definido cuando un cuyeo realizó un vuelo circular desde una percha o desde el suelo (Stiles y Skutch 1995). Este procedimiento se repitió cada vez que detectamos un individuo diferente. Los individuos de esta especie son territoriales y tienen alta fidelidad a su percha (Thurber 2003), por lo que asumimos que individuos separados a más de 20 m del último avistamiento eran diferentes. Al inicio de cada período de observación, se anotó la temperatura ambiente, pues la actividad de las presas del cuyeo está relacionada con la temperatura (Elkins 1995).

En cada período de observación, cada cuyeo fue iluminado con luz roja durante la noche, y sus movimientos fueron detectados al notar el reflejo de luz proveniente de su retina (Nicol y Arnott 1974). Este tipo de luz permitió un acercamiento mínimo de 10 m sin que se alterara su comportamiento de forrajeo o que huyeran.

Para analizar cuales variables describieron mejor el número de intentos de forrajeo, utilizamos una regresión de Poisson. Este

análisis permite establecer la relación entre la frecuencia de alimentación (variable respuesta) con las siguientes variables explicativas: transcurso de la noche, medido en minutos iniciando desde las 6:00 pm (crepúsculo),  $T$ ; porcentaje iluminado de la luna,  $I$ ; la condición del cielo (nublado o no nublado),  $N$ ; la temperatura en  $^{\circ}\text{C}$ ,  $Te$  y si el ave estaba cantando o no,  $C$ . Los datos de porcentaje iluminado de la luna fueron obtenidos para cada día de muestreo en *Moonrise and Moonset Calculator* (Moonrise and Moonset Calculator 2009).

El mejor modelo se eligió utilizando el criterio de información de Schwarz,  $BIC$  (Burnham y Anderson 2002), el cual permite una interpretación probabilística al decir cuál es la probabilidad de ser el mejor modelo entre todos los modelos analizados (Bolker 2008). Básicamente, cuanto más pequeño sea el valor del BIC, aumenta la probabilidad de que los datos hayan surgido bajo el modelo propuesto.

Para comprobar que el mejor modelo fuera robusto a la sobre-dispersión, es decir, que el modelo tenga la capacidad de asimilar una varianza muy alta, se ajustó el mismo modelo utilizando una función Binomial Negativa. La distribución Binomial Negativa es la versión para datos sobre-dispersos de la distribución de Poisson (Bolker 2008). Los análisis se realizaron en el programa R 2.8.1 (R Development Core Team 2008).

## Resultados

La frecuencia de forrajeo durante el tiempo de observación varió desde los 0 saltos a los 19 saltos, con una media de 3.6 saltos y una mediana de 2 saltos por cada observación. El porcentaje de luna iluminada fue de 66%, 77% y 85% respectivamente para los días de muestreo 1, 2 y 3. En total observamos 23, 34 y 24 individuos por día de muestreo. De los tres días de muestreo, sólo el primero estuvo nublado.

El mejor modelo, bajo el cual la probabilidad de observar los datos es mayor, fue aquel que incluyó las variables: transcurso de la noche, canto y porcentaje de luna iluminado (modelo  $\{T, C, I, C*I\}$ ) y la interacción entre  $I$  y  $C$  (Cuadro 1). La variable temperatura fue eliminada del análisis, ya que ésta presentaba una alta correlación con la variable transcurso de la noche ( $r = -0.66; -0.76 - -0.51$ , IC 95%), la cuál consideramos más adecuada para explicar biológicamente los patrones descritos más adelante.

Utilizamos modelos de distribución de Poisson ya que los datos no presentaron sobre-dispersión. El modelo con la distribución de Poisson refleja mucho mejor el patrón observado en los datos que aquel donde se utilizó la distribución Binomial Negativa, esto se refleja en el valor de BIC (Cuadro 2).

**Cuadro 1.** Comparación de los modelos que explican la frecuencia de alimentación del cuyeo en tres noches de luna. Palo Verde, Puntarenas, Costa Rica. Abril 2009.

<b>Modelo</b>	<sup>1</sup> <b>Par</b>	<b>BIC</b>	<sup>3</sup> <b>delta</b>	<sup>4</sup> <b>peso</b>
General con iluminación {T,C,I,C*I}	7	303.32	0	0.996
General con iluminación {T,C,I}	5	315.33	12.01	0.002
General con nubosidad {T,C,N,C*N}	5	316.94	13.62	0.001
General con nubosidad {T,C,N}	4	325.10	21.78	< 0.001
Transcurso de la noche y canto {T,C,T*C}	4	344.75	41.43	< 0.001
Transcurso de la noche y canto {T,C}	3	349.55	46.23	< 0.001
Transcurso de la noche e iluminación {T,I,T*I}	6	363.05	59.73	< 0.001
Transcurso de la noche e iluminación {T,I}	4	376.96	73.63	< 0.001
Transcurso de la noche y nubosidad {T,N,T*N}	4	381.25	77.92	< 0.001
Transcurso de la noche y nubosidad {T,N}	3	387.69	84.37	< 0.001
Transcurso de la noche {T}	2	411.39	108.10	< 0.001

<sup>1</sup> Número de parámetros estimados por el modelo

<sup>2</sup> Criterio de Información de Schwarz, o Bayesiano (*Bayesian Information Criteria*)

<sup>3</sup> Diferencia entre el modelo actual y el mejor modelo

<sup>4</sup> Probabilidad de que el modelo actual sea el mejor modelo entre todos los propuestos

**Cuadro 2** Sobre-dispersión del mejor modelo

<b>Distribución</b>	<b>Par</b>	<b>BIC</b>	<b>delta</b>	<b>peso</b>
Poisson	7	303.82	0	0.999
Binomial Negativa	<sup>1</sup> 8	657.72	353.9	< 0.001

<sup>1</sup>El parámetro extra (Par) en la distribución Binomial Negativa calcula el parámetro de sobre-dispersión. Al introducir este parámetro extra, la probabilidad de observar los datos bajo la distribución Binomial Negativa, es mucho menor que bajo la distribución de Poisson. Por lo anterior, se toma la distribución de Poisson como una mejor representación de los datos observados.

**Cuadro 3** Coeficientes del mejor modelo que explica la variación en la frecuencia de alimentación del cuyeo en tres noches de luna. Palo Verde, Puntarenas, Costa Rica. Abril 2009.

Coeficientes	Valor	2.5 %	97.5 %
Intercepto $\{\beta_0\}$	<b>2.225</b>	1.829	2.602
Transcurso de la noche $\{\beta_T\}$	<b>-0.006</b>	-0.008	-0.005
Canto (no canto) $\{\beta_{N,nc}\}$	0.290	-0.109	0.699
Iluminación de luna (77%) $\{\beta_{I,77}\}$	<b>-0.784</b>	-1.228	-0.341
Iluminación de luna (86%) $\{\beta_{I,86}\}$	<b>-1.131</b>	-1.667	-0.622
Interacción $I^*N$ $\{\beta_{I,77^*N,nc}\}$	0.475	-0.065	1.018
Interacción $I^*N$ $\{\beta_{I,86^*N,nc}\}$	0.361	-0.327	1.053

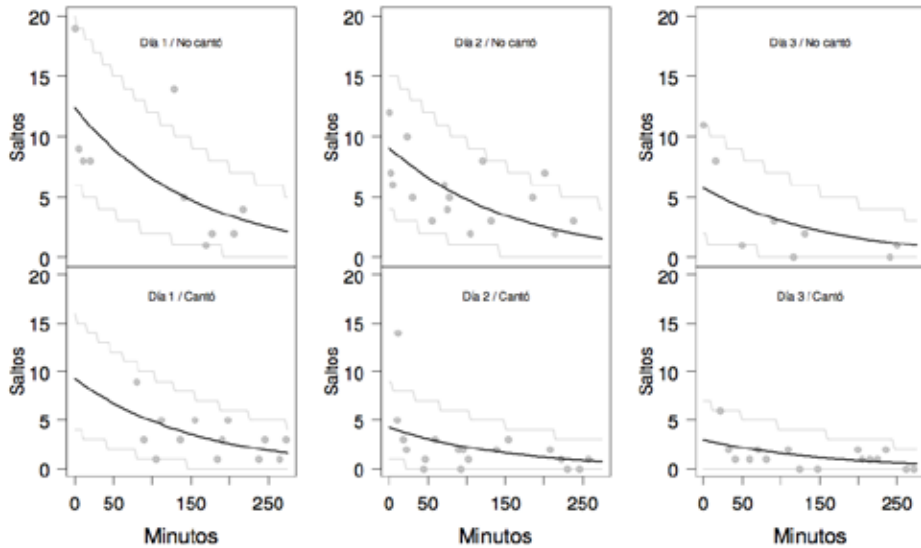
<sup>1</sup> Los valores en negrita representan efectos consistentes sobre el forrajeo. Un parámetro es consistente si su intervalo de confianza no abarca el cero. Un parámetro con valor de cero indica que su efecto es nulo en la variable respuesta.

Los coeficientes del modelo (Cuadro 3) muestran que existe una relación negativa entre el transcurso de la noche ( $T$ ) y el porcentaje de luna iluminada ( $I$ ). Mientras que los cuyeos que no cantan ( $nc$ ), aumentan la frecuencia de forrajeo; lo cual fue más pronunciado en los días 2 y 3 al incluir los términos de interacción entre canto e iluminación. Sin embargo, los efectos de tales variables varían en magnitud, siendo efectos más fuertes el transcurso de la noche ( $\beta_T$ ), y el porcentaje de luna iluminada ( $\beta_I$ ) lo cual haría pensar en un modelo sencillo con menos parámetros a estimar; no obstante, los modelos reducidos (con menos parámetros)

tuvieron un bajo puntaje en la comparación de modelos (Cuadro 1).

Existe una relación negativa entre la frecuencia de forrajeo y el transcurso de la noche junto con la iluminación de la luna, es decir, en noches claras los cuyeos forrajean menos. Además, los individuos que cantaron menos se esfuerzan más en alimentarse (Fig. 1).

Aunque el modelo seleccionado es un buen descriptor de los patrones ecológicos que determinan la alimentación del cuyeo, debe tenerse precaución al utilizar este modelo con motivos predictivos, ya que el análisis de los residuales revela patrones en los puntos,



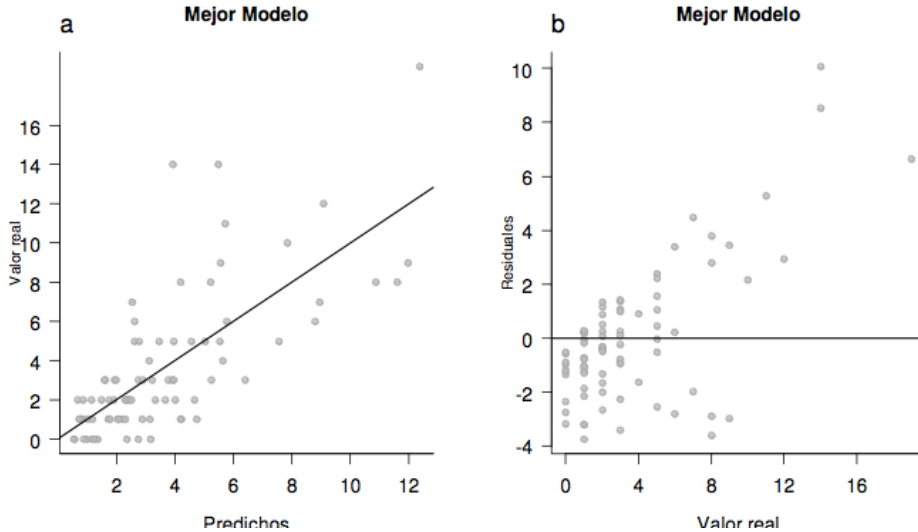
**Figura 1** Forrajeo del cuyeo (número de saltos) en relación al transcurso de la noche y canto. Las líneas grises representan los intervalos de confianza al 95% de la distribución de Poisson calculadas para cada combinación de las variables explicativas.

los cuales sugieren que otras variables, no contempladas, podrían contribuir a explicar el comportamiento del forrajeo (Fig. 2).

### Discusión

Encontramos una correlación entre la variable temperatura y la variable transcurso de la noche, por tanto en los modelos para explicar los patrones de forrajeo del cuyeo de las 6 pm a las 11 pm la temperatura fue disminuyendo y

con esta el número de intentos de los cuyeos por alimentarse. La temperatura puede influenciar directamente el comportamiento de forrajeo del cuyeo al afectar la actividad de los insectos que este consume durante la noche. Los insectos voladores, como las polillas y los coleópteros, son dependientes de la temperatura del aire, ya que necesitan alcanzar un umbral de temperatura para obtener la suficiente energía para volar (Elkins 1995). De esto se puede



**Figura 2** Evaluación del mejor modelo que describe la variación en la frecuencia de forrajeo del modelo. **a)** Entre mejor sean las predicciones del modelo, los puntos deberían estar muy juntos a la línea continua. **b)** Los modelos que no tienen problemas de predicción presentan un patrón de “cielo estrellado” en los residuales alrededor de la línea continua.

esperar que a menor temperatura, habrán menos insectos activos y la actividad de forrajeo del cuyeo disminuirá.

Otro factor que puede afectar la actividad de forrajeo del cuyeo es la disponibilidad de luz, el número de intentos decrece con el transcurso de la noche debido a que las condiciones de luz pasan a ser sub-óptimas para la retina especializada del cuyeo, la cual está adaptada

para cazar en condiciones de luz crepuscular (Rojas *et al.* 2004). Aunque esperábamos encontrar un segundo pico de actividad en horas de luna plena (en el punto más alto) y un incremento de actividad conforme el porcentaje de luna iluminada fuera mayor, los resultados contradicen nuestras predicciones.

Una posible explicación a este patrón es la utilización exclusiva de la visión escotópica





por parte del cuyeo; esta visión requiere únicamente de los bastones, los cuales son altamente sensibles a la luz y pueden ser sobre estimulados por destellos de luz fuerte (Nicol y Arnott 1974, Hart 2001), como la luz directa de la luna. Esto podría disminuir la capacidad del cuyeo de detectar sus presas. Otro factor que puede explicar la disminución de forrajeo, fue la ausencia de nubes en la segunda y tercera noche de muestreo; las nubes funcionan como un difusor de luz, contra el cual, el cuyeo puede observar la silueta de su presa con mejor contraste que en un fondo negro o muy iluminado (Martin 1990, Thurber 2003). Las nubes también podrían semejar momentos en la noche de luz crepuscular, incrementando la frecuencia en que los cuyeos intentaron alimentarse durante la primera noche.

El canto puede influir en el patrón de forrajeo, ya que después del crepúsculo, en noches de luna y durante la época reproductiva, los cuyeos invierten más energía en la reproducción (cantan para atraer pareja) que en la alimentación (Ehrlich *et al.* 1988). El efecto de interacción entre el porcentaje de luna iluminada y el canto, sugiere que en noches con mayor iluminación de luna, los cuyeos que vocalizan dedican más tiempo a esta actividad que a forrajear. Por tanto, sugerimos una asociación positiva entre el porcentaje de luna iluminada y la actividad del canto.

En este estudio incluimos los factores que consideramos más importantes en el comportamiento de forrajeo del cuyeo, y a pesar de que nuestro estudio solamente cubre un rango de limitado de iluminación de la luna y tres días de muestreo, el modelo propuesto es una buena representación del comportamiento ecológico de forrajeo del cuyeo.

### **Agradecimientos**

Este trabajo fue parte del curso de Ecología de Poblaciones 2009, del Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS) de la Universidad Nacional. Agradecemos a Joel Sáenz, Eduardo Carrillo y a un revisor anónimo por las correcciones en versiones previas al manuscrito final. La OET y el MINAE permitieron el uso de las instalaciones dentro del Parque Nacional Palo Verde y los permisos respectivos para realizar este estudio.

### **Literatura citada**

- Bolker, B.M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton: Princeton University Press.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, second edition*. New York, New York: Springer-Verlag.
- Ehrlich, P.R., D.S. Dobkin y D. Wheye. 1988. *The birder's handbook: A field guide to the*

- natural history of North American birds*. New York: Simon & Schuster Inc.
- Elkins, N. 1995. *Weather and bird behaviour*. London: T & A D Poyser.
- Hart, N.S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20/5: 675-703.
- Hilty, S.L. 1994. *Birds of Tropical America: a watcher's introduction to behavior, breeding and diversity*. Shelburne, Vermont: Chapters Publishing LTD.
- Martin, G. 1990. *Birds by night*. London: T & A D Poyser.
- Moonrise and Moonset Calculator. 2009. URL <http://www.timeanddate.com> Revisado el 2 de abril de 2009.
- Nicol, J.A.C. y H. J. Arnott. 1974. *Tapeta lucida* in the eyes of goatsuckers (Caprimulgidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 187/1088: 349-352.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Rojas, L.M., Y. Ramírez, R. McNeil, M. Mitchell y G. Marín. 2004. Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes oilbird (*Steatornis caripensis*), and the crepuscularly and nocturnally foraging common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Brain, Behavior and Evolution* 64 (1):19-33.
- Slud, P. 1964. The Birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 128 (1): 1-430.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1995. *Guía de aves de Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- Trama, F. 2005. Manejo activo y restauración del humedal de Palo Verde: Cambios en las coberturas de vegetación y respuesta de las aves acuáticas. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Thurber, W. A. 2003. Behavioral notes on the Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Ornitología Neotropical* 14(1): 99-105.