

# Las bandadas mixtas de aves como estrategia: comportamiento y estacionalidad en la Selva Pedemontana de las Yungas Australes



UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INSTITUTO MIGUEL LILLO



LAS BANDADAS MIXTAS DE AVES COMO ESTRATEGIA: COMPORTAMIENTO Y ESTACIONALIDAD EN LA SELVA PEDEMONTANA DE LAS YUNGAS AUSTRALES

Lic. en Biología GABRIELA GISELLE MANGINI

Tesis para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas

Director: Juan Ignacio Areta

Co-directora: Ada Lilian Echevarría

- 2017 -

A mis michis, Traumadito, Brachyurus y Tirica, el amor incondicional.

A mis amigos Tucumanos. Los hermanos del alma.

A mis amigos Platenses. Pishers.

A Facu D. y Fede B. Mis hermanos varones que nunca tuve.

A las chicas del Arte. No todo es arte en esta vida, las cervezas cuentan.

A mis viejos. Les debo la vida, pensamientos y anhelos.

A mi hermana. El amor más puro que he conocido. Admiración.

A mis abuelos. El amor por las aves se los debo a ellos.

A Adita y Eli.

A Pablito, Colo y Leo.

A Facu, mi amor. Por encontrarme.

## **AGRADECIMIENTOS**

Me gustaría expresar mi gratitud a mi director, Juan Ignacio Areta, por sus continuas críticas sin las cuales no hubiera podido madurar como lo hice; por sus enseñanzas y porque aprendimos juntos en este viaje de realizar una tesis. Gracias por ser paciente e impaciente y por siempre mostrar ese entusiasmo particular por las aves. Estoy agradecida con Meki, sin su compromiso y esfuerzo muchas cosas no hubieran sido posible. Agradezco a sus dos hermosas hijas, Simona y Ainara, que tanto tiempo cedieron de su parte. Me gustaría también agradecer a Ada Echevarria y María Elisa Fanjul por abrirme, sin conocerme, las puertas de su laboratorio y su corazón, enseñándome no solo de bandadas mixtas. Agradezco a mi comisión de seguimiento por los aportes realizados a lo largo de esta tesis. Estoy agradecida con mi grupo de trabajo, el Ecoson, porque el trabajo en equipo es mejor que en solitario. Mi investigación no hubiera sido posible sin los fondos otorgados para la beca doctoral por el Consejo Nacional de Ciencia y Técnica, y los otorgados por la Sociedad de Ornitología Neotropical. Estoy muy agradecida con las familias Nicholson y Avellaneda, dueñas de las estancias donde realicé los muestreos, asimismo con los trabajadores de las estancias Hugo Navarro, Dardo Navarro, Jesús, María y Juan, todos ellos me permitían dormir en sus casas, me alimentaron, malcriaron y rescataron cuando lo necesite. Un agradecimiento especial va para Pablito, Colo y Leo, que analizaron mis muestras de artrópodos, sin ellos no hubiera podido completar esta investigación, siempre estuvieron esforzándose para que yo pudiera tener todos los datos disponibles. Otro agradecimiento especial para mis compañeros de campo en repetidas situaciones, Facu y Sofi. Cuando la pasión es compartida no puede faltar felicidad. Estoy agradecida con todos mis compañeros del Instituto de Bio y Geociencias del NOA, especialmente con Emi D. Un agradecimiento especial va para Facu D. y Fede B. particularmente, sin ellos no me hubiera divertido tanto y las angustias hubieran sido más grandes. Me gustaría agradecer a Gaby Nuñez, con su esfuerzo y actitud me enseñó que investigar implica varias aptitudes, razonamiento lógico, dedicación, humildad y humanidad. Estoy agradecida con Magalí y Fernanda, que se cruzaron en mi camino enseñándome a escribir y expresar mis pensamientos de manera clara y concisa algo que, para mi volátil mente, resultó extremadamente difícil. Agradezco al deporte que amo, la gimnasia artística, que me enseña y enseñó siempre que una caída no implica más que levantarse y volver a intentarlo.

Finalmente agradezco a los seres no humanos que nos enseñan lo que es el amor incondicional, ojalá vivieran para siempre ya que el mundo les pertenece.

Gracias a todos por ser parte de este proyecto, parte de mi vida.

~ ÍNDICE ~

<b>RESUMEN GENERAL</b> .....	<b>8</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>10</b>
<b>PREFACIO</b> .....	<b>12</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>14</b>
<b>ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS</b> .....	<b>25</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>26</b>
<b>CAPÍTULO I: PRESENTACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS</b> .....	<b>30</b>
Área de estudio.....	<b>31</b>
Trabajo de campo .....	<b>38</b>
Muestreo de bandadas mixtas.....	<b>38</b>
Muestreo de comportamientos de las aves .....	<b>39</b>
Muestreo de artrópodos .....	<b>39</b>
Muestreo de frutos y vegetación.....	<b>40</b>
Muestreo y relevamiento de aves.....	<b>41</b>
Caracterización y selección de los fragmentos de bosque .....	<b>45</b>
Perfil de vegetación en ambos tipos de configuración de bosques.....	<b>47</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>53</b>
<b>CAPÍTULO II: DESCRIPCIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS Y ESTACIONALIDAD DE LA AVIFAUNA EN EL ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	<b>55</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>56</b>
<b>MÉTODOS</b> .....	<b>59</b>
Curvas de abundancia .....	<b>59</b>
Bandadas mixtas y sus especies.....	<b>59</b>
Migración .....	<b>60</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	<b>61</b>
Descripción de las bandadas mixtas en el área de estudio .....	<b>61</b>
Tipos de bandadas mixtas en el área estudiada.....	<b>63</b>
Bandadas mixtas de especies de gran tamaño .....	<b>63</b>
Bandadas mixtas de especies de dosel.....	<b>64</b>
Bandadas mixtas absolutas.....	<b>66</b>
Bandadas mixtas simples.....	<b>66</b>
Estacionalidad de la avifauna y participación en bandadas mixtas.....	<b>71</b>

Estancia Miraflores.....	71
Estación seca.....	71
Estación húmeda.....	71
Estancia Mollar.....	72
Estación seca.....	72
Estación húmeda.....	72
Estrategias de las especies residentes y migrantes y participación en bandadas mixtas.....	74
CONCLUSIÓN.....	77
BIBLIOGRAFÍA.....	78
APÉNDICE .....	81
<b>CAPÍTULO III: ESTACIONALIDAD DE LAS BANDADAS MIXTAS EN FRAGMENTOS DE BOSQUES VS BOSQUES CONTINUOS .....</b>	<b>88</b>
INTRODUCCIÓN.....	89
MÉTODOS.....	93
Toma de datos.....	93
Análisis estadísticos.....	94
RESULTADOS.....	95
Bandadas mixtas en el bosque continuo: Estacionalidad.....	95
Bandadas mixtas en fragmentos de bosque: Estacionalidad.....	96
Formación de bandadas mixtas y elementos climáticos.....	100
Bosque continuo.....	100
Fragmentos de bosque.....	100
Formación de bandadas mixtas y aislamiento.....	101
Formación de bandadas mixtas, respuestas en el corto plazo.....	105
Elementos climáticos: bosques continuos y fragmentos de bosques.....	108
DISCUSIÓN.....	109
Formar bandadas mixtas, reproducción y estacionalidad de los recursos.....	109
Formación de bandadas mixtas, respuestas en el corto plazo.....	111
Formación de bandadas mixtas y fragmentación.....	111
CONCLUSIÓN.....	113
BIBLIOGRAFÍA.....	114
APÉNDICE .....	119

<b>CAPÍTULO IV: LA OFERTA DE ALIMENTO COMO PRINCIPAL ESTRUCTURADOR DE LA FORMACIÓN DE BANDADAS.....</b>	<b>122</b>
INTRODUCCIÓN .....	123
MÉTODOS.....	126
Organización de los datos.....	126
Abundancia de artrópodos .....	127
Abundancia de frutos .....	128
Gremios tróficos .....	129
RESULTADOS.....	130
Artrópodos .....	130
Frutos.....	136
Bandadas mixtas según abundancia de alimento.....	138
Bosques continuos .....	138
Fragmentos de bosque .....	139
Composición de gremios por bandadas mixtas en función de la disponibilidad de alimento .....	144
Gremio frugívoro .....	144
Gremio insectívoro .....	144
DISCUSIÓN.....	148
Estacionalidad en la abundancia de alimento y bandadas mixtas .....	149
Representatividad de gremios tróficos en bandadas mixtas y abundancia de alimento .....	150
Alimento, bandadas mixtas y tipo de configuración de bosque.....	152
CONCLUSIÓN.....	154
BIBLIOGRAFÍA.....	155
APÉNDICE.....	159
<b>CAPÍTULO V: EFICIENCIA DE FORRAJE Y VENTAJAS DE INTEGRAR UNA BANDADA MIXTA .....</b>	<b>167</b>
INTRODUCCIÓN .....	168
MÉTODOS.....	172
Comportamiento de forrajeo y mediciones .....	172
Comportamiento de forrajeo y roles de las especies .....	173
Análisis de datos .....	173
RESULTADOS.....	174

Comportamiento de forrajeo: Ataque y búsqueda .....	175
Comportamiento de forrajeo y fragmentación.....	177
Comportamiento de forrajeo y roles de las especies .....	178
Gremios tróficos y comportamiento de forrajeo .....	179
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>181</b>
Eficiencia de forrajeo y tasa de búsqueda .....	182
Gremios y beneficios de integrar una bandada mixta .....	184
Comportamiento de forrajeo y fragmentación.....	185
<b>CONCLUSIÓN.....</b>	<b>187</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>188</b>
<b>APÉNDICE .....</b>	<b>193</b>
<b>CONCLUSIONES Y DISCUSIONES FINALES: LAS BANDADAS MIXTAS COMO ESTRATEGIA E IMPLICANCIAS EN LA CONSERVACIÓN.....</b>	<b>194</b>
Conclusiones .....	195
Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a condiciones climáticas .....	195
Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a la fragmentación.....	196
Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a la disponibilidad de alimento .....	197
Ventajas de integrar una bandada mixta.....	198
Bandadas mixtas, interacciones e implicancias en la conservación .....	199
¿Funcionan las bandadas mixtas como estrategia de vida para lidiar condiciones difíciles? .....	200
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>202</b>

~.~

## RESUMEN GENERAL

Los grupos de forrajeo inter-específicos de aves, bandadas mixtas, son un fenómeno ampliamente distribuido. Las especies que integran bandadas mixtas tienen diferentes requerimientos ecológicos aun cuando deciden formar una bandada mixta y desplazarse juntas por el bosque en cercanía mientras se alimentan. De tal modo surgen las preguntas: ¿Por qué diferentes especies de aves deciden formar bandadas mixtas? Estas especies ¿obtienen beneficios que superan los costos de formar bandadas? Esta tesis es el resultado de evaluar diferentes predicciones desde una perspectiva integradora para responder a estas preguntas. Entre los meses de junio de 2014 y febrero de 2017 se estudiaron la estructura y organización de las bandadas mixtas de aves en El Galpón y Rosario de la Frontera, ambas localidades de la provincia de Salta, Argentina. Los objetivos generales fueron: 1) Describir y analizar las especies que forman bandadas mixtas 2) Describir y analizar los patrones estacionales de formación de las bandadas mixtas 3) Comprender por qué se forman las bandadas mixtas relacionando la configuración espacial del paisaje (fragmentos de bosques y bosques continuos), elementos climáticos y el recurso alimenticio disponible (artrópodos y frutos) en el ambiente y 4) Evaluar los beneficios obtenidos por las aves cuando forman bandadas mixtas. Para lograr esto, se realizaron visitas sistemáticas a dos tipos de bosques: continuos y fragmentos, relevando la estacionalidad, temperatura, humedad, el alimento disponible y su relación con el número de bandadas mixtas de aves encontradas y la cantidad de especies e individuos que participaban o no, en ellas. Asimismo, se evaluó la eficiencia de forrajeo (N° de ataques/segs) y la tasa de búsqueda (N° de comportamientos de búsqueda/segs) de cada individuo de ave observado, dentro o fuera de bandadas mixtas. Se hallaron más bandadas mixtas y de mayor tamaño durante la estación seca (otoño-invierno) que durante la estación húmeda (primavera-verano). Se encontró que la configuración del bosque determinó tanto la cantidad como el tamaño de las bandadas. Si bien siguieron el mismo patrón estacional en bosques continuos y en fragmentos de bosques, en los fragmentos se encontraron menos bandadas y de menor tamaño que en los bosques continuos. Este resultado es consecuencia de la baja conectividad de los fragmentos que determina que algunas especies no puedan

colonizarlos ni subsistir en ellos. A continuación, se examinaron las diferencias en cuanto a la disponibilidad de alimento en el ambiente en función de las estaciones. Más frutos fueron contabilizados durante la estación húmeda (octubre-marzo) mientras que más artrópodos fueron registrados durante la estación seca (abril-septiembre). La cantidad de especies que consumen frutos predominantemente incrementó su participación en las bandadas mixtas durante la estación húmeda. Por el contrario, se observó que las especies insectívoras incrementaron su participación en bandadas mixtas cuando la abundancia de artrópodos disminuyó en el ambiente. Se comprobó que las aves incrementan su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas. Sin embargo, estos beneficios no fueron equivalentes entre las especies. Las especies núcleo fueron más beneficiadas ya que aumentaron su eficiencia de forrajeo sin aumentar la tasa de búsqueda de alimento. Adicionalmente, las especies de sotobosque no incrementaron su eficiencia de forrajeo mientras que sí lo hicieron las especies de dosel. Así, las características comportamentales y morfológicas de algunas especies podrían haber evolucionado basadas en el forrajeo en bandadas mixtas.

## ABSTRACT

Mixed-species flocks of birds are a widely spread phenomenon. Species in mixed flocks have different ecological requirements even when they decide to form a mixed flock and move together in the forest while feeding. Thus, these questions arise: Why so different species choose to form mixed flocks? Do these species obtain benefits that surpass the costs of being part of mixed flocks? This thesis is the result of evaluating different predictions from an integrative perspective to answer these questions. Since June 2014 to February 2017 the structure and organization of mixed flocks of birds were studied in El Galpón and Rosario de la Frontera, both localities in Salta province, Argentina. The general objectives were: 1) describe and analyze the species that form mixed flocks 2) Describe and analyze the seasonal patterns of mixed flocks 3) understand why mixed flocks are formed by relating the spatial configuration of the landscape (forest fragments and continuous forests), climatic elements, and the available food resource (arthropods and fruits) in the environment; and 4) assess the benefits of forming mixed flocks. To achieve these objectives, systematic visits were performed in two types of forests: continuous forest and forest fragments, taking into account seasonality, temperature, humidity, available food resources and its relationship with the number of mixed flocks found and the number of species and individuals that participated or not in them. The foraging efficiency (N° of attacks/secs) and the search ratio (N° of searching food behaviors/secs) were evaluated for each spotted individual whether it was inside or outside mixed flocks. More and larger mixed flocks were found during the dry season (autumn-winter) than during the wet season (spring-summer). It was also found that the forest configuration determined both the number and the size of mixed flocks. However, although they followed the same seasonal pattern in both types of forest configurations, the fragments presented less and smaller mixed flocks than continuous forests. This result is a consequence of the low connectivity of forest fragments, causing that some species cannot colonize or thrive in them. Differences in food availability in the environment according to seasons were then examined. More fruits were counted during the wet season (October-March) while more arthropods were recorded during the dry season (April-September). The number of predominantly fruit-eating species increased

their participation in mixed flocks during the wet season. Conversely, insectivorous species were observed to increase their participation in mixed flocks when the abundance of arthropods decreased regardless of the season. Birds were found to increase foraging efficiency by integrating mixed flocks. However, these benefits were not equivalent across species. The nuclear species perceive more benefits as they increased their foraging efficiency without increasing their food search ratio. Additionally, the understory bird species did not increase their foraging efficiency while the predominant canopy species did. Thus, the behavioral and morphological characteristics of some species could have evolved based on foraging in mixed flocks.

## **PREFACIO**

Al caminar por el bosque el observador de aves percibe la quietud y la calma; se puede pasar varios días sin lograr observar una gran diversidad de aves, pero llega un momento en el que la vegetación comienza a moverse y una gran variedad de especies emergen de ella. Cada individuo de ave se encuentra ensimismado en la ardua tarea de buscar alimento mientras avanza siguiendo el ritmo de sus pares, como si fuera un desfile de especies una tras otra. El observador se deleita y, luego del festín de observaciones, el bosque retoma su quietud quedando en silencio. Una bandada mixta ha pasado. Sin embargo, queda una pregunta resonando en lo profundo de la mente del observador: ¿Por qué estas especies decidieron formar una bandada mixta?

Uno de los enfoques desde los cuales se puede estudiar y comprender por qué se forman las bandadas mixtas de aves, es estudiando el patrón de tal comportamiento, es decir, bajo qué circunstancias se forman bandadas mixtas. Cuando se estudia el patrón de un comportamiento, usualmente se lo describe en el tiempo y se proponen diferentes relaciones entre el patrón encontrado y las causas que lo activan. Las causas que determinan un patrón de comportamiento, pueden estudiarse desde dos escalas: la del ciclo de vida anual (estacional), evaluando las variaciones en una escala temporal de varios meses, o a escala más inmediata, donde cambios dentro de un mismo día o dentro de una misma estación resultan, en un corto período de tiempo, en una respuesta por parte del organismo estudiado.

El ciclo de vida de las aves se relaciona con la fenología y configuración espacial del ambiente donde habitan. Especialmente, ciertas variaciones en la abundancia de alimento, en la configuración del paisaje (i.e. fragmentos de bosque vs. bosques continuos) modifican su comportamiento. Así, descubrir en qué momentos las aves deciden o no formar bandadas mixtas y cómo se relacionan estas formaciones con la disponibilidad de recursos en un ambiente, o descubrir los beneficios que las aves obtienen al formar bandadas mixtas, brindan explicaciones acerca del patrón comportamental de las aves y posibilita contestar la pregunta acerca del por qué se forman las bandadas mixtas.

En los diferentes capítulos que conforman esta tesis se estudian los patrones vinculados a la formación de bandadas mixtas de aves en la Selva Pedemontana de

Salta, Argentina. El objetivo es, describir aspectos estructurales de las bandadas mixtas y evaluar críticamente bajo qué condiciones, las aves deciden formar bandadas mixtas y, si al hacerlo obtienen beneficios. Para ello, se identificaron patrones predichos para contrastarlos con la evidencia empírica. En ciertos casos en los que no fue posible comprobar las hipótesis propuestas, surgieron hipótesis ad-hoc que permitieron renovar los conceptos y proponer nuevos paradigmas para futuras investigaciones.

En gran medida esta tesis se apoya en estudios de entusiastas ornitólogos y estudiosos de la ecología de comunidades desde siglos pasados y en consecuencia muchas ideas se desprenden de los estudios realizados por ellos. De la misma manera, se espera que este trabajo sirva como disparador para futuras preguntas y respuestas e ilumine el campo del conocimiento del desarrollo evolutivo de las bandadas mixtas, un vínculo social altamente especializado.

# INTRODUCCIÓN

*“There are no overseers, yet there are no shirkers; necessity sees to that...No humanly devised Utopia has ever approached this in practicability” (Miller 1922)*

## INTRODUCCIÓN

Históricamente, los animales enfrentan diferentes desafíos, tanto a escala evolutiva como del ciclo de vida de un individuo. Algunas especies constituyen grupos de forrajeo con individuos de su misma especie o con individuos de otras especies para obtener ventajas y afrontar estos desafíos. Así, las interacciones entre especies e individuos dentro de una misma especie o con otras, se convierten en un fenómeno clave para la perpetuación de algunos organismos (Beauchamp 2005). Formar parte de estos grupos de forrajeo implica mantener un movimiento cohesivo entre los diferentes participantes. Esto se logra por un intercambio constante entre el tiempo que necesita invertir cada individuo para forrajear en un lugar determinado (necesidades de forrajeo particulares de cada individuo) y el tiempo que invierten los otros participantes en cada sitio de forrajeo (Greenberg 2000). El resultado de este intercambio, entre ceder las necesidades particulares y desplazarse en grupo es obvio. Los grupos de forrajeo ocurren tan frecuentemente en la naturaleza como para indicar que los beneficios que obtienen los participantes superan los posibles costos asociados de forrajear en cercanía de otros participantes (Miller 1922). Algunos ejemplos de estos grupos de forrajeo se presentan con los cardúmenes de peces; en mamíferos, con las manadas de herbívoros en las sabanas africanas y en aves, con las bandadas mixtas que están presentes en todo el mundo pero ampliamente desarrolladas en bosques lluviosos tropicales (Greenberg 2000).

Las bandadas mixtas son asociaciones inter-específicas donde diferentes especies de aves confluyen, se desplazan y alimentan juntas (Morse 1970, Powell 1985). Las especies que forman bandadas mixtas forrajean en cercanía y mantienen activamente la cohesión mediante vocalizaciones, mientras se desplazan juntas en búsqueda de alimento. Algunas especies, con características ecológicas y comportamentales particulares, como el gregarismo intra-específico o la emisión frecuente de vocalizaciones en un corto período de tiempo, juegan un rol clave en la formación y cohesión de las bandadas mixtas, mientras que otras especies se unen a las bandadas pero no promueven su formación activamente (Moynihan 1962, Vuilleumier 1967, Harrison y Whitehouse 2011). Las bandadas mixtas se caracterizan principalmente por buscar de un modo activo el alimento, realizando incansables movimientos y por

desplazarse de manera continua por el follaje. Los beneficios obtenidos por las aves que las integran devienen de las interacciones y comportamientos de los otros individuos más que de factores externos, tales como la mera presencia de una fuente de alimento que puede compartirse como ocurre en los grandes eventos de fructificación donde pueden encontrarse varios individuos y especies alimentándose de un solo árbol (Greenberg 2000).

A lo largo de la historia, las bandadas mixtas son mencionadas en numerosos estudios y han llamado la atención de muchos ornitólogos y ecólogos de comunidades tales como Bates (1863), Nicholson (1932) y Davis (1946). Generalizar los beneficios que obtienen los participantes al formar bandadas mixtas es un desafío debido a que no todas las interacciones son simétricas y al forrajear en cercanía de otras especies, se encuentran costos y beneficios diferenciales según la especie que se analice (Goodale *et al.* 2017).

Diferentes autores han propuesto muchas hipótesis y predicciones acerca de cuáles serían las ventajas y los costos que obtienen las aves al participar de bandadas mixtas (Buskirk 1972, Goldman 1980, Powell 1985, Develey y Peres 2000, Goodale *et al.* 2017). A estas propuestas, es posible resumirlas en dos hipótesis generales: “*La hipótesis de eficiencia de forrajeo*” y “*La hipótesis de prevención de depredación*”.

En el caso de la hipótesis de eficiencia de forrajeo los costos propuestos se asocian a la competencia que deviene de forrajear con otros individuos sobre un mismo tipo de alimento tal como los insectos (Abrams 1980). Mientras que, los beneficios propuestos por esta hipótesis derivan de diferentes mecanismos por los cuales las aves pueden aprovechar el forrajeo en grupo, logrando una mayor eficiencia individual de forrajeo por unidad de tiempo. Estos mecanismos incluyen: compartir el descubrimiento de la ubicación de fuentes de alimento entre los participantes, la posibilidad de observar y consecuentemente imitar el comportamiento de forrajeo de otras especies que están siendo exitosas en su forrajeo y, mediante el efecto beating (movimiento de las ramitas por el desplazamiento de las aves por el follaje), aprovechar insectos que serían dislocados por otros participantes (Vuilleumier 1967, Powell 1985, Morse 1970, Poulsen 1996, Moynihan 1968, 1972, Morse 1977, Goldman 1980).

La hipótesis de prevención de depredación postula que los costos se relacionan con el hecho de que más individuos juntos podrían captar más fácilmente la atención de depredadores atrayéndolos (Buskirk 1972). Desde esta perspectiva, los beneficios residen en poder relevar en forma colectiva el ambiente y aprovechar aquellas especies que emiten llamados de alerta, al momento de divisar a un depredador, lo que disminuiría el riesgo de ser depredado (Cordeiro *et al.* 2015).

Analizando en profundidad la hipótesis de prevención de depredación se hallaron contradicciones entre la predicción de disminuir el riesgo de depredación y los mecanismos que harían esto posible. Knipper (1955) propone que las densas asociaciones de aves podrían engañar a los depredadores por el efecto de “*collective mimicry*” (mimetismo colectivo), por el cual los depredadores percibirían al conjunto de aves como un animal de mayor tamaño e invulnerable. Claramente esto no aplica para las bandadas mixtas de bosques donde los individuos no están densamente distribuidos sino dispersos por el follaje; aunque podría aplicarse para bandadas mixtas de áreas abiertas (Buskirk 1972). Incluso si se considera como depredador potencial a un esparvero (i.e. *Accipiter bicolor*), este no podría detectar la bandada hasta estar lo suficientemente cerca como para discriminar individuos. Si consideramos otro potencial depredador como una serpiente, ésta solo puede tener a su alcance uno o dos individuos en un momento dado, por lo que el efecto de mimetismo colectivo no tendría efectos negativos sobre la metodología de caza que emplea. De manera similar, Miller (1922) propone el *efecto de confusión* donde teóricamente, el gran número de individuos confundiría al depredador quien no sabría qué individuo atacar perdiendo la oportunidad de hacerlo. Sin embargo, tampoco resultaría efectivo en las bandadas mixtas de bosques. La dispersión frente a un depredador por parte de las aves en una bandada mixta en el bosque, evidencia una respuesta individual y no un movimiento colectivo para confundir al depredador; cuando un depredador aparece, los individuos se quedan estáticos o vuelan directamente a refugiarse de manera independiente del resto de los participantes (Buskirk 1972, obs. pers.). Entonces, por ejemplo, un halcón tendría poca o ninguna interferencia de otros individuos en la bandada mixta para realizar su ataque (Buskirk 1972).

Otro mecanismo propuesto, para justificar la hipótesis de prevención de depredación, es la defensa cooperativa a través del “*mobbing*” (Curio *et al.* 1978, Sridhar y Shanker 2013), esta situación podría lógicamente aplicar solo en aquellas situaciones donde se logre reducir la probabilidad de que el depredador realice un ataque exitoso. Sin embargo, se ha observado que las aves que realizan este comportamiento se exponen a ser capturadas más fácilmente por el depredador dada la cercanía con la que realizan este comportamiento (i.e. *Glaucidium brasilianum* capturó a un *Setophaga pitaiyumi* que estaba realizando mobbing, Facundo Di sallo comm. pers., y *Glaucidium brasilianum* capturó a un *Griseotyrannus aurantioatrocristatus* obs.pers.). De igual manera, si el depredador potencial es una serpiente, la cercanía solo facilitaría el ataque (Buskirk 1972). En contraste, la hipótesis de eficiencia de forrajeo, no presenta tales incongruencias, y de hecho, en diversos trabajos se evidencia que algunos integrantes de bandadas mixtas se benefician al disminuir la varianza del tiempo con la que encuentran ítems presa y al agilizar la tasa de encuentros de alimento (Krebs *et al.* 1972, Krebs 1973, Hino 2000). Estas consideraciones sumadas a las observaciones de campo de otros investigadores, sugieren que quizás el origen del forrajeo en grupo, y en este caso de las bandadas mixtas, podría haber sido para evitar depredadores; donde aquellos individuos que forrajeaban en solitario simplemente perecían. No obstante, todo parecería indicar que a posteriori las aves empezaron a obtener beneficios en su forrajeo que exceden los costos de la competencia. Esto sería posible gracias a la transferencia de información, sobre el tipo y abundancia de los recursos alimenticios, que puede resultar de forrajear con diversas especies cada una con sus características particulares (Krebs 1973, Hino 2000).

Los beneficios que obtienen al formar bandadas mixtas cambian estacionalmente de acuerdo al ciclo de vida anual de las aves y, de hecho, estas se comportan de manera diferente a lo largo de las estaciones. Así, se reconoce que las características de las bandadas mixtas varían geográficamente y con el clima (Moynihan 1962, Morse 1970, Buskirk 1972, Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Terborgh *et al.* 1990, Jullien y Thiollay 1998, Fanjul 2016). Por lo tanto, explicar patrones de formación de bandadas mixtas y determinar en qué momento y bajo qué circunstancias se forman, arrojaría evidencia de cuándo las aves deciden formarlas y los beneficios que obtendrían. Determinar si las

aves forman bandadas mixtas de un modo azaroso o lo hacen bajo ciertas circunstancias, resulta fundamental para conocer si perciben las condiciones adversas (destrucción del hábitat, baja disponibilidad de recursos alimenticios, bajas temperaturas, períodos de sequía, etc.) como disparadoras del comportamiento de agrupación formando bandadas para superar tales condiciones.

Independientemente de cuales fueran los costos y beneficios propiamente dichos que obtienen las aves al forrajear en bandadas mixtas, los beneficios superan ampliamente los costos y por ello las bandadas mixtas se registran en numerosos ambientes y circunstancias (Miller 1922, Goodale *et al.* 2017). Así, a través de las ventajas que las aves obtienen al integrar bandadas mixtas, surge la hipótesis principal de esta tesis: “Las bandadas mixtas constituyen una estrategia de las aves para superar condiciones difíciles a través de los beneficios que estas obtienen al integrarlas” y, se desprende la predicción asociada; las aves deciden formar bandadas mixtas bajo condiciones difíciles, cuando la demanda energética es mayor y forman grupos de forrajeo inter-específicos para superar las condiciones adversas. Así, se propone en esta tesis que los disparadores del comportamiento de agrupación serían las condiciones adversas. Para someter a prueba esta hipótesis se contrastan diferentes variables representando condiciones adversas y favorables: configuración del paisaje (bosques continuos y fragmentos de bosques), estacionalidad (estación húmeda y estación seca), variables climáticas puntuales (temperatura, humedad) y abundancia de diferentes tipos de alimento ( artrópodos y frutos). Asimismo, se evalúa el supuesto de que participar en bandadas mixtas otorga beneficios a sus integrantes. Con el fin de generar una perspectiva integrada de la situación y reconocer las circunstancias bajo las cuales las aves forman bandadas mixtas, los objetivos formulados para esta tesis fueron:

- (1) Caracterizar y describir el patrón estacional de la avifauna que forman bandadas mixtas en el área de estudio;
- (2) Caracterizar y describir el patrón estacional de las bandadas mixtas en el área de estudio;
- (3) Evaluar la influencia de los elementos climáticos sobre la formación de bandadas mixtas inter e intra - estacionalmente;

- (4) Evaluar la respuesta de las aves frente a la presión de fragmentación y determinar si utilizan la formación de bandadas mixtas para superar cambios en la configuración del paisaje;
- (5) Describir el patrón estacional de la abundancia de alimento en la selva pedemontana y relacionar las fluctuaciones estacionales del alimento con la formación y características de las bandadas mixtas en cada período (composición: especies participantes y, tamaño: número de especies e individuos);
- (6) Determinar si las aves que participan en bandadas mixtas obtienen beneficios al hacerlo e incrementan su eficiencia de forrajeo y,
- (7) Discutir la importancia de la conservación de las bandadas mixtas.

Para cumplir con los objetivos propuestos se evaluó el patrón de formación de bandadas mixtas en relación a las siguientes variables:

**Estacionalidad:** La variación estacional en bosques subtropicales de Sudamérica implica cambios drásticos en las condiciones climáticas (Hunzinger 1997, Seoane *et al.* 2013). Durante la primavera y el verano el clima es cálido, los bosques tienen gran cantidad de follaje y la mayoría de las aves aprovechan estas condiciones para reproducirse y criar sus pichones (Dinelli 1918, Alatalo 1982, Auer *et al.* 2007). Por el contrario, durante el otoño y el invierno, las temperaturas decrecen considerablemente, el bosque pierde toda su cobertura vegetal y se vuelve seco (Brown *et al.* 2002, Beek y Bramao 2012). Estos cambios fenológicos resultan en un detrimento de la producción de frutos (Blendinger *et al.* 2012) o en la abundancia de artrópodos durante la estación seca (Develey y Peres 2000) representando períodos de escasez de recursos y alta demanda energética para las aves (Seoane 2013). De hecho, muchas aves migran lejos de las áreas donde el otoño e invierno se vuelven crudos y la demanda energética para mantener el calor y la aptitud física son altas (Chesser y Levey 1998). Pero aquellas aves que se quedan probablemente adecuan mecanismos para afrontar estas condiciones. Uno de esos mecanismos podría ser formar bandadas mixtas, las cuales han sido consideradas como una adaptación efectiva a condiciones difíciles (Morse 1970, Powell 1985, Klein 1988). De hecho, en los bosques templados de Norteamérica y Argentina donde también hay una estacionalidad marcada, las bandadas mixtas son estacionales,

formándose durante el otoño e invierno, el número de especies e individuos varía a lo largo del año y aparentemente no poseen territorios estables (Morse 1970, 1977, Berner y Grubb 1985, Ippi y Trejo 2003). Por el contrario, en los bosques lluviosos tropicales de Sudamérica (Amazonia en Brasil, Ecuador, Perú), donde la temperatura mensual supera los 18°C y el bosque nunca pierde su follaje, las bandadas mixtas ocurren a lo largo de todo el año, y retienen las mismas especies e individuos que comparten un territorio estable (Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Terborgh 1990, Jullien y Thiollay 1998). Este patrón estacional contrastante en la formación de bandadas mixtas entre los bosques lluviosos tropicales y templados, sugiere que la formación de bandadas mixtas es una respuesta frente a las condiciones que se presentan en los periodos más secos y fríos de los bosques templados (Morse 1970, Hutto 1994, Fanjul 2016). Lo mismo podría estar ocurriendo en los bosques Subtropicales del Noroeste Argentino al pie de los Andes donde la variación estacional es drástica. Así, la estacionalidad de la avifauna y como se vincula este re-cambio de especies con su participación en las bandadas mixtas se expone en el capítulo II de esta tesis. La estacionalidad en el patrón de formación de las bandadas y como se vincula este patrón a los cambios que ocurren entre y dentro de las estaciones se expone en el capítulo III.

**Elementos climáticos:** Las condiciones cambian entre las estaciones y generalmente se manifiestan por cambios en la temperatura y en la humedad debidos a la cantidad y variedad de precipitaciones que recibe el bosque. Las bandadas mixtas responden al patrón estacional formándose en aquellas estaciones de menor precipitación y temperatura. Esta respuesta, además de manifestarse en el ciclo de vida de los individuos, podría manifestarse en el corto plazo, donde pequeños cambios dentro de cada estación desencadenen la formación de bandadas mixtas (Grubb 1987). Hasta el momento, solo existe un único caso (Klein 1988) en el cual se evaluó la formación de bandadas mixtas frente a variaciones de temperatura en el corto plazo. Klein (1988) estudió cómo varía la cantidad de especies que se encontraron formando bandadas mixtas dentro de un período invernal cuando ocurrió un frente frío. Encontró que más especies se unieron a las bandadas mixtas dentro del período en el que ocurrió el frente frío. Concluyó así que los bajos valores de temperaturas se asocian a la cantidad de

especies que participan en bandadas mixtas. Sin embargo, este estudio se realizó dentro de la estación invernal, cuando se sabe que en el bosque templado de Norteamérica se forman las bandadas mixtas. En consecuencia, todavía queda por esclarecer cómo las aves responden a las variaciones de la temperatura y otros factores climáticos en el corto plazo incluso dentro de las estaciones más benignas. Sobre este tema versa el capítulo III de esta tesis.

**Configuración del paisaje:** El bosque subtropical al pie de los andes en el Noroeste Argentino (Selva Pedemontana) se encuentra bajo fuertes presiones de fragmentación debido a la expansión agrícola (Adamoli *et al.* 2008). A medida que avanza el proceso de fragmentación disminuyen la superficie total de ambientes naturales y el tamaño medio de los fragmentos remanentes, mientras que aumenta el aislamiento entre ellos (Adamoli *et al.* 2008), lo cual inevitablemente conlleva a una heterogeneidad en la calidad y configuración del paisaje (Franklin *et al.* 2002). Las especies de aves responden a esta heterogeneidad cambiando la estructura de la comunidad y brindan con esto una señal del impacto al que está sujeta la comunidad (Marsden 1998, Blake y Loiselle 2001, Bojorge-Baños y Lopez-Mata 2006). Los fragmentos de bosques reciben una mayor radiación solar y un mayor efecto del viento; combinados ambos efectos tornan más calientes y secos a los fragmentos de bosques (Saunders 1991). Asimismo, estos regímenes de temperatura alterados en los fragmentos afectan desestabilizando la interacción depredador - presa y hospedador - parásito. Geiger (1965) cita el ejemplo de la *Ocneria monacha*, especie de polilla que deposita sus huevos en los troncos de árboles. Las altas temperaturas que alcanzan los fragmentos durante la primavera resultan en una eclosión temprana de los huevos, antes que su parásito, lo cual resulta en una alteración de la dinámica poblacional y en una acumulación de polillas. De tal modo que la fragmentación genera cambios en la dinámica poblacional de diversas especies y representa una condición desfavorable que las aves podrían percibir como disparadora del comportamiento de agrupación. Sin embargo, se ha demostrado en otros trabajos que la fragmentación del bosque tuvo fuertes efectos en la estructura de la red de interacción tanto a nivel de especies como de las bandadas mixtas en un área (Ordoñez 2008, Mokross *et al.* 2013, Musschenga 2016). La frecuencia de asociación

entre las especies declinó a mayor grado de fragmentación de hábitat (Mokross *et al.* 2013). En este sentido, a lo largo de todos los capítulos de la tesis se responde a la necesidad de evaluar en qué medida la fragmentación afecta la formación de bandadas mixtas y si las aves deciden formar más agrupaciones en proporción a cuando se compare con un bosque continuo para superar los efectos de la fragmentación. Este tema atraviesa todos los capítulos tratados en esta tesis vinculando cambios en la estacionalidad, elementos climáticos, cambios en la oferta de alimento y cambios en el comportamiento de forrajeo de las especies. Principalmente se expone este tema en los capítulos III, IV, V y en el capítulo de conclusiones y discusiones finales donde se sintetizan los problemas de pérdida de hábitat y conservación para las bandadas mixtas.

**Oferta de alimento:** Los cambios estacionales en el tamaño de las bandadas mixtas y su composición podrían explicarse por diferencias estacionales en la abundancia de alimento (Develey y Peres 2000). De esta manera, la abundancia de alimento en el ambiente y las asociaciones especie-específicas que se observan en las bandadas se relacionarían de manera amplia y arrojarían explicaciones sobre cuándo las aves deciden formar bandadas mixtas (Develey y Peres 2000). Sin embargo, ningún estudio ha evaluado la relación directa entre la abundancia de artrópodos y frutos y la variación estacional en la estructura de las bandadas mixtas y hasta el momento, la aproximación más cercana es el trabajo presentado por Develey y Peres (2000) donde cuantifican, de manera aproximada y sin una técnica sistemática, la cantidad de artrópodos en el ambiente y su relación con la formación de bandadas mixtas. En este contexto, el estudio de las bandadas mixtas de aves, la abundancia de alimento y los patrones de asociación de las diferentes especies participantes, explicarán si las aves se agrupan para aprovechar diferentes recursos disponibles, a través de los beneficios de forrajear juntas, e indagar en las explicaciones del patrón de formación de bandadas mixtas (Morse 1970, Develey y Peres 2000). Estudiar la comunidad de artrópodos y la abundancia de frutos, con sus fluctuaciones estacionales de una manera sistemática, y su relación con las bandadas mixtas, permitirá resolver las interacciones que suceden entre estas tres comunidades y cómo una modela a la otra. Más aún, en un ambiente con cambios drásticos en las precipitaciones a lo largo de las estaciones y sometido a fragmentación

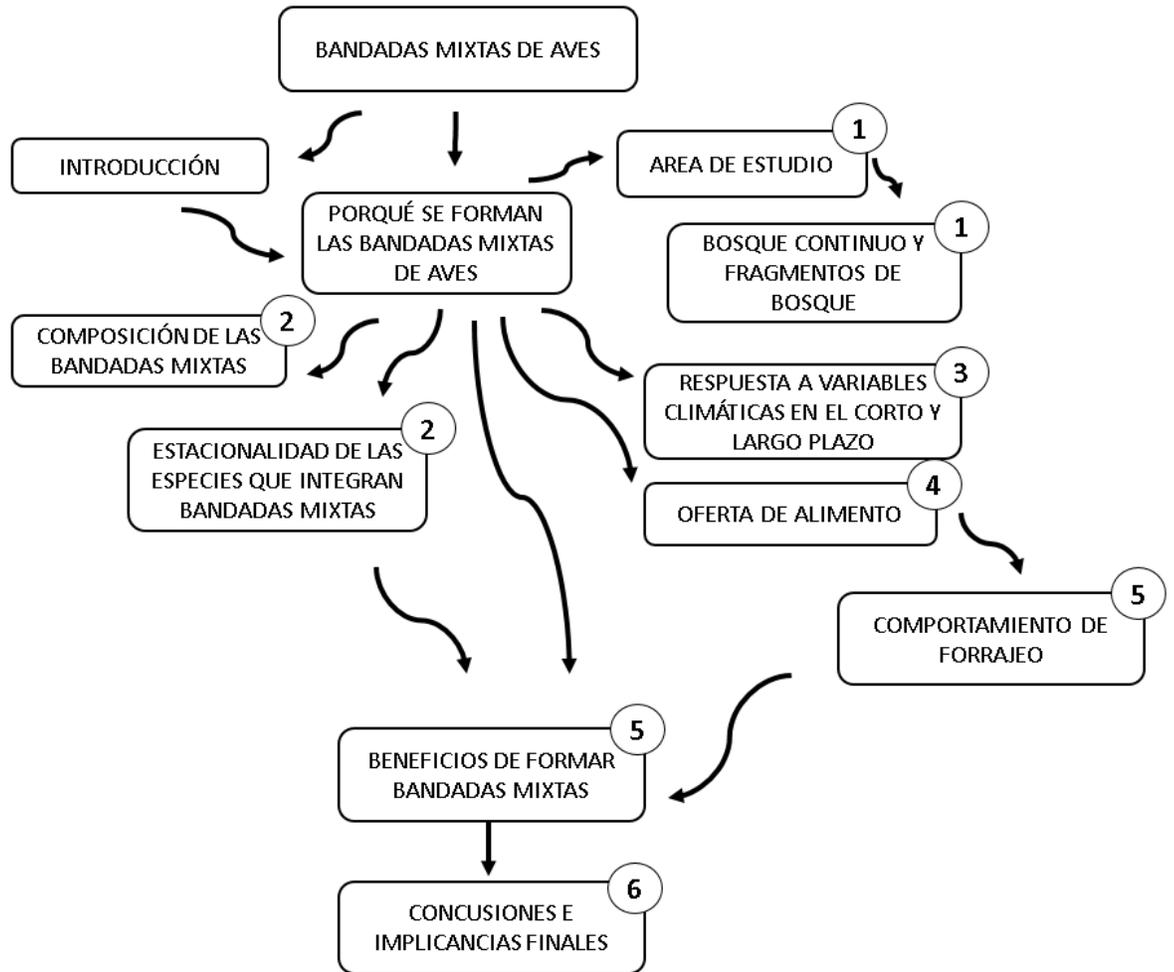
de hábitat como la selva pedemontana, posibilitará conocer si las aves deciden agruparse en los períodos de disminución de alimento y cómo responden a este cambio a escala local y de paisaje. Este tema es abordado en el capítulo IV de la tesis.

Una vez que se evaluó el patrón en relación a las variables anteriormente explicadas, se continuó el análisis para evaluar si las aves realmente obtienen beneficios al integrar bandadas mixtas.

**Beneficios de integrar una bandada mixta:** Las bandadas mixtas de aves incluyen diferentes individuos desplazándose en proximidad espacial y las interacciones entre los miembros de las bandadas son más importantes para la formación y mantenimiento del grupo que las desventajas producto de la competencia (Greenberg 2000). Así, es esperable que las interacciones resultantes de integrar una bandada mixta confieran ventajas ecológicas a los individuos que las conforman. Evaluar este tipo de ventajas es importante para comprender como evolucionaron estos grupos (Krebs 1972, Powell 1985, Greenberg 2000, Goodale *et al.* 2017). Una de las ventajas ecológicas clave es estar bien alimentado. Se ha comprobado que una mala alimentación influencia las características de la historia de vida de un individuo y afecta negativamente su éxito reproductivo (Martin 1988). Se ha propuesto que integrar una bandada mixta aumenta la eficiencia de forrajeo (número de ataques/tiempo) de los individuos (Buskirk 1972, Morse 1977, Powell 1985, Hino 2000). Sin embargo, esto sólo se ha comprobado en pocos casos y para especies particulares, sin indagar en el efecto general sobre el ensamble de aves que integran bandadas mixtas. Esta problemática se encara en el capítulo V de esta tesis.

La propuesta de esta tesis permitió detectar bajo qué circunstancias climáticas y ecológicas se forman las bandadas mixtas e identificar los beneficios que obtienen las aves al participar en ellas. Finalmente, se logró comprender la importancia de la conservación de las interacciones ecológicas enfocándose en las bandadas mixtas. La estructura de la presente tesis se expone en el siguiente esquema general de la tesis.

## Esquema general de la tesis



## BIBLIOGRAFÍA

- ADAMOLI J., TORRELLA S., Y R. GINZBURG. 2008. La expansión de la frontera agrícola en la Región Chaqueña: Perspectivas y riesgos ambientales. *In* O. Solbrig y J. Adamoli (Eds). *Agro y Ambiente: una agenda compartida para el desarrollo sustentable*, pp. 1-33. Foro de la cadena agroindustrial Argentina.
- ABRAMS P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology* 61: 44-49.
- ALATALO R.V. 1982. Effects of temperature on foraging behavior of small forest birds wintering in northern finland. *Ornis Fennica* 59: 1-12
- AUER S. K., BASSAR R. D., FONTAINE J. J., Y T.E. MARTIN. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *The Condor* 109: 321-333.
- BATES H. W. 1863. *The naturalist on the Amazon River*. John Murray Editorial.
- BEAUCHAMP G. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos* 111: 403-407.
- BEEK K. J., Y D.L. BRAMAO. 2012. Nature and geography of South America soils. *In* E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, G. H. (Eds.). *Biogeography and Ecology in South America*, pp. 82-111. *Monographiae Biologicae*. Springer. Dr. W. Junk N.V., Publishers, The Hague, South Netherlands.
- BERNER T. O., Y T.C. GRUBB. 1985. An Experimental Analysis of Mixed-Species Flocking in Birds of Deciduous Woodland. *Ecology* 66: 1229-1236.
- BLAKE J. G., Y LOISELLE B. A. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *The Auk* 304-326
- BLENDINGER P. G., RUGGERA R. A., NÚÑEZ MONTELLANO M. G., MACCHI L., ZELAYA P. V., ÁLVAREZ M. E., MARTÍN E., ACOSTA O. O., SANCHEZ R., Y J. HAEDO. 2012. Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology* 81: 1298-1310.
- CRUZ BOJORGES-BAÑOS J., Y LÓPEZ-MATA L. 2006. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 77: 235-249.
- BIANCHI A. R., YÁÑEZ C. E., ACUÑA L. R., ELENA H. J., Y F.G. TOLABA MARTINEZ. 1992. Base de datos mensuales de precipitaciones en el noroeste Argentino – Período 1934-1990. [http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip\\_NOA/base\\_precipitaciones\\_noa.asp](http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip_NOA/base_precipitaciones_noa.asp)
- BROWN A. D., GRAU A., LOMÁSCOLO T., Y N.I. GASPARRI. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15: 147-159.
- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- CORDEIRO N.J., BORGHESIO L., JOHO M.P., MONOSKI T.J., MKONGEWA V.J. Y C.J. DAMPF. 2015. Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species flocks. *Biological conservation* 188: 61-71.
- CURIO E., ERNST U. Y W. VIETH. 1978. Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202: 899-901.
- DAVIS D. E. 1946. A seasonal analysis of Mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology* 27:168-181.

- DEVELEY P. F., Y C.A. PERES. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 33-53.
- DINELLI L. M. 1918. Notas biológicas sobre las aves del noroeste de la República Argentina (Parte 1a.). *El Hornero* 1: 140-147.
- FANJUL M. E. 2016. Bandadas mixtas de aves en un gradiente latitudinal en selvas de montaña de las yungas Argentina. Tesis de doctorado FCEyN, Universidad Nacional de Cordoba.
- Franklin A. B., Noon B. R., y George T. L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in avian biology*, 25: 20-29.
- GEIGER R. 1965. *The climate near the ground*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GOLDMAN P. 1980. Flocking as a predator defense in dark-eyed juncos. *Wilson Bulletin* 92: 88-95.
- GOODALE E. BEAUCHAMP G., Y G. RUXTON. 2017. *Mixed-species groups of animals*. Academic Press.
- GREENBERG R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. *In* S. Boinski, P.A. Garber. (Eds.) *On the move: How and why animals travel in groups*, pp. 521-558. Illinois. University of Chicago Press.
- GRUBB JR. T.C. 1987. Changes in the flocking behavior of wintering English titmice with time, weather and supplementary food. *Animal Behaviour* 35: 794-806.
- HARRISON N. M., Y M. J. WHITEHOUSE. 2011. Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour* 81: 675-682.
- HINO T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology* 31: 441-446.
- HUNZINGER H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain research and development* 17: 299-308.
- HUTTO R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96: 105-118.
- JULLIEN M., Y J. M. THIOLLAY. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understory bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252.
- KLEIN B. C. 1988. Weather-dependent Mixed-species flocking during the winter. *The Auk* 105: 583-584.
- KNIPPER H. 1955. Ein Fall von "kollektiver Mimikry"? Schreckreaktionen eines Jungfischschwarmes. *Die Umschau in Wissenschaft und Technik*, Frankfurt am Main 13: 398-400.
- KREBS J. R., MACROBERTS M. H., Y CULLEN J. M. 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major*—an experimental study. *Ibis* 114: 507-530.
- KREBS J. R. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 51: 1275-1288.
- MARSDEN S. J. 1998. Changes in bird abundance following selective logging on Seram, Indonesia. *Conservation Biology* 12: 605-611.
- MARTIN T. E. 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85: 2196-2199.
- MILLER R. C. 1922. The significance of the gregarious habit. *Ecology* 3: 122-126.

- MOKROSS K., RYDER T. B., CÔRTEZ M. C., WOLFE J. D. Y STOUFFER P. C. 2013. Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20132599.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- MORSE D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27: 332-339.
- MOYNIHAN M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143.
- MUNN C. A., Y J. W. TERBORGH. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor* 81: 338-347.
- MUSSCHENGA M. 2016. Habitat use of mixed-species flocks and non-flocking birds in a fragmented mountain rainforest landscape in the Ecuadorian Chocó. MSc Dissertation. Utrecht University.
- NICHOLSON E. M. 1932. *The art of birdwatching*. Pubs. New York Charles Scribner's sons.
- ORDOÑEZ R.H. 2008. Composición de especies y variación estacional de bandadas mixtas de aves en dos tipos de bosques en la cordillera oriental de Colombia. Tesis de grado, Universidad industrial de Santander. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Bucaramanga.
- POULSEN B.O. 1996. Relationships between frequency of mixed-species flocks, weather and insect activity in a montane cloud forest in Ecuador. *Ibis* 138: 466-470.
- POWELL G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevational forest. *The Auk* 96: 375-390.
- POWELL G. V. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- RIBON R. 1998. Fatores que influenciam a distribuicao da avifauna em fragmentos de Mata Atlantica nas montanhas de Minas Gerais. Master Dissertation, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- ROUGÈS M. 2003. Bird community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forest. PhD Dissertation. University of Missouri, St. Louis.
- ROUGÈS M., Y J.G. BLAKE. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el parque biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *Hornero* 16: 7-15.
- RUGGERA R. A. 2013. Equivalencia ecológica en mutualismos de dispersión-frugivoría y su relación con la estructura y función de las comunidades en las yungas australes. PhD Dissertation. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- SAUNDERS D. A., HOBBS R. J., Y MARGULES C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology* 5: 18-32.
- SEOANE J., VILLEN-PEREZ S., Y CARRASCAL L. M. 2013. Environmental determinants of seasonal changes in bird diversity of Mediterranean oakwoods. *Ecological research* 28: 435-445.
- SRIDHAR H., Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.

STOTZ D. F. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 38: 61-75.

SUTHERLAND W.J. 2006. *Ecological census techniques a handbook*. University of Cambridge

TERBORGH J., ROBINSON S. K., PARKER III T. A., MUNN C. A., Y N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.

THIOLLAY J. M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8: 513-534.

VUILLEUMIER F. 1967. Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *The Condor* 69: 400-404.

# CAPÍTULO I

## PRESENTACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

G. Mangini



*“Me fui al bosque porque quería vivir deliberadamente, enfrentándome únicamente a los hechos esenciales de la vida, para ver si podía aprender algo de ello y de esta forma no llegar a descubrir a la hora de morir, que nunca había vivido”*

*Henry David Thoreau*

## ÁREA DE ESTUDIO

Los sitios de estudios se ubicaron en cercanías de las localidades de El Galpón y Rosario de la Frontera, Salta, Argentina. Así, el área de estudio se emplaza en la región biogeográfica de las Yungas, la extensión más al sur del bosque tropical andino, que limita con la provincia fitogeográfica del Chaco (Cabrera 1976, Brown *et al.* 2002). Específicamente se corresponde con la región biogeográfica de la selva pedemontana y selva transicional (Brown *et al.* 2002), y abarca rangos altitudinales de 400 a 1000 msnm.

Esta área se caracteriza por tener zonas muy irregulares entre llanuras y montañas bajas inmediatas a los primeros contrafuertes de la Cordillera de los Andes. Se observaron entre dos y tres estratos arbóreos, además del estrato de enredaderas conformado por lianas leñosas (Brown *et al.* 2002). La mayoría de los epífitos son de condición xerófita, dominando orquídeas de gran tamaño, cactáceas péndulas y bromelias. El dosel alcanza entre 20 y 30 metros de altura y el bosque es caducifolio; es posible encontrar palo amarillo (*Phyllostylon rhamnoides*), palo blanco (*Chrysophyllum marginatum*), cebil colorado (*Anadenanthera colubrina*), horco cebil (*Parapitadenia excelsa*), quebracho colorado (*Schinopsis quebrachocolorado*), horco quebracho (*Schinopsis haenkeana*), quebracho blanco (*Apidosperma quebracho-blanco*), cochucho (*Zantophyllum coco*) y lapacho rosa (*Tabebuia avellaneda*).

El clima de la región se caracteriza por precipitaciones estivales en un rango de 800 y 1000 mm anuales, y se concentra el 90% de las precipitaciones entre los meses de noviembre y marzo. La estación seca coincide con inviernos fríos y secos con probabilidad de heladas (Bianchi *et al.* 1992, Hunzinger 1997, Brown *et al.* 2002). Esta estacionalidad claramente marcada por una estación seca y otra húmeda se evidencia en la fenología del bosque, con una producción de frutos que alcanza un pico (variedad de especies en fruto y cantidad de frutos), entre octubre y enero, en concordancia con el período de lluvias (Brown *et al.* 2002, Ruggera 2013) y con el ciclo de vida de las aves que habitan en estos bosques, cuyo período reproductivo abarca desde octubre hasta diciembre (Dinelli 1918, Rouges 2003, Auer *et al.* 2007, obs. pers.). La máxima concentración de individuos en plumaje juvenil se extendió hasta febrero (obs.pers.).

Para el trabajo de campo se obtuvieron permisos para ingresar y trabajar en dos estancias en la provincia de Salta, Argentina: Estancia Mollar, ubicada en Rosario de la

Frontera (Fig. 1 y Fig. 2; 25°46'01.80"S 65°02'15.58"O) y Estancia Miraflores, perteneciente a la localidad de El Galpón (Fig. 1 y Fig. 2; 25°16'12.18"S 64°44'12.80"O).

### **Entrenamiento previo**

Durante 2013 y hasta mediados de 2014 (18 meses) se realizaron prospecciones sucesivas a las estancias donde se recorrieron los diferentes ambientes. Se identificaron las especies de plantas presentes y se seleccionaron aquellas áreas de mayor similitud florística y ambiental. Se realizó un entrenamiento para reconocer las especies de aves del área, mediante vocalizaciones de contacto (llamados) y cantos propiamente dichos. Asimismo, se identificaron las características del plumaje para lograr una alta detectabilidad e individualización de las aves, independientemente de la actividad que realicen. Se determinaron aquellas especies que formaban bandadas mixtas y las que no se agrupaban. Durante este período de entrenamiento se reconocieron y categorizaron los comportamientos de forrajeo pertinentes a las especies de estudio y se entrenó para medirlos de manera rápida y precisa.

En este período también se identificaron las especies productoras de frutos ornitócoros y se realizó un entrenamiento para contabilizarlos de manera precisa.

### **Transectas**

Se seleccionaron 20 transectas en total entre las dos estancias de 100 m de largo cada una: 10 representando a fragmentos de bosques rodeados de una matriz agrícola (Fig. 3) y 10, en bosques continuos (Fig. 4AB). De las 10 transectas que representaron a cada configuración de bosque se distribuyeron 6 transectas de bosques continuos y 6 transectas de fragmentos de bosques en la Ea. Miraflores y 4 transectas de bosques continuos y 4 transectas de fragmentos de bosques en la Ea. El Mollar. Considerando que la comunidad de especies de aves presentes en un bosque se relaciona con las variables de estructura de la vegetación y de topografía (Ribon 1998 Mata Atlántica), se controlaron tales variables seleccionando fragmentos que tuvieran bosque primario similar al bosque continuo, y que a su vez fueran de equivalente tamaño entre ellos (Fig. 7AB; Fig 8; Estancia Mollar: Izquierdo 0.8 ha, Derecho 0.9 ha, Chico 1.1 ha y Quebracho blanco 6.6 ha; Estancia Miraflores: Thlypopsis 0.9 ha, Solo 1.4 ha, Degozarú 1.8 ha,

Pecarí 2.2 ha, Adelante 2.3 ha y Atrás 2.9 ha). Para controlar la correlación espacial de las transectas en los bosques continuos, dentro de cada estancia (ya que entre las estancias no hay correlación espacial, están al menos separadas por 100 km entre sí), se ubicaron separadas entre sí por al menos 150 m (Krebs 1989, Sutherland 2006). Los bosques continuos seleccionados están ubicados al pie de la sierra La Lumbrera, en El galpón (Estancia Miraflores), y al pie de la sierra de Metán (Estancia Mollar), y abarcan extensiones de más de 50.000 ha. Al encontrarse al pie de sierras, los sitios continuos tenían conexión con picos de mayor altura, siendo que la sierra de La lumbrera alcanza los 1500 msnm y la de Metán, los 2000 msnm. Esta conexión a sitios de mayor altura genera cambios en la presencia-ausencia y abundancia de algunas especies participantes de bandadas mixtas. Estos cambios se analizan y describen con profundidad en el Capítulo II.

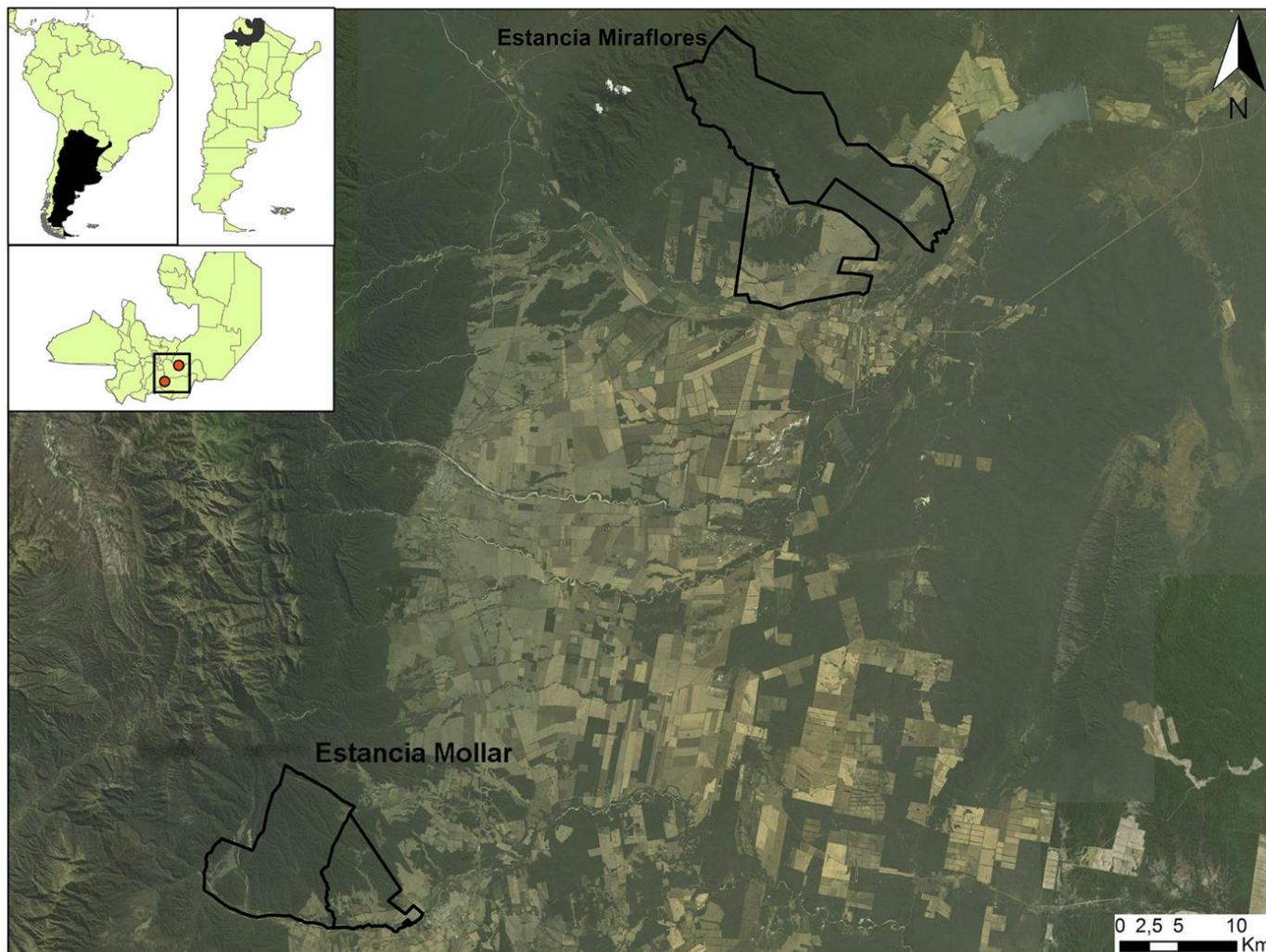
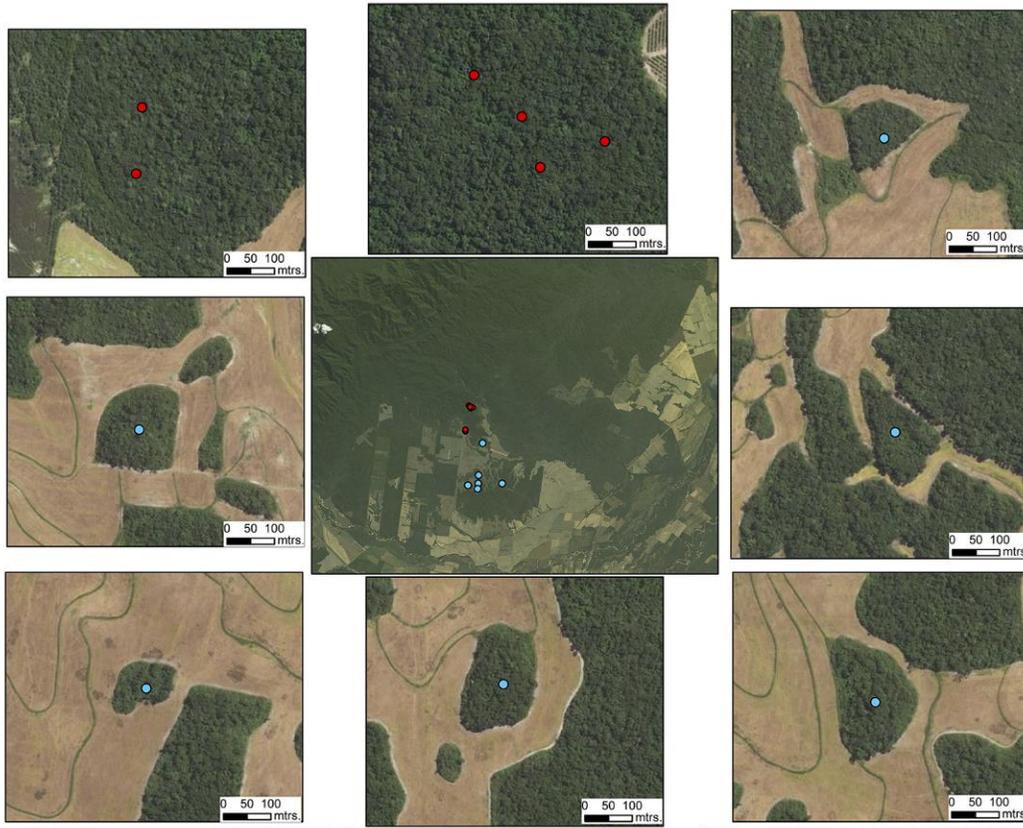


Fig. 1. Se observa en el margen superior izquierdo la posición geográfica en la Argentina del área de estudio mientras que a la derecha, la imagen satelital del área de estudio con los límites de cada estancia. En el Norte Ea. Miraflores y en el sur Ea. Mollar.

## A. Ea. Miraflores



## B. Ea. Mollar

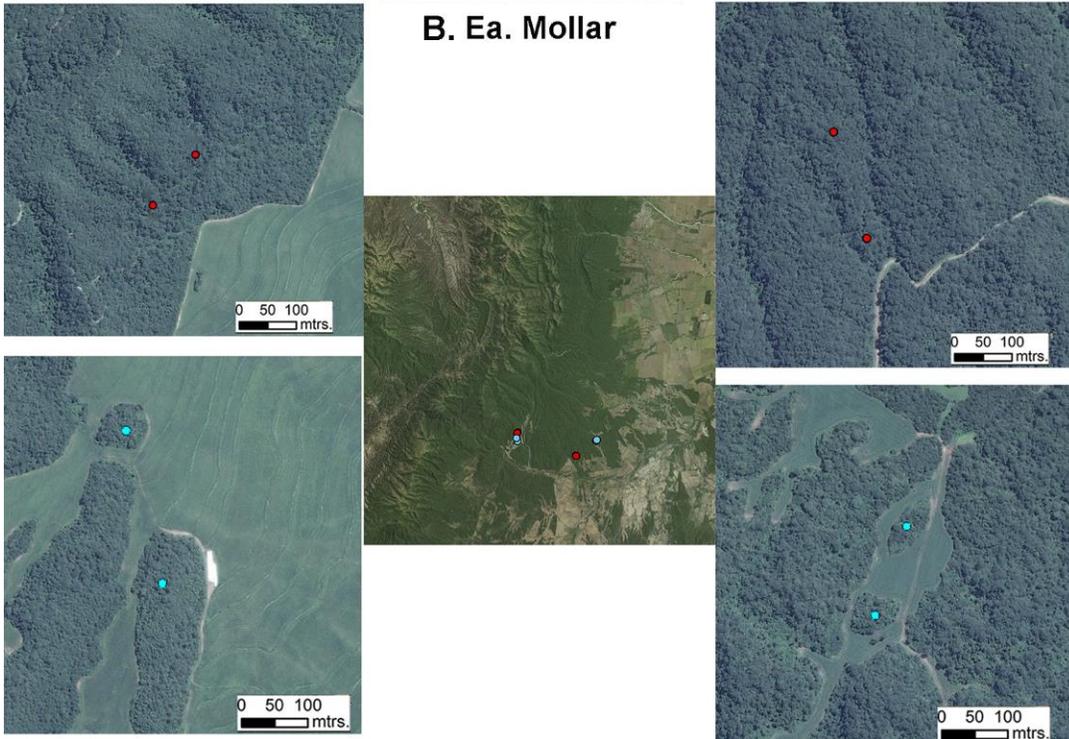


Fig. 2. A. Estancia Miraflores. B. Estancia Mollar. En cada estancia se indica en el centro el área de estudio, y a los laterales la imagen ampliada con los puntos centrales de cada transecta. En color rojo se representan los bosques continuos y en color azul los fragmentos de bosque.



Fig. 3. Vista del fragmento denominado “chico” en Estancia Mollar desde uno de los sitios continuos.



Fig. 4A. Vista del Bosque continuo a fines del invierno. Estancia Miraflores, El Galpón.



Fig. 4B. Vista del bosque continuo desde el filo de la sierra por el camino hacia Vaquerías. Estancia Mollar, Rosario de la Frontera.

## TRABAJO DE CAMPO

### Campañas

Se denomina campaña a cada una de las visitas a una de las estancias. Desde junio de 2014 hasta febrero de 2017 se realizaron dos campañas por estación por año. Las estaciones fueron separadas en función del régimen de precipitaciones según Bianchi *et al.* (1992) y Rougès (2003), resultando de la siguiente manera:

- Estación húmeda tardía (enero-marzo; verano)
- Estación seca temprana (abril-junio; otoño)
- Estación seca tardía (julio-septiembre; invierno)
- Estación húmeda temprana (octubre-diciembre; primavera)

Las visitas a las estancias no pudieron seguir una alternancia equitativa debido a que las fuertes lluvias en ocasiones impidieron el ingreso. No obstante el régimen de campañas cumplió con un número equitativo para cada estación (Tablas 1, 2 y 3).

En cada campaña se realizaron cinco actividades:

**(1) Muestreo de bandadas mixtas:** Se recorrieron las transectas lentamente buscando bandadas mixtas durante una hora por la mañana y una hora por la tarde, para compensar posibles diferencias en la detectabilidad de las aves consecuencia de los variados picos de actividad a lo largo del día. De modo tal que se evitó sub-muestrear especies y número de individuos que por sus características comportamentales tuvieran baja detectabilidad en diferentes momentos del día. Se consideraron como bandadas mixtas a los grupos inter-específicos de aves de al menos tres o más individuos, de dos o más especies conectadas por acciones sociales (vocalizaciones de contacto, interacciones no agresivas entre los individuos) y que se desplazaban juntas por al menos cinco minutos en la misma dirección en busca de alimento (Morse 1970, Powell 1985, Terborgh *et al.* 1990, Stotz 1993). Cada vez que se detectó una bandada mixta se la seguía el mayor tiempo posible, se anotó el número de especies participantes y la cantidad de individuos por especie. Se consideró que una especie o individuo de ave estaba participando de una bandada mixta cuando seguía o era seguido

por otros individuos (y especies) por al menos cinco minutos. Se registraron tres variables climáticas que se consideraron como potencialmente influyentes en la formación de bandadas mixtas y para caracterizar las modificaciones en el ambiente generadas por la fragmentación: temperatura (°C), humedad relativa (%) y velocidad del viento (metros/segundos) (Buskirk 1972, 1976, Powell 1985, Berner y Grubb 1985, Klein 1988, Hutto 1994). Cada variable climática fue medida tres veces por transecta, al inicio, luego de media hora y al finalizarla.

**(2) Muestreo de comportamiento de las aves:** Durante el recorrido de la transecta, además de buscar bandadas mixtas, se observó el comportamiento de forrajeo en cada individuo de ave independientemente de si se encontraba o no participando de una bandada mixta. Se registraron todos los comportamientos con un dispositivo de audio Panasonic WS-400S, hasta que el individuo era perdido de vista, y se procedía a localizar a otro individuo. El forrajeo se registró de acuerdo a lo expuesto por Remsen y Robinson (1990), quienes mencionan el comportamiento de búsqueda (saltos cortos, vuelos cortos, escalada, sondeo), y el comportamiento de ataque (vuelos elásticos, vuelos directos, vuelos estáticos, recoger). Para cada observación de forrajeo, se tomaron datos de las cualidades del espacio en el que se encontraba el individuo de ave en el primer momento de su detección: altura desde el suelo, altura faltante al dosel, densidad de cobertura en una esfera de 1 metro de radio y sustrato (rama, tronco, follaje).

**(3) Muestreo de artrópodos:** Para determinar la abundancia de alimento en el ambiente se realizaron tres puntos de “beating” por transecta separados por 30 m entre sí; lo que cayó fue recogido con una tela de 1 metro cuadrado (Fig 5A). Para complementar esta técnica y registrar a toda la comunidad de artrópodos, se colocaron además cuatro trampas de caída por transecta de 20 cm de diámetro, separadas por 10 m entre sí (Fig 5B). Cada trampa de caída representó una longitud de onda diferente para atraer a los diferentes insectos voladores que pudieran escapar de la técnica beating y para registrar artrópodos que habitan el sotobosque. Para colocar estas trampas de caída se realizaron pozos, los cuales

fueron usados sucesivamente a lo largo de todo el muestreo; luego de colocar la trampa, la hojarasca era acomodada cuidadosamente para darle continuidad al sustrato (Foto 5B, Rouges 2003). El muestreo de abundancia de artrópodos se realizaba una única vez en cada campaña y por transecta, entre junio de 2014 y marzo de 2016 (Ver tabla 3). Ver más detalles en el capítulo IV.

**(4) Muestreo de frutos y vegetación:** Las especies que conforman las bandadas mixtas son principalmente insectívoras, pero en el año 2013 se registraron especies frugívoras-insectívoras que participaban en ellas. Por esto, fue necesario registrar la fenología y abundancia de frutos a fin de lograr una mejor estimación de la abundancia del alimento para las aves que forman bandadas mixtas. La Selva pedemontana casi no presenta frutos ornitócoros de dosel salvo especies epífitas que alcanzan el dosel por su modo de vida (Blendinger *et al* 2012, obs. pers. Ruggera comm. pers.), pero si exhibe una gran producción de frutos ornitócoros de sotobosque (Fig 6AB). Por tal motivo, se consideraron dos tamaños de parcelas para evaluar de manera precisa cada estrato: 100 x 4 m, para frutos de sotobosque y 100 x 20 m, para frutos de dosel (Ruggera 2013). Se utilizó cada transecta de 100 m como centro y se delimitaron los tamaños de parcelas para el conteo de frutos, a 2 m a cada lado de la transecta, se contabilizaron frutos de sotobosque y a 10 m a cada lado se registraron frutos de estrato medio y dosel. Se consideró fruto a cualquier tipo de diáspora carnosa, tal como bayas, drupas, semillas ariladas y sincarpos (Ruggera 2013). El conteo de frutos se realizaba una vez por transecta, por campaña, siguiendo la metodología propuesta por Ruggera (2013). Se contabilizaron las unidades de frutos en intervalos logarítmicos cuando la cantidad fue excesiva; por ejemplo, se registró la cantidad exacta de frutos maduros cuando hubo de 1 a 10; si la estimación era entre 10 y 100 frutos maduros, estos se registraron en decenas (e.g. 30); y si la estimación era entre 100 y 1000 frutos, se contaron en centenas (e.g. 600). Posteriormente se calculó la abundancia de frutos disponibles por parcela (400 m<sup>2</sup> para los frutos de sotobosque y 2000 m<sup>2</sup> para los frutos de dosel). La nomenclatura científica que se

empleó como referencia para definir las especies vegetales fue la propuesta por el Instituto de Botánica Darwinion (<http://www2.darwin.edu.ar>).

**(5) Muestreo y relevamiento de aves:** Se registraron todas las especies de aves detectadas y su abundancia en cada transecta. Esto se realizó, por un lado, para definir a las especies participantes de bandadas y calcular la tendencia de asociarse a una bandada mixta de cada especie. Además, a lo largo de todos los años de muestreo, se desarrolló una lista de todas las especies de aves observadas con la abundancia relativa de cada especie para cada estancia. Esta lista fue confeccionada dentro de las transectas, tanto en las horas de observación de las bandadas, como en los desplazamientos entre transectas y, observaciones ocasionales. El objetivo de esta lista fue conocer en profundidad las especies de aves registradas en el área de estudio y sus posibles movimientos estacionales. Esto se expone en el capítulo II. La nomenclatura científica de las aves sigue la clasificación de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU, <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>).



Fig 5. Técnicas utilizadas para muestrear la comunidad de artrópodos. A. Técnica beating, mostrando un hemíptero y un ortóptero que fueron capturados. B. Trampa de caída color violeta. Fuente: Fotografía propia

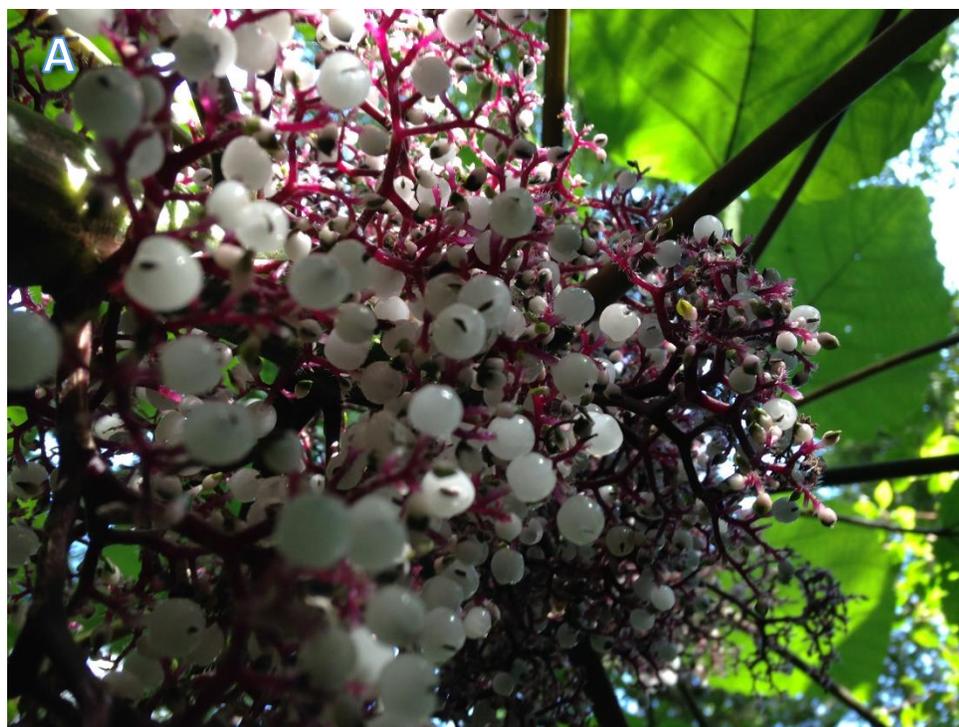


Fig 6. Especies de plantas con frutos ornitócoros en el área de estudio. A. *Ureca baccifera* fructificando en la estación húmeda tardía. B. *Eugenia uniflora* fructificando durante la estación húmeda temprana. Fuente: Fotografía propia

Tabla 1. Campañas realizadas por estación a cada Estancia entre junio 2014 y febrero de 2017.

	<b>Estación Húmeda tardía (Enero-Marzo)</b>	<b>Estación Seca temprana (Abril-Junio)</b>	<b>Estación Seca tardía (Julio- Septiembre)</b>	<b>Estación Húmeda temprana (Octubre-Diciembre)</b>
<b>Estancia Miraflores (El Galpón)</b>	21-26 Marzo 2016	28/6-5/7 Junio 2014	21-27 Agosto 2014	1-7 Noviembre 2015
	22-29 Febrero 2017	2-8 Mayo 2015	25/8-1/9 Agosto 2015	3-9 Diciembre 2015
		4-10 Mayo 2016	22-28 Agosto 2016	18-23 Diciembre 2016
<b>Estancia Mollar (Rosario de la Frontera)</b>	21-27 Enero 2015		22-27 Septiembre 2014	27-31 Octubre 2015
	26-30 Marzo 2016		7-11 Julio 2015	7-9 Noviembre 2016
			25-30 Julio 2016	

Tabla 2. Cantidad de transectas totales relevadas por cada estación.

<b>Estaciones</b>		<b>ESTACIÓN SECA</b>		<b>ESTACIÓN HÚMEDA</b>	
		Temprana	Tardía	Temprana	Tardía
Número de transectas	Bosque continuo	44	52	52	40
	Fragmentos de bosque	44	52	52	38

Tabla 3. Actividades realizadas en cada campaña.

Fecha	Relevamiento De aves	Bandadas mixtas	Comportamiento De forrajeo	Muestreo de artrópodos	Muestreo de frutos
<b>28/6-5/7 Junio 2014</b>	X	X	X	X	X
<b>21-27 Agosto 2014</b>	X	X	X	X	X
<b>22-27 Septiembre 2014</b>	X	X	X	X	X
<b>3-9 Diciembre 2014</b>	X	X	X	X	X
<b>21-27 Enero 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>2-8 Mayo 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>7-11 Julio 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>25/8-1/9 Agosto 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>27-31 Octubre 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>1-7 Noviembre 2015</b>	X	X	X	X	X
<b>21-26 Marzo 2016</b>	X	X	X	X	X
<b>26-30 Marzo 2016</b>	X	X	X	X	X
<b>4-10 Mayo 2016</b>	X	X	X		X
<b>25-30 Julio 2016</b>	X	X	X		X
<b>22-28 Agosto 2016</b>	X	X	X		X
<b>7-9 Noviembre 2016</b>	X	X	X		X
<b>18-23 Diciembre 2016</b>	X	X	X		X
<b>22-29 Febrero 2017</b>	X	X	X		X

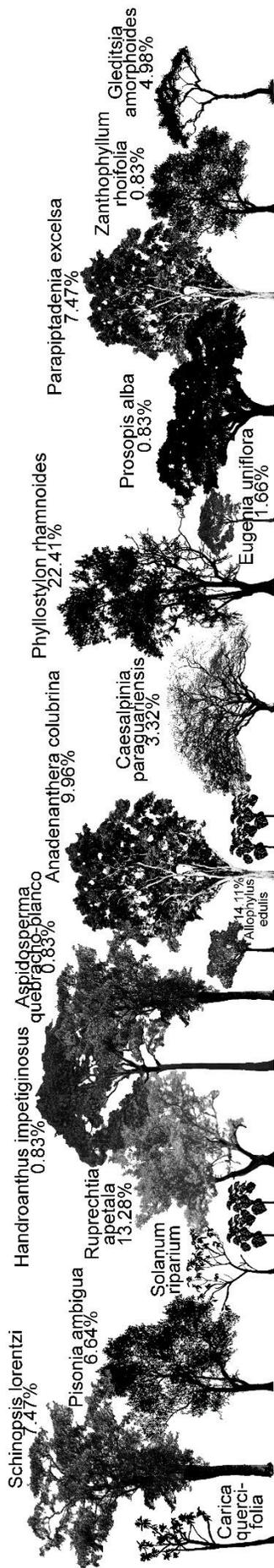
## Caracterización y selección de los fragmentos de bosques

Los fragmentos fueron seleccionados sobre la base de características similares en su topografía y composición vegetal en comparación con los sitios continuos (Fig. 7AB). Para asegurar que los fragmentos fueran similares entre sí y con los bosques continuos, se realizaron relevamientos florísticos en el área de estudio durante el año 2013, previos a la selección de los fragmentos donde posteriormente se realizaron las transectas. En tales relevamientos florísticos de vegetación se estimó mediante caminatas y por observación directa, la densidad, distribución y abundancia de árboles. Además, a través de la delimitación de puntos de muestreo cada 30 metros, siguiendo la metodología de conteos por cuadrantes propuesta por Krebs (1989), se identificaron los cuatro árboles más cercanos con una DAP > 10 cm. En estos árboles se monitoreó la abundancia de cada fenofase desde 2013 a 2016: hojas jóvenes en expansión, hojas maduras, pimpollos de flores, frutos maduros e inmaduros en cada árbol. Esta estimación se realizó midiendo una fracción del follaje representado y siguiendo una escala logarítmica ranqueada de 0-3 (Fig 7AB; Placci 1995, Agostini *et al.* 2009).

La matriz en la cual se insertan los fragmentos influye en la diversidad de aves que se encuentran allí (Ribon 1998). Para caracterizar la matriz que rodea a los fragmentos se realizó un análisis del área buffer a 50 m, 100 m y 300 m alrededor de los mismos. El objetivo fue evaluar la proporción de cobertura boscosa y tierra cultivada (Fig 8). En el área buffer de 50 m todos los fragmentos tuvieron más del 90% de cobertura boscosa, dado que casi toda la superficie estuvo cubierta por el fragmento de bosque en sí mismo. En el área buffer de 100 m, los fragmentos tuvieron una cobertura superior al 60%, mientras que en el área buffer de 300 m, las superficies de cobertura boscosas resultaron más disímiles entre sí. Sucede que el ambiente tiene relieve heterogéneo, los desmontes se realizan en las áreas de menor pendiente y los productores dejan los fragmentos de bosques en áreas con mayor pendiente, donde no es factible que el cultivo prospere. De tal manera, en el área de estudio de ambas estancias, los fragmentos siempre presentaron bosques a su alrededor y, dependiendo del relieve en las proximidades de los fragmentos de bosques, éstos presentaron mayor o menor grado de aislamiento.

Para calcular el grado de aislamiento de los fragmentos, se utilizaron imágenes satelitales de alta resolución obtenidas por Landsat 8. Se utilizó el software ArcGis 10.0 (Geoprocessing Module and Proximity Tools). Cada fragmento fue transformado a un polígono, sobre el cual se trazaron dos ejes perpendiculares partiendo desde el centro del fragmento, en el sentido de los puntos cardinales, norte-sur y este-oeste; de modo tal que cada polígono quedó dividido en cuatro cuadrantes. Se midió la mínima distancia entre el borde de cada cuadrante y el bosque continuo más cercano dentro de la proyección de los límites de cada cuadrante. Luego se promediaron las cuatro distancias obtenidas para obtener un único valor de aislamiento por fragmento (Fig. 9). Los fragmentos presentaron variable grado de aislamiento respecto al bosque continuo más cercano; desde 23 m a 223 m de distancia separaron a los fragmentos del bosque continuo. El promedio de grado de aislamiento de todos los fragmentos fue de  $\bar{X} = 91.3$  m  $\pm$  67.2 m. Así, los fragmentos resultan comparables entre sí pudiendo ser utilizados para caracterizar la avifauna y las bandadas mixtas en este tipo de configuración de bosque.

**A**



**B**

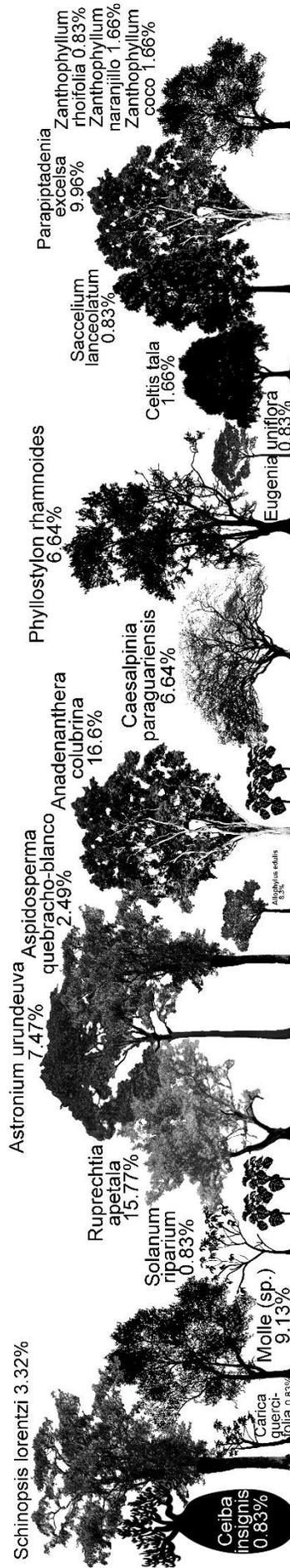
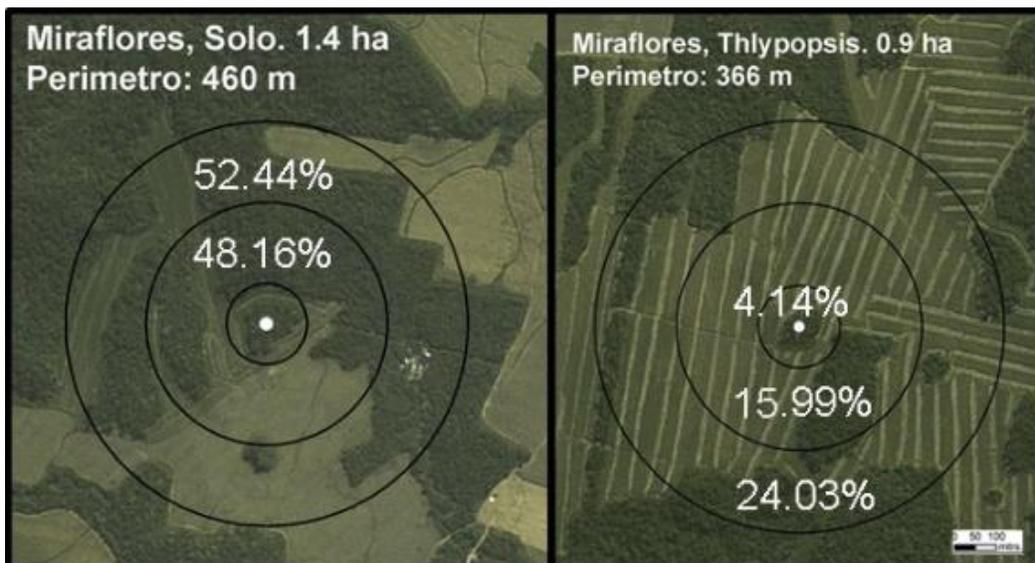
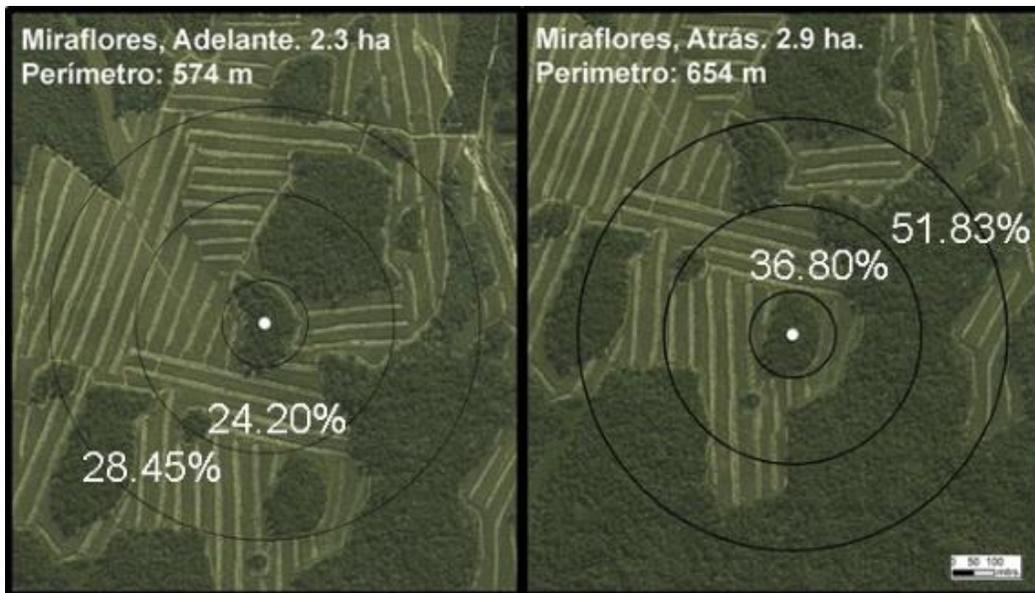
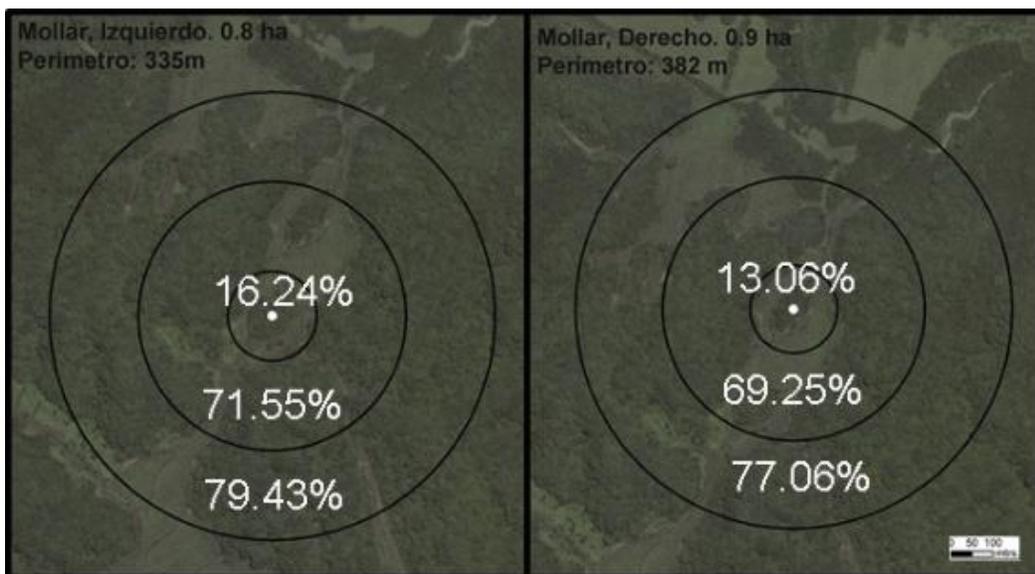
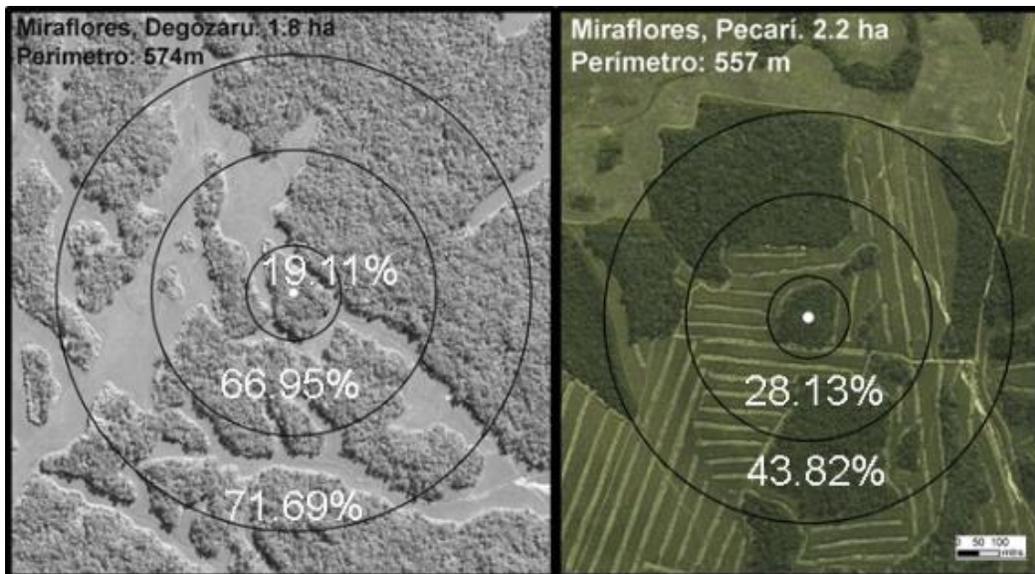


Fig 7. Perfil de vegetación arbórea en el área de estudio. A. Bosques continuos B. Fragmentos de bosques. Se observa que el porcentaje de representatividad de las diferentes especies arbóreas no varía considerablemente entre los diferentes tipos de configuración de bosque.





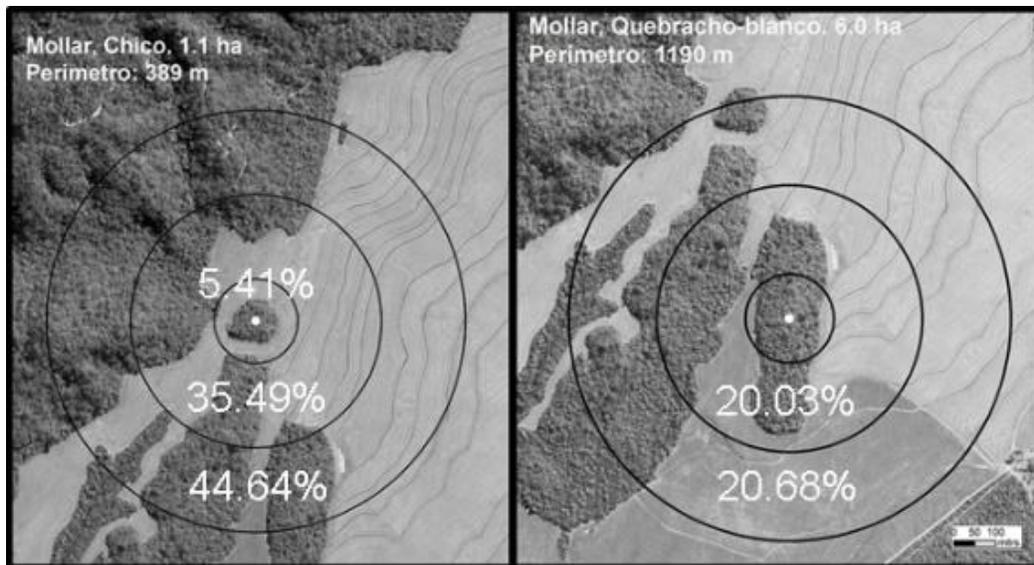
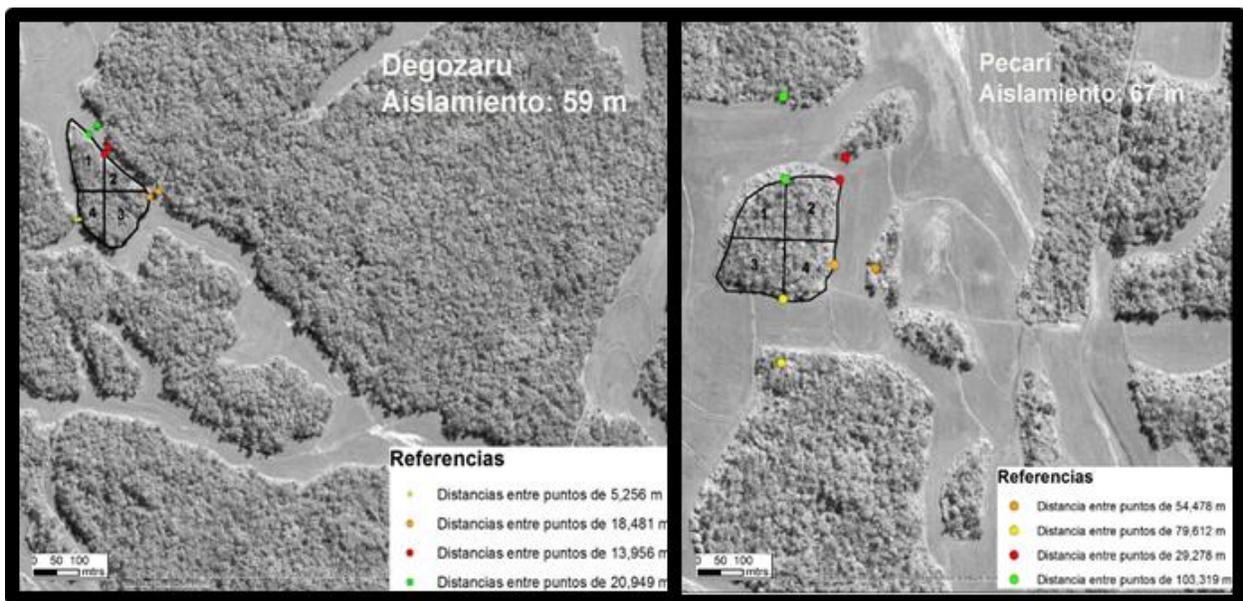


Fig 8. Se expone la representación del área buffer para los 10 fragmentos de bosques estudiados en Estancia Miraflores, El Galpón y Estancia Mollar, Rosario de la Frontera. Estas imágenes fueron procesadas con GIS. El punto central de cada fragmento se representa en color blanco y los diferentes anillos delimitan las áreas de análisis a 50 m., 100 m. y 300 m. En el interior de cada círculo se indica el porcentaje de cobertura boscosa.



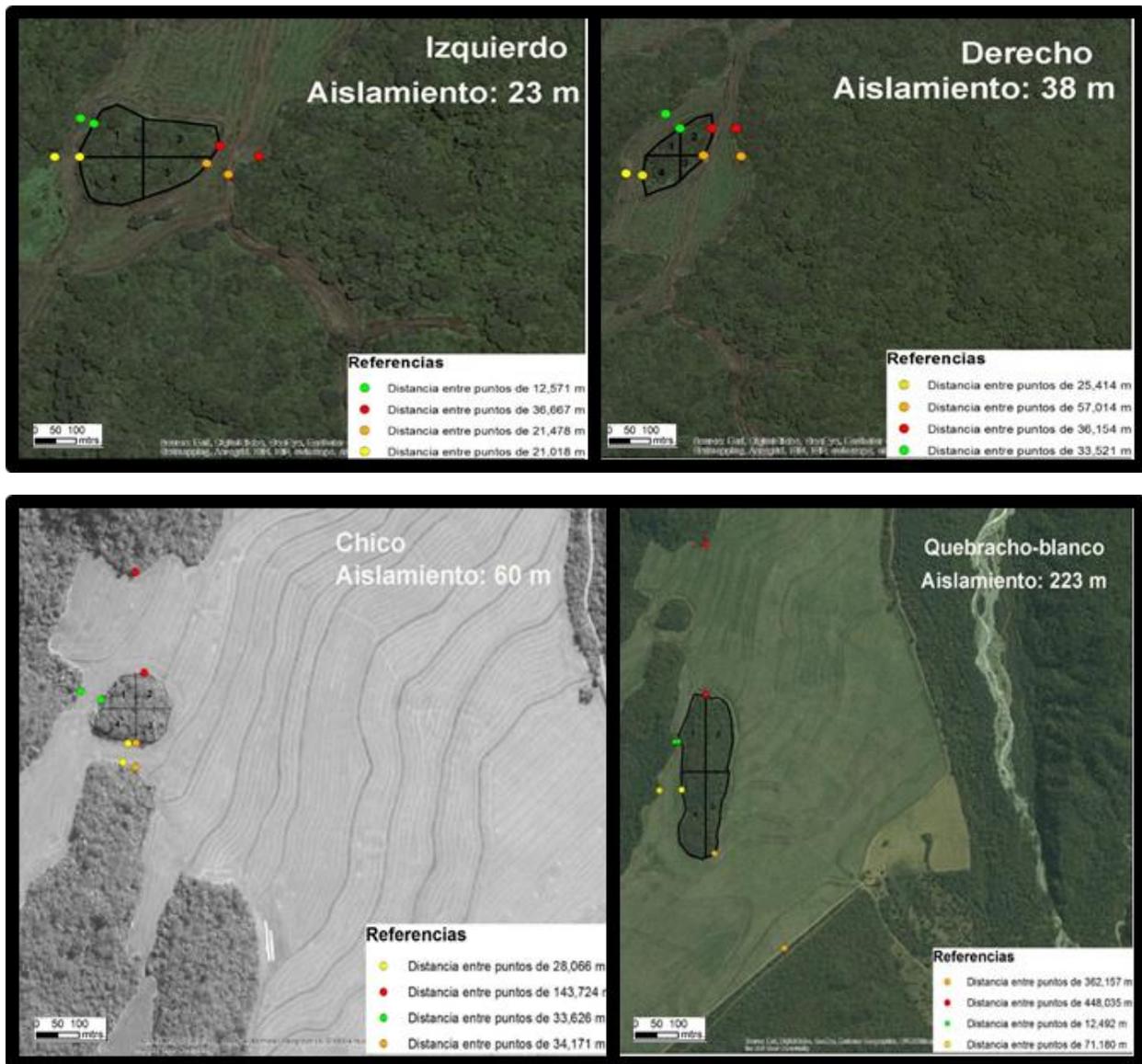


Fig. 9. Se presenta gráficamente el cálculo de la distancia promedio de aislamiento para los 10 fragmentos de bosques estudiados en Estancia Miraflores, El Galpón y Estancia Mollar, Rosario de la Frontera. Se trata de imágenes procesadas con GIS. Los puntos de colores representan la referencia de la distancia hacia el bosque continuo más cercano. Abajo, a la derecha, se observa la referencia y la distancia medida entre cada par de puntos.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGOSTINI I, HOLZMANN I, DI BITETTI M. S. 2009. Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *Int. Journal of primatology* 31:363-381.
- AUER S. K., BASSAR R. D., FONTAINE J. J., Y T. E. MARTIN. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *The Condor* 109: 321-333.
- BERNER T. O. Y GRUBB, T. C. 1985. An Experimental Analysis of Mixed-Species Flocking in Birds of Deciduous Woodland. *Ecology* 66:1229-1236.
- BIANCHI A. R., YÁÑEZ C. E., ACUÑA L. R., ELENA H. J., Y F.G. TOLABA MARTINEZ. 1992. Base de datos mensuales de precipitaciones en el noroeste Argentino – Período 1934-1990.  
[http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip\\_NOA/base\\_precipitaciones\\_noa.asp](http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip_NOA/base_precipitaciones_noa.asp)
- BLENDINGER P. G., RUGGERA R. A., NÚÑEZ MONTELLANO M. G., MACCHI L., ZELAYA P. V., ÁLVAREZ M. E., MARTÍN E., ACOSTA O. O., SANCHEZ R., Y J. HAEDO. 2012. Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology* 81: 1298-1310.
- BROWN A. D., GRAU A., LOMÁSCOLO T., Y N.I. GASPARRI. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15: 147-159.
- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- BUSKIRK W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293-310.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. In: KUGLER, W. F. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, II*, ACME, Buenos Aires, pp. 1-85.
- DINELLI L. M. 1918. Notas biológicas sobre las aves del noroeste de la República Argentina (Parte 1a.). *El Hornero* 1: 140-147.
- HUNZINGER H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain research and development* 17: 299-308.
- HUTTO R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96: 105-118.

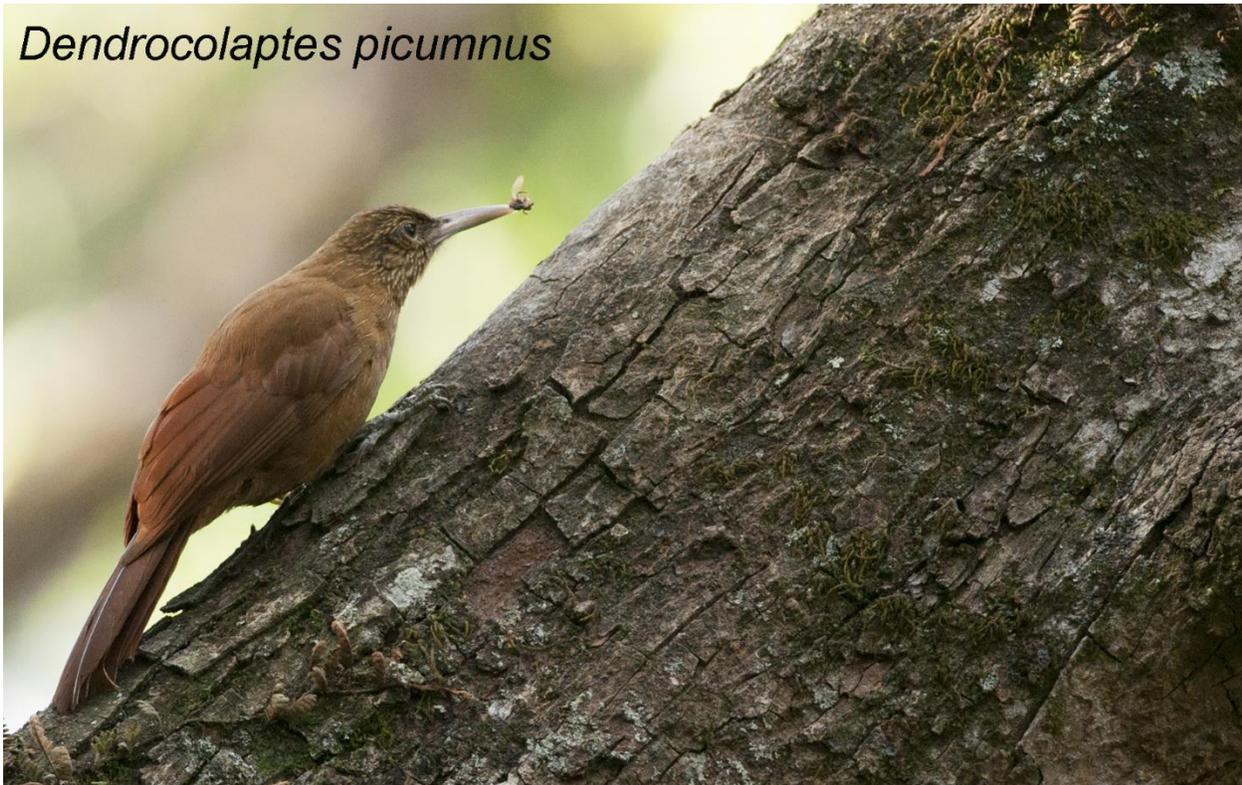
- KLEIN B. C. 1988. Weather-dependent Mixed-species flocking during the winter. *The Auk* 105: 583-584.
- KREBS C. J. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper and Row.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- PLACCI L. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del Este de Formosa, Argentina. PhD Dissertation. La Plata: Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- POWELL G. V. N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- REMSEN J. V. Y ROBINSON S. K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian biology* No 13:144-160.
- RIBON R., 1998. Factores que influenciam a distribuição da avifauna em fragmentos de Mata Atlântica nas montanhas de Minas Gerais. Master Dissertation, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- ROUGÈS M. 2003. Bird community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forest. PhD Dissertation. University of Missouri, St. Louis.
- RUGGERA R. A. 2013. Equivalencia ecológica en mutualismos de dispersión-frugivoría y su relación con la estructura y función de las comunidades en las yungas australes. PhD Dissertation. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- STOTZ D. F. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 38: 61–75.
- SUTHERLAND W. J. 2006. *Ecological Census Techniques* second edition. A handbook. Cambridge university press.
- TERBORGH J., ROBINSON S. K., PARKER III T. A., MUNN C. A., Y N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.

# CAPÍTULO II

## DESCRIPCIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS Y ESTACIONALIDAD DE LA AVIFAUNA EN EL ÁREA DE ESTUDIO

G. Mangini

*Dendrocolaptes picumnus*



*“To a person uninstructed in natural history, his country or sea-side stroll is a walk through a gallery filled with wonderful works of art, nine-tenths of which have their faces turned to the wall”*

*Thomas Henry Huxley (1984)*

## INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas son probablemente la más compleja organización social dentro de las aves en virtud de su composición inter-específica y el gran número de individuos participantes (Buskirk 1972). Son variables en ocurrencia, composición y organización entre diferentes áreas geográficas (Moynihan 1962, Munn 1984, Sridhar y Shanker 2014, Fanjul 2016). Las bandadas mixtas pueden considerarse como centros de información, donde los integrantes encuentran más fácilmente el alimento que cuando se encuentran solas (Cody 1971). Al desplazarse juntas lograrían evitar áreas recientemente “vaciadas” por otras aves y encontrarían con mayor rapidez el alimento que se distribuye de manera agregada en el ambiente (Cody 1971, Krebs *et al.* 1971). Estudios donde se anillaron individuos integrantes de bandadas mixtas, revelan una compleja estructura social, con algunas especies que defienden territorios comunes frente a conoespecíficos y otras que se incorporan durante su migración (Buskirk 1972, Munn y Terborgh 1979). Las bandadas mixtas permanentes de los bosques tropicales de Sudamérica, consisten en su mayoría en especies residentes que mantienen un territorio estable y participan de las mismas bandadas mixtas a lo largo de todo el año (aunque el tiempo que permanecen en la bandada varía dependiendo del estado reproductivo de las especies; Munn y Terborgh 1979, Jullien y Thiollay 1998). En contraste, las bandadas mixtas de bosques subtropicales y templados, con una marcada diferencia climática entre las estaciones, se conforman por especies residentes y especies migratorias que llegan al área en diferentes momentos del año (Morse 1970, Bell 1980, Dolby y Grubb 1998). En estos bosques, la composición de las bandadas mixtas varía según la estación y no mantienen un territorio estable a lo largo de todo el año (Morse 1970, 1977).

En particular, la selva pedemontana o selva transicional es fuertemente estacional con una estación húmeda y seca muy marcada (Brown *et al.* 2002). Asimismo, es una amplia zona de conexión con la región chaqueña y con selvas de mayor altitud que alcanzan los 3000 msnm en algunos casos (Brown *et al.* 2002). Siendo la selva pedemontana una zona de ecotono entre regiones biogeográficas que, conecta diferentes altitudes y, por su posición geográfica, muchas especies pasan por la selva pedemontana para luego continuar su migración al norte o al sur o eligen este tipo de bosque para pasar el invierno o verano (Malizia *et al.* 2005). Sin embargo, se

desconocen con exactitud la estacionalidad de todas las especies de aves migratorias que recibe la selva pedemontana en Argentina (ver Vides-Almonacid 1992, Capllonch 1997, Malizia *et al.* 2005, Capllonch 2007, Capllonch 2011).

Las variaciones estacionales en la composición de las bandadas mixtas en selvas pedemontanas han sido poco estudiadas (ver Vides-almonacid 1992, Capllonch 1997) y tales variaciones pueden atribuirse a las fluctuaciones de la comunidad de aves que, en última instancia representan el pool de especies disponibles para formar e integrar bandadas mixtas en un momento dado. El constante flujo de especies migratorias en la selva pedemontana es el responsable de estas variaciones, ya sea por especies migrantes latitudinales, longitudinales y migrantes altitudinales (Vides-Almonacid 1992, Capllonch 2007, Capllonch *et al.* 2011).

Las aves migratorias enfrentan numerosos desafíos cuando migran desde la zona de cría hacia la zona de invernada y viceversa. Sumado a los costos durante la migración, cuando llegan a la zona de invernada o de cría, las aves migratorias deben ajustarse a un hábitat poco familiar, o que sufrió cambios desde la última visita, competir con otros migrantes y con las aves residentes y, evitar depredadores potenciales (Moore *et al.* 1995). Así, la selección de hábitat de buena calidad se vuelve crucial para que los migrantes puedan incrementar su probabilidad de supervivencia. Un posible mecanismo que las aves utilizarían para evaluar rápidamente la calidad del hábitat en su área de migración es unirse a las bandadas mixtas (Moore y Aborn 2000, Rodewald y Brittingham 2002). De esta forma, las aves migrantes, son capaces de aprovechar el conocimiento de las aves residentes sobre el tipo y calidad de recurso disponible, depredadores potenciales y evaluar la calidad del ambiente (Ward y Zahavi 1973).

Las especies residentes de un área dada, también enfrentan desafíos en relación a las restricciones climáticas y ecológicas que cambian dentro del ciclo anual. El período otoño-invernal es más duro, presentando de manera general condiciones climáticas rigurosas y escasez de alimento (Chesser y Levey 1998, Develey y Peres 2000). Mientras que, el período primavera-estival es más benigno con temperaturas cálidas constituyendo el período que se solapa con la actividad reproductiva de la mayoría de las aves en la selva pedemontana (Auer *et al.* 2007). Así, dos estrategias podrían ser definidas para las aves que integran bandadas mixtas en la selva pedemontana en

función de su status residente o migrante. Por un lado, las especies residentes que integrarían bandadas mixtas en el período más frío y de escasez de alimento. Por otro, las especies migrantes que se integrarían a las bandadas mixtas al arribar a un ambiente que les resulta poco familiar o que pudo haber sufrido cambios desde la última visita, luego de un gran desgaste energético producto de la migración (Moore *et al.* 1995, Chesser y Levey 1998). Se pueden destacar dos clases de migrantes, los migrantes que arriban en el verano y que generalmente se ven involucrados en actividades de reproducción y los migrantes que arriban en el invierno, buscando condiciones mejores que su área de origen (Chesser y Levey 1998). Así, evaluar la estacionalidad de las especies en la selva pedemontana, su abundancia, riqueza y comportamiento dentro de las bandadas mixtas provee información acerca de la ecología de estas aves. Más aún, permite entender en profundidad como las aves con diferentes estrategias de vida, migrantes o residentes, se unen a las bandadas mixtas pudiendo aprovechar los beneficios de forrajear en grupo.

Para entender porque algunas especies forrajean en bandadas mixtas y la influencia de la estacionalidad de la avifauna en la composición de especies de las mismas, es que se propone en este capítulo describir la estacionalidad de las aves que participan en bandadas mixtas en la selva pedemontana de Argentina para comparar en qué proporción las especies residentes, migrantes invernales y migrantes estivales integran bandadas mixtas. Específicamente los objetivos de este capítulo son (1) Describir y caracterizar las especies que forman bandadas mixtas en el área de estudio; (2) Describir y caracterizar las bandadas mixtas en el área de estudio; (3) Describir la estacionalidad de la avifauna en el área de estudio y su impacto en la formación de las bandadas mixtas; (4) Describir y comparar diferentes estrategias de vida de las especies de aves en la selva pedemontana, los residentes que se quedan durante el invierno y se unen a las bandadas mixtas, los migrantes que llegan en la estación seca y se van en la estación húmeda y los migrantes que llegan en la estación húmeda y se van en la estación seca.

## MÉTODOS

Desde el 2013 hasta el 2017 se registraron todas las especies de aves detectadas y su abundancia. Para ello, a lo largo de todos los años en que se visitaron las estancias y luego de finalizar cada día de trabajo, se confeccionaba una lista de abundancia de todas las especies de aves detectadas durante ese día. Esta lista fue confeccionada con las especies detectadas y su abundancia dentro de las transectas (durante la hora de observación de bandadas mixtas); durante los desplazamientos entre transectas (vehículo o caminata) y observaciones ocasionales. Además, la lista incluyó las especies registradas en recorridas por diferentes áreas de las estancias desde una hora y media antes del amanecer hasta tres horas posterior al atardecer. Las detecciones de las diferentes especies de aves se realizaron mediante escucha y observación, siguiendo un protocolo sin límite de tiempo o distancia. La nomenclatura científica de las aves sigue la clasificación de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU, <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>).

**Curvas de abundancia:** Para evaluar si la cantidad de especies registradas en cada estancia representó la avifauna del área de estudio, se realizaron curvas de especies nuevas detectadas en función de los días de muestreos (curvas de acumulación de especies). Estas curvas se confeccionaron en el software GraphPadPrism 6, luego de calcular la cantidad de especies nuevas registradas por cada día de muestreo.

**Bandadas mixtas y sus especies:** Se describen cuatro tipos de bandadas, en relación al tipo de especies integrantes diferenciando tamaño y estrato preferido y, en relación a las observaciones del comportamiento en conjunto de las especies, en un momento dado, es decir, como era el comportamiento de las especies en las bandadas que se registraban. Se calculó la frecuencia de participación de las especies en las bandadas mixtas y se contabilizó el número de cada tipo de bandada encontrado a lo largo de los años de muestreo. Para determinar la frecuencia de participación en bandadas mixtas y definir si fueron especies obligadas de bandadas mixtas, especies regulares o especies ocasionales de las bandadas mixtas, se calculó el porcentaje de observaciones de cada especie participando en ellas, en relación al número total de bandadas mixtas

observadas. Las especies que participaron en menos del 20% de las bandadas se consideraron ocasionales, entre un 20-79% de las bandadas mixtas se consideraron especies regulares de bandada y aquellas especies que fueron registradas en un 80% o más participando en bandadas mixtas se consideraron especies obligadas de bandadas. Estas categorías se establecieron de manera similar a otros autores (Moynihan 1979, Munn y Terborgh 1979, Darrah y Smith 2014). De esta manera, quedaron excluidas aquellas especies de los siguientes grupos que no presentaron evidencia de formar bandadas mixtas (tanto en los muestreos dentro de las transectas como los relevamientos de aves por fuera de las transectas): aves caminadoras, acuáticas, halcones, aves nocturnas, vencejos, golondrinas, loros y palomas.

**Migración:** Para evaluar la estacionalidad de las diferentes especies de aves en el área de estudio, se calculó la abundancia de las mismas dentro de cada estación, independientemente si participaron o no en bandadas mixtas. Las estaciones consideradas para el ensamble de aves en general fueron las mismas que se utilizan a lo largo de toda la tesis: Húmeda tardía (verano), Seca temprana (otoño), Seca tardía (invierno) y Húmeda temprana (primavera). Luego en base a los resultados fueron consideradas especies residentes o migrantes. A continuación, se seleccionaron aquellas especies que participaron en bandadas mixtas y se cuantificó su presencia/ausencia considerando períodos bimestrales (Ejemplo: Enero-Febrero, Marzo-Abril, etc.). Para discutir las diferentes estrategias que utilizan las aves con diferentes patrones migratorios se consideró en rasgos generales Estación húmeda (Octubre-Marzo) y Estación Seca (Abril-Septiembre). Para estimar la abundancia de las especies en cada estación se sumó la cantidad de individuos observados por día y se lo dividió por el número total de días muestreados para cada estación a lo largo de los años de muestreo.

Se evaluaron los diferentes migrantes que recibe la selva pedemontana en el área de estudio categorizándolos en función de la estación en las que fueron registradas:

- ✚ *Migrantes de estación húmeda:* Especies registradas durante la primavera y el verano. Esta categoría coincide con (1) especies que crían en el centro y norte de

Argentina durante la primavera-verano y, durante el invierno se desplazan hacia el norte (Ejemplo: *Empidonomus varius*, *Pachyramphus polychopterus*) y (2) migrantes boreales, que crían en el hemisferio norte y se registran en el área de estudio en primavera-verano (Ejemplo: *Coccyzus americanus*).

- ✚ **Migrantes de estación seca:** Especies registradas durante el otoño y el invierno. Esta categoría coincide con (1) especies que crían en el centro y sur de Argentina y durante el invierno se desplazan (o al menos la mayoría de su población) hacia el norte (Ejemplo: *Serpophaga grisocapilla*, *Mimus triurus*); (2) especies que se desconoce su área de origen y se desplazan hacia la selva pedemontana durante el invierno (Ejemplo: *Suiriri suiriri*) y (3) especies que crían en selvas de mayor altitud (selva montana) y durante el invierno bajan a las selvas de menor altura (Ejemplo: *Myioborus bruniceps*, *Mecocerculus leucophrys*).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Descripción de las bandadas mixtas en el área de estudio

Se registraron un total de 198 bandadas mixtas. Las bandadas mixtas en el área de estudio tuvieron un promedio de  $7.15 \pm 5.5$  especies por bandada, con un mínimo de dos especies y un máximo de 29. El promedio de individuos fue de  $12.7 \pm 11.5$  individuos por bandada, el mínimo en una bandada mixta fue 3 de individuos y el máximo de 79 individuos.

Se encontraron representadas 17 familias en 4 órdenes integrando bandadas mixtas: Apodiformes: Trochilidae; Trogoniformes: Trogonidae; Piciformes: Picidae; Passeriformes: Thamnophilidae, Furnaridae (Dendrocolaptiinae y Furnariinae), Tyrannidae, Tityridae, Vireonidae, Corvidae, Troglodytidae, Turdidae, Thraupidae, Emberizidae, Cardinalidae, Parulidae, Icteridae y Fringilidae.

La frecuencia de participación en bandadas mixtas fue diferente entre los órdenes. En cuanto al orden Apodiformes solo presenta cuatro registros de participación dentro de las bandadas mixtas, representado por la familia Trochilidae con *Chlorostilbon lucidus* y *Sappho sparganura* durante la estación seca (Tabla 1). Si bien la participación por parte

de este orden ha sido rara vez reportada en la bibliografía (Fanjul 2016), ambas especies fueron observadas desplazándose por el sotobosque a unos 3.5m de altura alimentándose ávidamente de insectos, no se pudo saber con exactitud durante cuánto tiempo siguieron a la bandada mixta en la que se encontraban, pero al menos lo hicieron por más de 5 minutos. El orden Trogoniformes representado únicamente por *Trogon curucui*, especie que tiene baja abundancia en el área de estudio. Sin embargo, en un territorio en las cercanías de la transecta “continuo 2” y de manera constante a lo largo de los años, se observó que tanto los adultos (macho y hembra) como un individuo juvenil participaron de las bandadas mixtas (Tabla 1). El orden Piciformes mostró una gran participación en las bandadas manifestada por la familia Picidae (la familia Ramphastidae no mostró indicios de participación). Principalmente este orden estuvo representado por *Picumnus cirratus*, registrado en 28 bandadas mixtas, luego por *Veniliornis frontalis* en 9 bandadas, *Colaptes rubiginosus* en 8 y *Campephilus leucopogon* en 8 bandadas (Tabla 1). El orden Passeriformes presenta la mayor diversidad de integrantes de las bandadas en el área de estudio dado que es el orden más diverso. Fue sin duda, el orden más abundante de las bandadas mixtas como se ha descrito para otros ambientes boscosos (Moynihan 1962, Buskirk 1972, Fanjul 2016). Los principales representantes de cada familia fueron: *Xiphocolaptes major*, *Dendrocolaptes picumnus*, *Sittasomus griseicapillus* y *Syndactyla rufosupercilliata*, de la familia Furnariidae; *Myiarchus tyrannulus*, *Myiarchus swainsoni*, *Hemitriccus margaritaceiventer* entre otros de la familia Tyrannidae; *Pachyramphus viridis*, *Pachyramphus validus*, *Pachyramphus polychopterus* de la familia Tityridae; *Vireo olivaceus* de la familia Vireonidae; *Cyanocorax chrysops* de la familia Corvidae; *Troglodytes aedon* de la familia Troglodytidae; *Turdus nigriceps* la familia Turdidae; *Thraupis sayaca*, *Conirostrum speciosum* de la familia Thraupidae; *Arremon flavirostris* y *Atlapetes citrinellus* de la familia Emberizidae; *Piranga flava*, *Pheucticus aureoventris*, de la familia Cardinalidae; *Setophaga pitiayumi* de la familia Parulidae; *Icterus pyrrhopterus* de la familia Icteridae, y *Sporagra magellanica* de la familia Fringilidae (ver más Tabla 1).

Se registró un total de 2545 eventos de observación de aves integrando bandadas mixtas. Las especies que participaron en más del 80% de las bandadas fueron *Setophaga pitiayumi*, *Phylloscartes ventralis*, *Arremon flavirostris*, *Lepidocolaptes*

*angustirostris* y *Syndactyla rufosupercilliata*. Las especies que participaron entre un 20-79% de las bandadas fueron *Thraupis sayaca*, *Myiothlypis bivittata*, *Myiarchus tyrannulus*, *Sittasomus griseicapillus*, *Suiriri suiriri*, *Serpophaga munda*, *Hemitriccus margaritaceiventer*, *Myioborus brunniceps*, *Phyllomyias sclateri*, *Contopus cinereus* y *Mecocerculus leucophrys*. El resto de las especies presentó una frecuencia de participación en las bandadas mixtas inferior al 20% (Tabla 1).

En 2016, Fanjul (2016) presenta la primera descripción completa de las bandadas mixtas en Selvas Montanas de las Yungas en Argentina. En base al estudio presentado por Fanjul, podemos decir que las bandadas mixtas en la Selva Pedemontana presentan una mayor cantidad de especies como posibles integrantes, siendo 94 especies las registradas en la Selva Pedemontana y 72 en la Selva Montana. Este efecto, probablemente se deba a que la Selva Pedemontana representa una zona de ecotono entre dos ambientes muy diferentes: la Selva Montana y la región Chaqueña. Así, en la Selva Pedemontana se registran especies que no se presentan en estratos de mayor altura en las Yungas, al mismo tiempo que si presenta especies de la Selva Montana aunque en menor abundancia (e.g. *Chlorospingus flavopectus*, *Pachyramphus validus*).

### **Tipos de bandadas mixtas en el área estudiada**

Las bandadas mixtas en el área estudiada presentaron una gran variabilidad en función de las especies y proporción de individuos participantes. Sin embargo, se pueden describir 2 grandes grupos en relación al tamaño corporal de las especies participantes: bandadas compuestas solo por especies de gran tamaño y bandadas compuestas por especies de diversos tamaños. Dentro de estas últimas se encontraron 3 tipos de bandadas según el estrato de forrajeo preferencial de las especies participantes y según el comportamiento de las especies en su conjunto. Los tipos de bandadas se describen a continuación:

**1. Bandadas mixtas de especies de gran tamaño:** Estas bandadas llamaban la atención al desplazarse por el bosque ya que sus integrantes corresponden a especies de gran tamaño corporal: *Cyanocorax chrysops*, *Xiphocolaptes major*, *Piaya cayana*, *Campephilus leucopogon*, *Colaptes rubiginosus*, *Psarocolius decumanus* y

*Dendrocolaptes picumnus*. Se registraron 3 bandadas de este tipo, 27 febrero 2017 (con *C. chrysops*, *X. major*, *P.cayana* y *C. rubiginosus*); 8 de mayo 2016 (con *D.picumnus*, *C. chrysops* y *C. leucopogon*) y 24 de marzo 2016 (con *C. chrysops* y *P. decumanus*). Por algún motivo, los grupos intra-específicos de *Cyanocorax chrysops* que nunca integraron bandadas mixtas con especies más pequeñas, parecían congregarse ocasionalmente a las especies mencionadas anteriormente. Los individuos de *C. chrysops* se desplazaban revisando minuciosamente debajo de la corteza y el resto de los integrantes hacían lo mismo. Probablemente, el resto de las especies hayan aprovechado el hecho de la existencia de un individuo “vigía” dentro del grupo de *C.chrysops* para forrajear, mientras este se ocupaba de registrar el ambiente en busca de potenciales depredadores. El individuo vigía comenzaba realizando llamados de alerta (*quiú-quiú*), o realizaba vocalizaciones imitando a *Accipiter bicolor* cuando la observadora estaba en cercanía (obs. pers.), luego todo el grupo se sumaba en ese bullicioso *mobbing*. De igual manera, he registrado estas bandadas mixtas en otros ambientes que he recorrido, compuestas por las mismas especies (17 de abril 2016 en alrededores del Dique Itiyuro – dpto. Gral. José de San Martín, Salta y 24 julio 2016 en La misión – dpto. La Caldera, Salta). Todas las especies mencionadas como integrantes de estas bandadas, excepto *Cyanocorax chrysops*, también fueron registradas integrando bandadas mixtas de tipo 2.A y 2.B (ver más abajo) asociándose con especies más pequeñas, sobre todo *Xiphocolaptes major* (1% en los otros tipos de bandadas), *Dendrocolaptes picumnus* (4.1%), *Piaya cayana* (6.6%) y *Colaptes rubiginosus* (3.5%).

**2. A. Bandadas mixtas de especies de dosel:** Se caracterizaron por tener especies de menor tamaño que las bandadas descritas anteriormente y, por tener integrantes que forrajearan entre los 20-30 metros de altura. En la Ea. Miraflores se registraron 12 bandadas de este tipo y dentro de estas bandadas mixtas se registraron 3 especies que siempre fueron observadas juntas en bandadas mixtas: *Nemosia pileata*, *Conirostrum speciosum* y *Hemithraupis guira* (Fig 1), exceptuando a *Nemosia pileata* que no se registra durante los meses de junio, julio y agosto para la Ea. Miraflores. De hecho, estas especies siempre se mostraron formando un set muy compacto entre ellas, ya sea en bandadas mixtas exclusivas de estas tres especies o incluso dentro de una bandada

mixta con otras especies. Las tres especies se desplazaban a menos de 3m entre ellas, siempre se encontraron en el dosel alimentándose activamente de insectos y realizando incansables vocalizaciones. Cuando estas especies eran registradas, el resto parecía seguir el ritmo natural de las mismas, acoplándose a sus movimientos y manteniendo una dinámica de bandada totalmente diferente del resto de las bandadas observadas comúnmente. Prácticamente el 100% de las especies observadas en ese momento particular (descontando aquellas que no forman bandadas mixtas) integraban las bandadas en presencia de estas especies.

En la Ea. Mollar, también se registraron bandadas mixtas de dosel desplazándose entre los 20-30m. Sin embargo, no se registró *Hemithraupis guira* ni *Nemosia pileata*, la única vez que se observó *Conirostrum speciosum* se asoció a grupos monoespecíficos de *Chlorospingus flavopectus* y de hecho se considera que para la Ea. Mollar *Conirostrum speciosum* es una especie que realiza algún tipo de desplazamiento estacional ya que solo se lo registró en julio 2015. En Ea. Mollar, las bandadas de dosel se caracterizaron por *Setophaga pitiayumi*, *Chlorospingus flavopectus*, *Piranga flava*, *Pachyramphus validus*, *Phyllomyias sclateri*, *Camptostoma obsoletum*, entre otras.



Fig. 1. Tres especies de aves que siempre fueron observadas juntas en bandadas mixtas en el área de estudio Ea. Miraflores.

**2. B. Bandadas mixtas “absolutas”:** Compuestas por especies de diferente tamaño corporal (grandes y pequeñas). Se destacaban porque sus integrantes se encontraban dispersos en todos los estratos de vegetación. La detección de aves solía ser baja hasta que aparecía una de estas bandadas mixtas, registrando una alta diversidad de aves. Fueron registradas en 92 ocasiones durante las estaciones secas predominantemente pero también esporádicamente en las estaciones húmedas (Capítulo III). En estos momentos era cuando uno podía percibir todo el esplendor de una bandada mixta. Entre los participantes de sotobosque (0 - 3m) se encontraban *Arremon flavirostris*, *Myiothlypis bivittata*, *Basileuterus culicivorus* y *Atlapetes citrinellus*. Entre los participantes de estrato medio (4 - 12m) se encontraban *Myioborus brunniceps*, *Phylloscartes ventralis*, *Hemmitriccus margaritaceiventer*, *Cychlaris gujanensis*, *Cyanocompsa brissoni*, *Elaenia parvirostris*, *Myiopagis viridicata*, *Myiarchus tyrannulus*, *Serpophaga munda*, entre otras. Entre los participantes de dosel (15 - 30m) se encontraban *Nemosia pileata*, *Hemithraupis guira*, *Conirostrum speciosum*, *Setophaga pitiayumi*, *Camptostoma obsoletum*, *Piranga flava*, *Tolmomyias sulphurescens* y *Vireo olivaceus*. La bandada más grande de este tipo fue registrada el 25 agosto 2014 con 29 especies de aves diferentes y 79 individuos. Asimismo, un registro muy interesante de este tipo de bandadas mixtas se realizó durante la estación húmeda (23 de enero 2015), esta bandada tuvo 16 especies y 24 individuos, donde al menos dos individuos fueron confirmados como no-adultos de *Vireo olivaceus*. Aún falta mucho por entender sobre los grupos familiares y su participación en bandadas mixtas, pero probablemente durante la estación húmeda algunas especies podrían decidir integrar bandadas mixtas como grupos familiares.

**2. C. Bandadas mixtas simples:** Compuestas por especies de menor tamaño que las bandadas 1. A., fueron observadas en 91 ocasiones, se caracterizaron por tener entre 2 y 5 especies participantes. Sus integrantes en mayoría se caracterizaban por ser especies de sotobosque y especies de dosel que bajan en altura para acompañarlas. Las especies en estas bandadas se desplazaban de manera compacta y a diferencia del resto de las bandadas, lo hacían de manera silenciosa. Su localización se manifestaba por el ruido que hacían al desplazarse por el follaje o sotobosque haciendo crujir la hojarasca y, por las esporádicas vocalizaciones de contacto (llamados) que realizaba

algún integrante (i.e. *Synallaxis frontalis* o *Hemitriccus margaritaceiventer*). Este tipo de bandada podía observarse a lo largo de todo el año aunque, siguiendo la tendencia estacional de las bandadas en el área de estudio, aparecían con mayor frecuencia durante las estaciones secas (26 bandadas en las estaciones húmedas y 65 en las estaciones secas). Algunas de las especies que caracterizaron estas bandadas fueron *Arremon flavirostris*, *Synallaxis frontalis*, *Hemitriccus margaritaceiventer*, *Coryphsoppingus cucullatus*, *Poecilotriccus plumbeiceps*, *Lepidocolaptes angustirostris*, *Setophaga pitiayumi*, *Cyanocompsa brissonii*, entre otras.

Tabla 1. Frecuencia absoluta y porcentaje de participación de las especies en relación al número de bandadas mixtas en las que se observó la especie para las dos estancias estudiadas Ea. Miraflores y Ea. Mollar, desde Junio 2014 a Febrero 2017. En color se muestran las especies que migran o realizan alguna clase de movimiento en el área de estudio pero que integran bandadas mixtas cuando están presentes; en azul se muestran las especies migrantes de estación seca (otoño e invierno predominantemente), en amarillo las especies migrantes de la estación húmeda (verano y primavera predominantemente) y con ambos colores especies registradas de paso hacia su área de cría o invernada en una y otra estación.

Ea. MIRAFLORES			Ea. MOLLAR		
Especie	Nº bmx en las que se registró la especie	Proporción del total (%)	Especie	Nº bmx en las que se registró la especie	Proporción del total (%)
<i>Setophaga pitiayumi</i>	111	75.5	<i>Setophaga pitiayumi</i>	37	72.5
<i>Phylloscartes ventralis</i>	61	41.5	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	23	45.1
<i>Arremon flavirostris</i>	52	35.4	<i>Syndactyla rufosupercilliata</i>	23	45.1
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	43	29.3	<i>Phylloscartes ventralis</i>	21	41.2
<i>Thraupis sayaca</i>	43	29.3	<i>Arremon flavirostris</i>	18	35.3
<i>Myiothlypis bivittata</i>	42	28.6	<i>Myioborus bruniceps</i>	15	29.4
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	42	28.6	<i>Serpophaga munda</i>	15	29.4
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	41	27.9	<i>Suiriri suiriri</i>	13	25.5
<i>Suiriri suiriri</i>	39	26.5	<i>Phyllomyias sclateri</i>	12	23.5
<i>Serpophaga munda</i>	35	23.8	<i>Contopus cinereus</i>	11	21.6
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	34	23.1	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	11	21.6
<i>Syndactyla rufosupercilliata</i>	26	17.7	<i>Thraupis sayaca</i>	10	19.6
<i>Xenops rutilans</i>	26	17.7	<i>Camptostoma obsoletum</i>	9	17.6
<i>Picumnus cirratus</i>	24	16.3	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	9	17.6
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	24	16.3	<i>Xenops rutilans</i>	9	17.6
<i>Troglodytes aedon</i>	24	16.3	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	8	15.7
<i>Phyllomyias sclateri</i>	22	15.0	<i>Pachyrampus viridis</i>	8	15.7
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	20	13.6	<i>Chlorospingus flavopectus</i>	7	13.7
<i>Conirostrum speciosum</i>	19	12.9	<i>Spinus magellanicus</i>	7	13.7
<i>Camptostoma obsoletum</i>	17	11.6	<i>Troglodytes aedon</i>	7	13.7

<i>Cyanocompsa brissoni</i>	17	11.6	<i>Myiothlypis bivittata</i>	6	11.8
<i>Microspingus melanoleucus</i>	15	10.2	<i>Cyanocompsa brissoni</i>	6	11.8
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	14	9.5	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	6	11.8
<i>Turdus rufiventris</i>	14	9.5	<i>Colaptes rubiginosus</i>	6	11.8
<i>Nemosia pileata</i>	12	8.2	<i>Contopus fumigatus</i>	5	9.8
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	11	7.5	<i>Thlypopsis sordida</i>	5	9.8
<i>Casiornis rufus</i>	10	6.8	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	5	9.8
<i>Hemithraupis guira</i>	10	6.8	<i>Cacicus chrysopterus</i>	4	7.8
<i>Synallaxis frontalis</i>	10	6.8	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	4	7.8
<i>Contopus cinereus</i>	9	6.1	<i>Cyanocorax chrysops</i>	4	7.8
<i>Pachyramphus viridis</i>	9	6.1	<i>Euphonia chlorotica</i>	4	7.8
<i>Thlypopsis sordida</i>	9	6.1	<i>Phaeomyias murina</i>	4	7.8
<i>Vireo olivaceus</i>	9	6.1	<i>Pheucticus aureoveniirs</i>	4	7.8
<i>Zonotrichia capensis</i>	9	6.1	<i>Picumnus cirratus</i>	4	7.8
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	8	5.4	<i>Turdus rufiventris</i>	4	7.8
<i>Colaptes rubiginosus</i>	8	5.4	<i>Veniliornis frontalis</i>	4	7.8
<i>Saltator aurantirostris</i>	8	5.4	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	3	5.9
<i>Synallaxis azarae</i>	8	5.4	<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	3	5.9
<i>Campephilus leucopogon</i>	7	4.8	<i>Lathotriccus euleri</i>	3	5.9
<i>Elaenia albiceps</i>	7	4.8	<i>Pachyramphus validus</i>	3	5.9
<i>Euphonia chlorotica</i>	7	4.8	<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	3	5.9
<i>Piaya cayana</i>	7	4.8	<i>Saltator aurantirostris</i>	3	5.9
<i>Piranga flava</i>	7	4.8	<i>Colaptes rubiginosus</i>	2	3.9
<i>Cyanocorax chrysops</i>	6	4.1	<i>Elaenia parvirostris</i>	2	3.9
<i>Myiarchus swainsoni</i>	6	4.1	<i>Microspingus melanoleucus</i>	2	3.9
<i>Myiopagis viridicata</i>	6	4.1	<i>Serpophaga griseicapilla</i>	2	3.9
<i>Myiodynastes maculatus</i>	6	4.1	<i>Synallaxis frontalis</i>	2	3.9
<i>Basilieuterus culicivorus</i>	5	3.4	<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	2	3.9
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	5	3.4	<i>Turdus nigriceps</i>	2	3.9
<i>Veniliornis frontalis</i>	5	3.4	<i>Vireo olivaceus</i>	2	3.9
<i>Colaptes rubiginosus</i>	4	2.7	<i>Xiphocolaptes major</i>	2	3.9
<i>Synallaxis scutata</i>	4	2.7	<i>Batara cinerea</i>	1	2.0
<i>Trogon curucui</i>	4	2.7	<i>Campephilus leucopogon</i>	1	2.0
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	3	2.0	<i>Conirostrum speciosum</i>	1	2.0

<i>Lathrotriccus euleri</i>	3	2.0	<i>Elaenia obscura</i>	1	2.0
<i>Myioborus bruniceps</i>	3	2.0	<i>Empidonomus varius</i>	1	2.0
<i>Myiopagis caniceps</i>	3	2.0	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	1	2.0
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	3	2.0	<i>Hemithraupis guira</i>	1	2.0
<i>Spinus magellanicus</i>	3	2.0	<i>Knipolegus cabanisi</i>	1	2.0
<i>Turdus amaurochalinus</i>	3	2.0	<i>Myiopagis viridicata</i>	1	2.0
<i>Coccyzus meloryphus</i>	2	1.4	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	1	2.0
<i>Elaenia obscura</i>	2	1.4	<i>Piaya cayana</i>	1	2.0
<i>Elaenia parvirostris</i>	2	1.4	<i>Pipraeidea melanonota</i>	1	2.0
<i>Icterus pyrrhopterus</i>	2	1.4	<i>Microspingus erythrophrys</i>	1	2.0
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	2	1.4	<i>Atlapetes citrinellus</i>	1	2.0
<i>Pheucticus aureoventris</i>	2	1.4	<i>Sappho sparganura</i>	1	2.0
<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	2	1.4	<i>Synallaxis azarae</i>	1	2.0
<i>Pipraeidea melanonota</i>	2	1.4	<i>Zonotrichia capensis</i>	1	2.0
<i>Serpophaga griseicapilla</i>	2	1.4	<i>Elaenia strepera</i>	1	2.0
<i>Xiphocolaptes major</i>	2	1.4	<i>Atlapetes citrinellus</i>	1	2.0
<i>Catharus ustulatus</i>	1	0.7			
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	1	0.7			
<i>Empidonomus varius</i>	1	0.7			
<i>Euphonia cyanocephala</i>	1	0.7			
<i>Mimus triurus</i>	1	0.7			
<i>Pachyramphus validus</i>	1	0.7			
<i>Psarocolius decumanus</i>	1	0.7			
<i>Satrapa icterophrys</i>	1	0.7			
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	1	0.7			
<i>Turdus nigricaps</i>	1	0.7			
<i>Tyrannus melancholicus</i>	1	0.7			
<i>Elaenia spectabilis</i>	1	0.7			

## **Estacionalidad de la avifauna y participación en bandadas mixtas**

Se confeccionó una lista de las especies de aves registradas en el área de estudio y su abundancia en las diferentes estaciones del año para cada estancia (Apéndice Tabla 1; verano-otoño-invierno-primavera). Dado que las estancias se encuentran aproximadamente a 100 km entre sí y, que se ubican al pie de sierras diferentes, se decidió analizar el ensamble de aves y la estacionalidad de la avifauna de cada estancia por separado.

### **ESTANCIA MIRAFLORES**

Esta estancia cuenta con 80 días de observación de aves a lo largo de los años. En la estación húmeda tardía (verano) 13 días, 24 días en la estación seca temprana (otoño), 19 días en la estación seca tardía (invierno) y 24 días en la estación húmeda temprana (primavera). En total para esta estancia se registraron 246 especies de aves (Fig 2A; Apéndice Tabla 1), pertenecientes a 52 familias y 19 órdenes.

**A. Estación seca (Abril-Septiembre):** Se registraron 49 especies de aves que estuvieron presentes sólo durante esta estación (Apéndice Tabla 1). De estas 49 especies, 8 fueron integrantes de bandadas mixtas: *Myiopagis caniceps*, *Suiriri suiriri*, *Serpophaga griseicapilla*, *Knipolegus cabanisi*, *Satrapa icterophrys*, *Pachyramphus validus*, *Pipraeidea melanonota* y *Myioborus brunniceps*. Estas 8 especies fueron consideradas migrantes para la Ea. Miraflores, aunque solo *Suiriri suiriri*, *Serpophaga griseicapilla* y *Myioborus brunniceps* fueron registradas consistentemente en los diferentes años de muestreo, mientras que las otras especies solo presentaron registros ocasionales y aislados manifestando una baja densidad para esta Estancia. Aun así, la mayoría de los registros para estas especies corresponden a registros integrando bandadas mixtas.

**B. Estación húmeda (Octubre-Marzo):** 27 especies fueron registradas exclusivamente durante esta estación (Apéndice Tabla 1). De tales especies, 4 fueron integrantes de bandadas mixtas: *Elaenia spectabilis*, *Legatus leucophaeus*, *Empidonamus varius* y *Catharus ustulatus*. Las 4 especies fueron consideradas migrantes ya que sus registros muestran patrones consistentes entre los diferentes años.

## ESTANCIA MOLLAR

Esta estancia cuenta 48 días de observación de aves a lo largo de los años. En la estación húmeda tardía (verano) 14 días, 6 días en la estación seca temprana (otoño), 19 días en la estación seca tardía (invierno) y, 9 días en la estación húmeda temprana (primavera). En total se registraron 224 especies para esta estancia (Fig 2B; Apéndice: Tabla 1) pertenecientes a 48 familias y 19 órdenes.

**A. Estación seca (Abril-Septiembre):** 35 especies fueron registradas exclusivamente durante esta estación (Apéndice Tabla 1). De tales especies, 10 fueron observadas integrando bandadas mixtas: *Elaenia obscura*, *Mecocerculus leucophrys*, *Serpophaga griseicapilla*, *Knipolegus cabanisi*, *Turdus chiguanco*, *Conirostrum speciosum*, *Microspingus erythrophrys*, *Poospiza ornata*, *Microspingus torquata*, *Basileuterus culicivorus*. De estas 10 especies todas presentaron patrones consistentes a lo largo de los años de estudio como migrantes salvo *Conirostrum speciosum* que fue observada una única vez. *Microspingus torquata* y *Microspingus erythrophrys* eran observadas en las inmediaciones de las transectas alimentándose de granos en zonas donde había gramíneas que producían semillas. Es interesante destacar el registro de *Poospiza ornata*, una especie endémica, que solo fue observada participando de bandadas mixtas en áreas donde había alimento de su preferencia, granos de gramíneas en partes donde el campo estaba en descanso, y no dentro de los transectas de muestreos, se asociaba a *Tiaris obscurus*, *Microspingus torquata*, *Coryphospingus cucullatus*, especies principalmente granívoras.

**B. Estación húmeda (Octubre-Marzo):** 45 especies fueron registradas exclusivamente durante esta estación (Apéndice Tabla 1). De tales especies, 11 integraron bandadas mixtas: *Myiopagis viridicata*, *Elaenia spectabilis*, *Elaenia parvirostris*, *Elaenia strepera*, *Legatus leucophaeus*, *Myiodynastes maculatus*, *Empidonomus varius*, *Empidonomus aurantioatrocristatus*, *Tyrannus melancholicus*, *Catharus ustulatus*, *Geothlypis aequinoctialis*. Las 11 especies registraron patrones consistentes de migración a lo largo de los años de estudio.

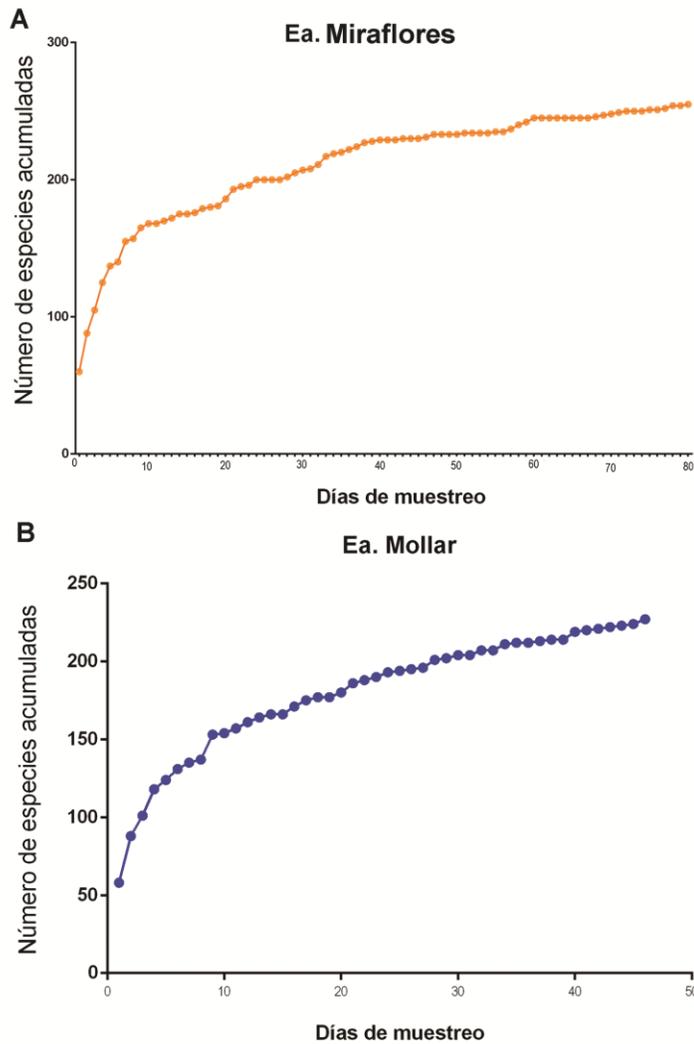
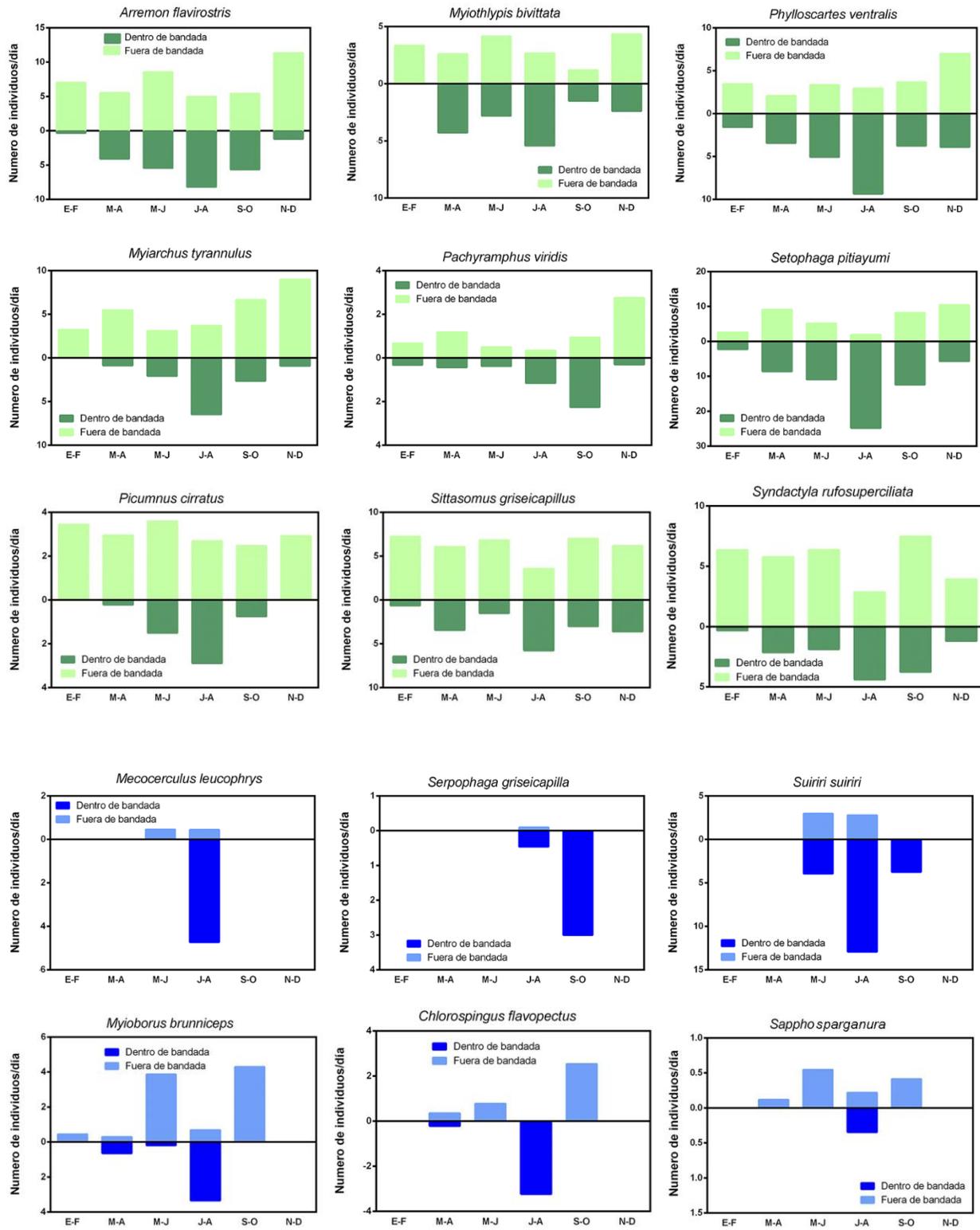


Fig 2. Curvas de abundancia de especies de aves en relación al número de días muestreados. A. Curva de abundancia de especies de aves en relación al número de días muestreados en Ea. Miraflores en la localidad de El Galpón, desde Junio 2014 a Febrero 2017. B. Curva de abundancia de especies de aves en relación al número de días muestreados en Ea. Mollar en la localidad de Rosario de la Frontera, desde Junio 2014 a Febrero 2017.

### **Estrategias de las especies residentes y migrantes y participación en bandadas mixtas**

— De las 94 especies de aves registradas como integrantes de bandadas mixtas durante los muestreos, 3 especies fueron exclusivamente registradas en la Ea. Mollar (*Sappho sparganura*, *Mecocerculus leucophrys*, *Contopus fumigatus*) y 6 en la Ea. Miraflores (*Myrmorchilus strigilatus*, *Herpsilochmus atricapillus*, *Synallaxis scutata*, *Myiopagis caniceps*, *Nemosia pileata* y *Hemithraupis guira*). Dado que estas 9 especies que resultaron exclusivas de una u otra estancia representan sólo el 10%, se decidió discutir la tendencia estacional de las especies unificando los registros de las dos estancias (Fig 3). De las 94 especies integrantes de bandadas mixtas 19 fueron consideradas migrantes por repetir su patrón estacional en el área de estudio a través de los diferentes años de muestreo (ver Tabla 1). Las 19 especies migrantes integraron bandadas mixtas en algún momento cuando estuvieron presentes en el área de estudio. Se pudo observar que aquellas especies de aves que llegaron al área de estudio durante la estación seca, especialmente *Suiriri suiriri*, *Chlorospingus flavopectus* y *Myioborus brunniceps*, tuvieron mayor participación en las bandadas mixtas que las especies migrantes que llegaban al área durante la estación húmeda (Tabla 1). Asimismo, al analizar la proporción de individuos de cada especie migrante dentro o fuera de bandadas mixtas, se observa que durante la estación seca, la mayoría de los individuos de cada especie son observados dentro de bandadas mixtas (Fig 2). Mientras que, para las especies migrantes de estación húmeda la mayoría de los individuos se registran fuera de bandadas mixtas (Fig 2). Así, todas las especies que fueron consideradas migrantes y posibles integrantes de bandadas para el área de estudio, integraron bandadas mixtas al menos en algún momento. Especialmente, en el caso de las especies que llegan al área de estudio durante las estaciones secas, donde la mayoría de los registros de los individuos de las diferentes especies son dentro de bandadas mixtas. En cuanto a las especies residentes se observó una gran participación en bandadas mixtas durante las estaciones secas, y una menor participación durante las estaciones húmedas. Probablemente, esto se relacione con que la mayoría de las aves residentes e integrantes de bandadas mixtas se encuentran involucradas en tareas reproductivas o cría de pichones durante la estación húmeda, disminuyendo la frecuencia con la que integran bandadas mixtas (Fig 2; ver más Capítulo III).



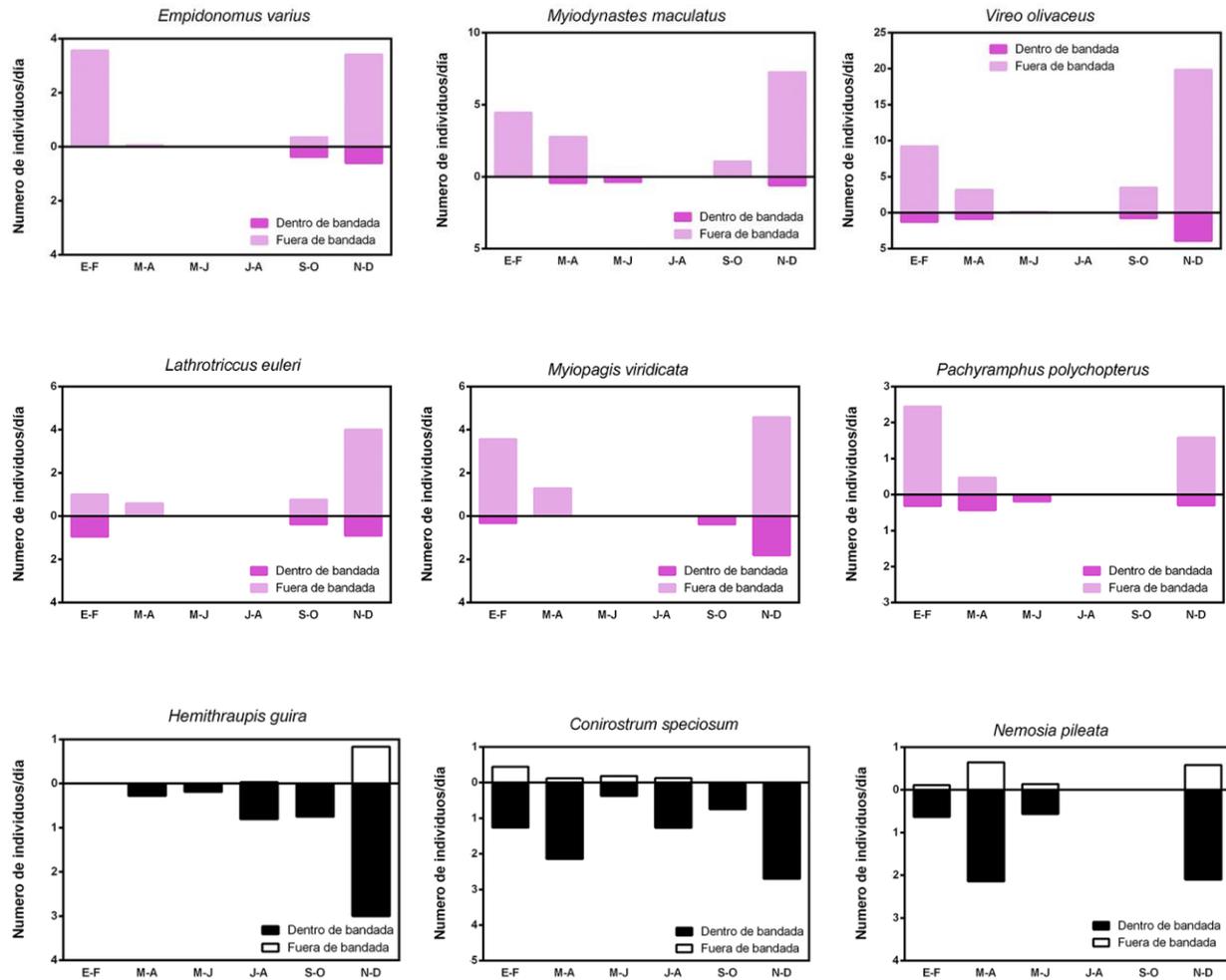


Fig 3. Representación de diferentes especies de aves evidenciando diferentes estrategias a la hora de formar bandadas mixtas en el área de estudio. Se muestra el número de individuos promedio registrados por día integrando bandadas mixtas en tonos más oscuros o, fuera de bandadas mixtas en tonos más claros, en relación a seis períodos bimestrales. 9 especies residentes con diferentes estratos de forrajeo (en color verde), 6 especies migrantes de estación seca (color azul), 6 especies migrantes de estación húmeda (color rosado) y 3 especies con alta tendencia a integrar bandadas mixtas. Los patrones graficados corresponden a los registros de las especies de aves de las estancias Mollar y Miraflores desde 2013 a 2017.

**Conclusión**—En general, las especies de aves consideradas migrantes para el área de estudio fueron registradas integrando bandadas mixtas. Algunas especies migrantes fueron observadas integrando bandadas mixtas incluso como grupos familiares durante la estación húmeda, que se solapa con la estación reproductiva de las aves en el área de estudio (Auer *et al.* 2007). En conjunto, lo observado parecería indicar que las especies migrantes utilizan las bandadas mixtas ya sea al llegar de su migración o antes de partir. La mayor predominancia de participación se observó en aquellas especies migrantes que llegan al área de estudio en la estación seca. Esto indicaría que las condiciones del área de estudio en esta estación, si bien serían más tolerables que las condiciones de origen de las diferentes especies, probablemente representen condiciones rigurosas (Capítulo III y Capítulo IV). Así, las aves que llegan al área de estudio durante la estación seca aprovecharían las ventajas que obtienen al participar en bandadas mixtas (Capítulo V) para lidiar con las condiciones tolerables, pero que de una manera u otra no resultan excelentes.

Es interesante destacar que en comparación a otros estudios e.g. Vides-Almonacid 1992, Capllonch 1997, Fanjul 2016, realizados en áreas cercanas al área de estudio, aquí se presenta por primera vez la descripción de la participación estival de las especies dentro de las bandadas mixtas. Adicionalmente, se describe aquí por primera vez la migración de *Suiriri suiriri* para el área de estudio. *Suiriri suiriri*, una especie que solo se registró durante la estación seca, cuando estuvo presente en el área de estudio siempre formó parte de las bandadas mixtas e incluso asumía el rol de especie núcleo (Capítulo V). En conjunto, esto demuestra lo mucho que queda por conocer sobre las especies de aves migrantes en el Noroeste Argentino, en especial para la región biogeográfica de las Yungas.

## BIBLIOGRAFÍA

- AUER S. K., BASSAR R. D., FONTAINE J. J., Y T. E. MARTIN. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *The Condor* 109: 321-333.
- BELL H. L. 1980. Composition and seasonality of mixed-species feeding flocks of insectivorous birds in the Australian Capital Territory. *Emu* 80: 227-232.
- BROWN A. D., GRAU A., LOMÁSCOLO T., Y N. I. GASPARRI. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15: 147-159.
- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- CAPLLONCH P. 1997. La Avifauna de los Bosques de Transición del Noroeste Argentino. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- CAPLLONCH P. 2007. Distribución latitudinal y altitudinal de tres especies de *Basileuterus* en el Noroeste Argentino. *Hornero* 22: 23-28.
- CAPLLONCH P., SORIA K. Y ORTIZ D. 2011. Un ejemplo de migración altitudinal: El arañero corona rojiza *Myioborus brunniceps* (Aves: Parulidae) en las yungas australes. *Kempffiana Revista de divulgación científica en Historia Natural, Ecología, Biogeografía y Taxonomía* 7: 3-18
- CHESSER R.T., Y D. LEVEY. 1998. Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: diet, habitat, and migration revisited. *The American Naturalist* 152: 311-319.
- CODY M. L. 1971. Finch flocks in the Mohave Desert. *Theoretical population biology* 2: 142-158.
- DARRAH A. J. Y SMITH K. G. 2014. Ecological and behavioral correlates of individual flocking propensity of a tropical songbird. *Behavioral Ecology* doi:10.1093/beheco/aru086.
- DEVELEY P. F., Y C. A. PERES. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 33-53.
- DOLBY A.S., Y T. C. GRUBB JR. 1998. Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal behaviour* 56: 501-509.
- FANJUL M.E. 2016. Bandadas mixtas de aves en un gradiente latitudinal en selvas de montaña de las yungas Argentina. Tesis de doctorado FCEyN, Universidad Nacional de Cordoba.

- JULLIEN M., Y J. M. THIOLLAY. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252.
- KREBS J. R., MACROBERTS M. H. Y CULLEN J. M. 1971. Flocking and feeding in the great tit *Parus major* an experimental study. *Ibis* 114: 507-530.
- MALIZIA L. R., BLENDINGER P. G., ALVAREZ M. E., RIVERA L. O., POLITI N., Y G. NICLOSSI. 2005. Bird communities in Andean premontane forests of Northwestern Argentina. *Ornitologia Neotropical* 16: 231-251.
- MOORE F. R. Y ABORN, D. A. 2000. Mechanisms of en route habitat selection: How do migrants make habitat decisions during stopover? *Studies in Avian Biology* 20: 34-42.
- MOORE F. R., GAUTHREUX JR. S. A., KERLINGER, P. A. U. L. Y T. R. SIMONS. 1995. Habitat requirements during migration: important link in conservation. *Ecology and management of neotropical migratory birds*. Oxford University Press, New York, 121-144.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- MORSE D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27: 332-339.
- MOYNIHAN M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143.
- MOYNIHAN M. 1979. Geographic variation in social behaviour and in adaptations to competition among Andean birds. *Publication of the Nuttall Ornithological Club* N°18.
- MUNN C. A., Y J. W. TERBORGH. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor* 81: 338-347.
- RODEWALD P. G. Y BRITTINGHAM M. C. 2002. Habitat use and behavior of mixed species landbird flocks during fall migration. *The Wilson Bulletin* 114: 87-98.
- SRIDHAR H., Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.

VIDES ALMONACID R. 1992. Estudio comparativo de las taxocenosis de aves de los bosques montanos de la sierra de San Javier, Tucumán: bases para su manejo y conservación. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.

WARD P. Y A. ZAHAVI. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.

## APÉNDICE

Tabla 1. Especies de aves y sus tasas de encuentro en relación a la cantidad de días relevados en la estación húmeda, temprana y tardía y, estación seca, temprana y tardía para las dos estancias en las que se trabajó. MF: Miraflores, representada por el color verde y MO: Mollar representada por el color naranja. Estos datos corresponden a relevamientos realizados desde Junio 2013 a Febrero 2017.

Especies	Estancia	HTA	STE	STA	HTE	HTA	STE	STA	HTE
<i>Rhea americana</i>	MF - MO	0.40	2.04	2.26	1.85	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Crypturellus tataupa</i>	MF - MO	3.60	1.28	2.52	3.60	3.90	5.11	2.92	4.71
<i>Rhynchotus maculicollis</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.50
<i>Nothoprocta cinerascens</i>	MF - MO	4.60	0.68	1.96	5.65	1.50	0.22	0.00	1.29
<i>Nothoprocta pentlandii</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.11	0.08	0.64
<i>Chauna torquata</i>	MF	0.60	0.20	0.09	0.00	•	•	•	•
<i>Cairina moschata</i>	MF	0.80	0.00	1.78	0.90	•	•	•	•
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	MF	0.00	0.12	0.48	0.50	•	•	•	•
<i>Anas georgica</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Penelope obscura</i>	MF - MO	1.80	7.44	2.52	5.35	0.30	3.78	19.58	2.29
<i>Ortalis canicollis</i>	MF - MO	14.50	27.72	24.13	25.10	18.50	26.67	18.75	21.29
<i>Tachybaptus dominicus</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Ciconia maguari</i>	MF	0.00	0.08	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	MF - MO	0.00	0.00	1.09	0.15	0.00	0.11	0.17	0.14
<i>Tigrisoma lineatum</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Tigrisoma fasciatum</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.11	0.00	0.07
<i>Nycticorax nycticorax</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.11	0.00	0.36
<i>Butorides striata</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Bubulcus ibis</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	1.43
<i>Ardea cocoi</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Ardea alba</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Syrigma sibilatrix</i>	MF - MO	1.20	3.24	9.13	1.15	1.00	2.11	0.58	0.57
<i>Egretta thula</i>	MF	0.00	1.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Plegadis chihi</i>	MF - MO	3.00	3.28	1.96	0.00	0.00	0.00	1.25	2.71
<i>Theristicus caudatus</i>	MF - MO	5.80	8.00	12.48	4.30	4.80	9.11	4.75	5.14
<i>Platalea ajaja</i>	MF	0.70	0.00	0.00	0.15	•	•	•	•
<i>Cathartes aura</i>	MF - MO	0.60	0.84	1.57	0.70	1.20	1.22	0.92	3.00
<i>Cathartes burrovianus</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Coragyps atratus</i>	MF - MO	2.40	4.48	7.48	4.40	4.20	3.78	3.50	4.50
<i>Sarcoramphus papa</i>	MF - MO	0.00	0.08	0.04	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Vultur gryphus</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.00	0.50	0.33	0.67	0.21
<i>Elanus leucurus</i>	MF - MO	0.10	0.44	0.04	0.25	0.00	0.00	0.17	0.21
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.07

<i>Elanoides forficatus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.00	0.10	1.30	0.00	0.00	0.57
<i>Spizaetus melanoleucus</i>	MF	0.10	0.16	0.04	0.00	•	•	•	•
<i>Circus cinereus</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Accipiter striatus</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.17	0.05	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Accipiter bicolor</i>	MF - MO	0.50	0.52	0.87	0.90	0.60	0.22	0.75	1.43
<i>Geranoospiza caerulescens</i>	MF - MO	0.20	0.16	0.04	0.05	0.00	0.22	0.25	0.43
<i>Buteogallus meridionalis</i>	MF - MO	1.80	2.28	0.87	1.15	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Buteogallus urubitinga</i>	MF - MO	0.40	0.76	1.17	0.80	0.20	0.33	0.75	0.79
<i>Buteogallus coronatus</i>	MF	0.00	0.00	0.30	0.05	•	•	•	•
<i>Rupornis magnirostris</i>	MF - MO	3.90	4.56	4.87	3.95	3.50	5.00	3.83	4.00
<i>Parabuteo unicinctus</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.04	0.05	0.00	0.33	0.00	0.00
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	MF	0.70	0.08	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Geranoaetus polyosoma</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.11	0.58	0.00
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.05	0.00	0.11	0.25	0.14
<i>Buteo platypterus</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.05	•	•	•	•
<i>Buteo brachyurus</i>	MF - MO	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Aramides ypecaha</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.00	0.00	0.43
<i>Aramides cajaneus</i>	MF - MO	1.40	3.08	1.91	1.95	0.00	0.33	0.33	1.64
<i>Gallinula galeata</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.83	0.00
<i>Gallinula melanops</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.11	0.00	0.14
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	MF	0.00	0.16	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Vanellus chilensis</i>	MF - MO	7.90	6.52	3.30	5.00	3.60	10.11	6.75	4.43
<i>Charadrius collaris</i>	MF	0.00	0.28	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Himantopus mexicanus</i>	MF	0.40	9.56	0.04	0.00	•	•	•	•
<i>Bartramia longicauda</i>	MF	3.00	2.08	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Tringa melanoleuca</i>	MF	0.50	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Tringa flavipes</i>	MF	1.00	0.12	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Columbina talpacoti</i>	MF - MO	0.10	0.52	0.30	0.50	0.00	0.11	0.08	0.00
<i>Columbina picui</i>	MF - MO	1.00	12.32	7.09	9.70	2.10	8.00	14.17	7.71
<i>Claravis pretiosa</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.00	0.05	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Patagioenas picazuro</i>	MF - MO	10.40	11.92	23.83	19.15	5.60	14.67	27.17	24.29
<i>Patagioenas maculosa</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Patagioenas cayennensis</i>	MF	0.20	0.00	0.00	4.50	•	•	•	•
<i>Zenaida auriculata</i>	MF - MO	8.60	2.72	5.87	14.15	2.90	6.44	2.83	9.21
<i>Leptotila verreauxi</i>	MF - MO	17.60	13.84	21.91	16.85	1.20	5.78	8.83	4.00
<i>Leptotila megalura</i>	MF - MO	6.90	5.72	8.96	8.80	5.80	8.67	12.50	7.29
<i>Piaya cayana</i>	MF - MO	1.30	0.64	0.70	0.30	0.00	0.33	0.67	0.36
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	MF - MO	0.20	0.08	0.00	0.20	0.20	0.00	0.00	0.00
<i>Coccyzus americanus</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Crotophaga ani</i>	MF	0.30	0.16	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Guira guira</i>	MF - MO	9.00	4.00	3.96	5.80	0.90	3.33	0.25	1.50
<i>Tapera naevia</i>	MF - MO	0.20	0.04	0.00	2.40	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Tyto alba</i>	MF - MO	0.00	0.24	0.00	0.00	0.50	0.22	0.25	0.43

<i>Megascops choliba</i>	MF - MO	0.40	0.12	0.04	0.10	2.20	0.33	1.00	1.50
<i>Megascops hoyi</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.14
<i>Glaucidium brasilianum</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.22	0.30	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>Athene cunicularia</i>	MF - MO	5.00	2.76	1.09	2.40	0.90	2.33	0.92	0.36
<i>Aegolius harrisi</i>	MF - MO	0.00	0.24	0.00	0.00	0.40	0.33	0.42	0.07
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	MF	0.20	0.12	0.00	0.05	•	•	•	•
<i>Bubo virginianus</i>	MF	0.00	0.60	0.13	0.05	•	•	•	•
<i>Asio stygius</i>	MO	•	•	•	•	0.30	0.00	0.08	0.00
<i>Nyctibius griseus</i>	MF - MO	0.40	0.12	0.00	1.00	1.10	0.00	0.00	1.64
<i>Chordeiles nacunda</i>	MF	0.20	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Lurocalis semitorquatus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14
<i>Systellura longirostris</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Setopagis parvulus</i>	MF - MO	1.10	0.08	0.00	4.60	0.80	0.00	0.00	2.29
<i>Hydropsalis torquata</i>	MF - MO	0.50	0.24	0.04	0.15	0.20	0.11	0.00	0.50
<i>Anrostomus rufus</i>	MF - MO	0.70	0.08	0.00	1.30	0.20	0.00	0.00	4.43
<i>Cypseloides rothschildi</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.05	•	•	•	•
<i>Streptoprocne zonaris</i>	MF - MO	1.50	0.04	0.48	0.25	0.00	0.00	0.00	4.93
<i>Chaetura meridionalis</i>	MF	5.30	1.68	0.30	0.50	•	•	•	•
<i>Heliomaster furcifer</i>	MF	0.20	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Sappho sparganura</i>	MO	•	•	•	•	0.00	1.56	0.83	0.50
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	MF - MO	1.80	1.68	1.78	1.65	0.40	0.22	0.17	2.64
<i>Amazilia chionogaster</i>	MF - MO	0.10	0.12	0.00	0.25	0.80	0.89	2.42	3.36
<i>Hylocharis chrysura</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.48	1.15	0.00	0.00	0.08	0.21
<i>Trogon curucui</i>	MF - MO	0.80	0.52	0.48	0.80	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Megaceryle torquata</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Chloroceryle amazona</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.15	•	•	•	•
<i>Chloroceryle americana</i>	MF - MO	0.10	0.00	0.04	0.00	0.10	0.00	0.08	0.07
<i>Momotus momota</i>	MF	0.40	0.08	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Nystalus maculatus</i>	MF - MO	0.30	0.04	0.00	0.05	0.60	0.00	0.00	0.00
<i>Ramphastos toco</i>	MF - MO	1.80	1.36	0.87	2.00	0.00	1.89	0.67	1.21
<i>Picumnus cirratus</i>	MF - MO	3.90	3.56	3.74	3.65	2.60	4.67	3.83	2.29
<i>Veniliornis mixtus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.13	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Veniliornis frontalis</i>	MF - MO	0.50	0.60	0.70	0.30	1.10	0.89	1.00	0.29
<i>Colaptes rubiginosus</i>	MF - MO	0.20	1.04	0.83	0.30	1.70	4.22	2.92	1.57
<i>Colaptes melanochloros</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.15	0.20	0.00	0.08	0.00
<i>Campephilus leucopogon</i>	MF - MO	1.50	2.76	2.78	1.15	3.20	2.11	4.42	1.21
<i>Cariama cristata</i>	MF - MO	2.60	2.60	2.87	3.40	5.80	6.11	3.92	2.79
<i>Chunga burmeisteri</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>Micrastur ruficollis</i>	MF - MO	0.20	0.36	0.48	0.15	0.20	2.78	0.50	0.00
<i>Micrastur semitorquatus</i>	MF - MO	0.10	0.56	0.22	0.05	3.20	2.22	2.50	0.57
<i>Caracara plancus</i>	MF - MO	7.30	5.92	6.61	7.65	1.50	9.11	6.58	5.43
<i>Milvago chimango</i>	MF - MO	0.00	0.28	0.04	0.20	0.10	0.44	1.25	0.50
<i>Falco sparverius</i>	MF - MO	2.60	3.40	2.00	2.50	0.30	1.00	0.58	0.21

<i>Falco rufigularis</i>	MF	0.00	0.20	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Falco femoralis</i>	MF - MO	0.60	0.80	0.13	0.40	0.30	1.00	0.58	0.36
<i>Falco peregrinus</i>	MF - MO	0.40	0.20	0.17	0.15	0.10	0.11	0.25	0.00
<i>Aratinga acuticaudata</i>	MF - MO	0.00	0.16	0.00	0.15	1.00	0.78	3.83	0.00
<i>Aratinga mitrata</i>	MF - MO	3.00	0.48	5.57	1.65	6.00	11.11	81.50	30.00
<i>Pyrrhura molinae</i>	MF	5.40	10.24	11.13	5.30	•	•	•	•
<i>Myiopsitta monachus</i>	MF	0.00	0.52	0.00	2.60	•	•	•	•
<i>Pionus maximiliani</i>	MF - MO	19.20	35.32	55.22	23.35	17.00	53.33	194.17	20.21
<i>Amazona tucumana</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.67	6.08	0.21
<i>Amazona aestiva</i>	MF - MO	50.70	19.04	22.83	29.30	1.30	0.67	0.67	2.64
<i>Batara cinerea</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.20	0.33	0.50	0.57
<i>Taraba major</i>	MF - MO	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Thamnophilus ruficapillus</i>	MF - MO	0.10	0.00	0.00	0.05	0.20	0.56	0.00	0.29
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	MF - MO	0.10	0.04	0.30	0.00	0.70	0.00	0.00	0.00
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	MF	0.60	0.28	0.48	0.35	•	•	•	•
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	MF	0.60	0.60	0.30	0.05	•	•	•	•
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	MF - MO	5.40	5.68	4.96	4.25	9.10	11.22	7.25	5.36
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	MF - MO	1.10	1.24	1.13	0.15	0.30	0.67	0.58	0.07
<i>Xiphocolaptes major</i>	MF - MO	0.90	1.48	1.57	0.70	3.80	2.22	2.58	2.79
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	MF - MO	5.90	6.44	8.30	8.35	4.10	7.00	3.58	2.50
<i>Xenops rutilans</i>	MF - MO	1.60	1.88	2.09	2.25	2.30	2.33	1.08	2.14
<i>Furnarius rufus</i>	MF - MO	0.00	0.28	0.30	1.25	0.30	0.22	0.33	0.07
<i>Cinclodes albiventris</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.22	0.25	0.07
<i>Cinclodes atacamensis</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.11	0.00	0.00
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	MF - MO	3.50	4.00	3.13	1.75	8.40	12.33	6.75	8.64
<i>Phacellodomus rufifrons</i>	MF - MO	1.60	0.56	0.13	0.60	0.00	0.11	0.00	0.00
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	MF - MO	3.10	2.56	3.52	3.50	0.60	1.00	3.67	1.07
<i>Synallaxis scutata</i>	MF	0.50	0.32	0.13	0.40	•	•	•	•
<i>Synallaxis albescens</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.05	•	•	•	•
<i>Synallaxis frontalis</i>	MF - MO	3.70	2.24	1.39	1.65	1.40	0.89	0.75	1.71
<i>Synallaxis azarae</i>	MF - MO	0.00	0.96	0.87	0.20	0.30	0.67	0.75	0.14
<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	MF - MO	0.10	0.08	0.43	0.20	0.00	1.78	0.50	0.36
<i>Phyllomyias sclateri</i>	MF - MO	1.10	1.72	2.04	1.70	1.30	4.56	0.92	4.29
<i>Myiopagis viridicata</i>	MF - MO	6.30	1.84	0.00	2.70	3.90	0.00	0.00	0.36
<i>Myiopagis caniceps</i>	MF	0.00	0.20	0.04	0.00	•	•	•	•
<i>Elaenia spectabilis</i>	MF - MO	0.30	0.00	0.00	2.10	0.50	0.00	0.00	0.07
<i>Elaenia albiceps</i>	MF - MO	0.00	0.84	0.00	0.45	0.00	0.56	0.00	0.07
<i>Elaenia parvirostris</i>	MF - MO	3.30	0.20	0.00	5.70	1.80	0.00	0.00	4.00
<i>Elaenia obscura</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.17	0.10	0.00	0.33	0.17	0.00
<i>Elaenia strepera</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.00	0.36
<i>Camptostoma obsoletum</i>	MF - MO	2.80	1.76	3.96	8.20	2.20	1.67	1.75	3.57
<i>Suiriri suiriri</i>	MF - MO	0.00	3.36	6.87	0.00	0.00	1.67	3.58	0.71
<i>Anairetes flavirostris</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•

<i>Mecocerculus leucophrys</i>	MO	•	•	•	•	0.00	1.11	4.58	0.00
<i>Serpophaga nigricans</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.08	0.07
<i>Serpophaga munda</i>	MF - MO	0.80	1.04	4.22	2.25	1.60	1.56	2.17	3.14
<i>Serpophaga griseicapilla</i>	MF - MO	0.00	0.08	0.17	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Phaeomyias murina</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.00	0.60	0.44	0.00	1.64
<i>Pseudocolopteryx dinelliana/acutipennis</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Corythopis delalandi</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	MF	0.00	0.08	0.04	0.00	•	•	•	•
<i>Phylloscartes ventralis</i>	MF - MO	4.70	3.84	5.70	3.35	1.40	5.22	5.50	4.43
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	MF	0.00	0.04	0.00	0.15	•	•	•	•
<i>Sublegatus modestus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Inezia inornata</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.05	•	•	•	•
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	MF - MO	6.90	4.08	7.70	6.40	5.00	6.67	4.33	4.57
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	MF - MO	3.10	3.56	2.91	2.15	0.00	1.89	0.58	0.29
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	MF - MO	2.10	2.20	4.00	1.50	1.00	2.67	0.58	1.21
<i>Myiophobus fasciatus</i>	MF - MO	0.60	0.92	0.00	0.95	0.80	0.56	0.00	0.64
<i>Hirundinea ferruginea</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.17	0.07
<i>Lathrotriccus euleri</i>	MF - MO	1.10	0.32	0.00	2.75	0.90	0.78	0.00	1.50
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	MF - MO	0.70	0.44	0.04	1.70	0.40	0.00	0.00	0.00
<i>Contopus fumigatus</i>	MO	•	•	•	•	0.70	0.11	0.50	0.50
<i>Contopus cinereus</i>	MF - MO	1.20	0.52	0.26	0.95	1.20	1.56	0.42	1.57
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	MF	0.00	0.12	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Lessonia rufa</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>Knipolegus cabanisi</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Knipolegus aterrimus</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.11	0.17	0.00
<i>Hymenops perspicillatus</i>	MF - MO	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Satrapa icterophrys</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21
<i>Xolmis coronatus</i>	MF	0.00	0.04	0.09	0.00	•	•	•	•
<i>Xolmis irupero</i>	MF - MO	0.20	0.56	0.26	0.00	0.30	0.56	0.92	0.21
<i>Ochthoeca leucophrys</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.08	0.07
<i>Myiotheretes striaticollis</i>	MF	0.00	0.04	0.13	0.00	•	•	•	•
<i>Machetornis rixosa</i>	MF - MO	0.00	0.60	0.00	0.00	0.00	1.44	0.00	0.21
<i>Legatus leucophaeus</i>	MF - MO	0.20	0.00	0.00	2.00	1.40	0.00	0.00	0.71
<i>Pitangus sulphuratus</i>	MF - MO	0.00	0.48	0.30	0.30	0.30	0.56	0.50	0.00
<i>Myiodynastes maculatus</i>	MF - MO	3.20	0.32	0.00	6.70	7.40	0.00	0.00	2.14
<i>Empidonomus varius</i>	MF - MO	2.60	0.00	0.00	1.55	1.90	0.00	0.00	0.71
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	MF - MO	0.20	0.28	0.00	0.20	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Tyrannus melancholicus</i>	MF - MO	3.70	1.36	0.00	3.90	4.30	0.00	0.00	2.71
<i>Tyrannus savana</i>	MF - MO	2.00	0.20	0.00	3.30	0.10	0.00	0.00	1.93
<i>Casiornis rufus</i>	MF - MO	1.00	0.36	1.22	1.60	0.00	0.00	0.08	0.29
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.00	0.00	0.07

<i>Myiarchus swainsoni</i>	MF - MO	2.80	0.08	0.04	4.95	2.40	0.11	0.00	1.57
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	MF - MO	4.50	4.68	6.83	7.80	5.40	2.22	1.42	4.29
<i>Phytotoma rutila</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Pachyramphus viridis</i>	MF - MO	1.30	0.56	0.78	1.20	1.60	0.56	0.25	1.93
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	MF - MO	1.00	0.52	0.00	0.55	1.80	0.44	0.00	0.36
<i>Pachyramphus validus</i>	MF - MO	0.00	0.08	0.00	0.00	0.10	0.22	0.00	0.14
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	MF - MO	1.40	2.12	2.22	1.60	6.80	2.78	1.50	2.36
<i>Vireo olivaceus</i>	MF - MO	10.10	0.64	0.00	10.05	7.50	0.44	0.00	4.43
<i>Cyanocorax chrysops</i>	MF - MO	13.60	17.52	15.30	11.20	12.90	18.56	19.50	9.00
<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	MF - MO	4.00	0.16	0.00	0.00	1.50	0.78	2.67	0.00
<i>Alopochelidon fucata</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	MF - MO	0.10	1.20	1.39	1.20	0.00	0.00	0.25	0.21
<i>Progne tapera</i>	MF - MO	1.60	0.04	0.00	0.00	1.30	0.00	0.00	0.86
<i>Progne chalybea</i>	MF	0.00	0.08	0.13	0.00	•	•	•	•
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00
<i>Riparia riparia</i>	MF	1.50	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Hirundo rustica</i>	MF	6.00	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	MF	3.00	0.00	0.00	0.00	•	•	•	•
<i>Troglodytes aedon</i>	MF - MO	3.80	3.76	4.74	6.45	8.40	5.22	5.75	6.64
<i>Cistothorus platensis</i>	MF	0.00	0.00	0.13	0.00	•	•	•	•
<i>Troglodytes solstitialis</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	1.42	0.00
<i>Polioptila dumicola</i>	MF - MO	0.00	0.20	0.09	0.65	0.10	0.00	0.33	0.00
<i>Catharus ustulatus</i>	MF - MO	4.40	0.00	0.00	0.55	1.10	0.00	0.00	0.14
<i>Turdus rufiventris</i>	MF - MO	9.50	8.32	5.87	10.40	7.00	5.56	4.00	7.36
<i>Turdus amaurochalinus</i>	MF - MO	11.60	3.76	2.61	12.55	0.50	0.22	0.00	1.36
<i>Turdus nigriceps</i>	MF - MO	0.10	0.12	0.17	0.00	0.00	9.11	1.50	0.14
<i>Turdus chiguanco</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.67	0.00
<i>Mimus triurus</i>	MF - MO	0.00	0.52	0.48	0.05	0.00	0.22	0.17	0.00
<i>Anthus lutescens</i>	MF - MO	0.10	1.20	0.26	1.90	0.00	0.00	0.00	1.36
<i>Paroaria coronata</i>	MF - MO	0.00	0.08	0.04	0.00	0.60	0.11	2.75	0.00
<i>Nemosia pileata</i>	MF	1.50	0.68	0.00	0.50	•	•	•	•
<i>Thlypopsis sordida</i>	MF - MO	0.70	1.28	0.48	1.10	1.50	2.78	0.00	1.36
<i>Pipraeidea melanonota</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.22	0.00	0.14
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	MF - MO	0.00	0.36	0.13	2.10	0.50	0.00	0.25	0.29
<i>Thraupis sayaca</i>	MF - MO	6.30	9.60	6.96	9.00	6.40	12.00	3.83	6.00
<i>Hemithraupis guira</i>	MF	0.50	0.12	0.35	0.75	•	•	•	•
<i>Conirostrum speciosum</i>	MF - MO	1.30	0.52	0.43	0.25	0.00	0.00	0.42	0.00
<i>Microspingus erythrophrys</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.11	1.08	0.00
<i>Poospiza ornata</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	1.25	0.00
<i>Poospiza withii</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.33	0.00	0.21
<i>Microspingus torquata</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.42	0.00
<i>Microspingus melanoleucus</i>	MF - MO	2.90	3.92	2.22	4.40	0.20	2.22	2.58	1.50
<i>Sicalis flaveola</i>	MF - MO	0.10	0.16	0.52	0.05	2.10	0.78	0.25	0.71

<i>Sicalis luteola</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.15	•	•	•	•
<i>Embernagra platensis</i>	MF - MO	0.80	0.80	1.65	2.40	0.00	0.11	0.00	0.00
<i>Volatinia jacarina</i>	MF - MO	4.80	0.40	0.00	1.10	1.00	0.11	0.00	0.00
<i>Sporophila caerulescens</i>	MF - MO	2.40	1.44	0.13	0.45	2.10	0.11	0.00	0.00
<i>Catamenia analis</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.75	0.00
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	MF - MO	0.30	1.88	2.04	1.20	1.90	0.89	3.33	1.57
<i>Tiaris obscurus</i>	MF - MO	0.10	0.32	0.26	0.05	0.00	0.11	0.83	0.36
<i>Saltator coerulescens</i>	MF - MO	1.00	0.40	0.43	5.00	1.40	0.00	0.50	0.00
<i>Saltator aurantiirostris</i>	MF - MO	1.90	1.48	1.39	6.35	6.30	2.56	4.75	3.71
<i>Saltatricula multicolor</i>	MF - MO	0.00	0.08	0.09	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Zonotrichia capensis</i>	MF - MO	12.10	17.32	13.00	9.65	16.40	10.56	12.92	16.07
<i>Ammodramus humeralis</i>	MF - MO	3.40	0.08	0.70	3.40	0.00	0.00	0.25	0.29
<i>Arremon flavirostris</i>	MF - MO	6.50	8.28	7.30	4.25	6.40	11.22	8.25	6.36
<i>Arremon torquatus</i>	MO	•	•	•	•	0.10	0.00	0.08	0.00
<i>Atlapetes citrinellus</i>	MO	•	•	•	•	0.00	0.00	0.75	0.14
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	MO	•	•	•	•	0.00	2.67	5.08	0.71
<i>Piranga flava</i>	MF - MO	1.80	2.04	1.83	0.60	0.20	2.67	0.83	1.14
<i>Pheucticus aureoventris</i>	MF - MO	0.10	0.00	0.22	0.15	0.10	0.11	3.33	0.14
<i>Cyanocompsa brissonii</i>	MF - MO	3.90	2.68	4.70	4.10	11.20	2.33	4.50	4.79
<i>Parula pitayumi</i>	MF - MO	8.30	6.80	10.87	8.05	3.70	9.78	3.33	8.57
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	MF - MO	0.10	0.32	0.00	1.15	1.20	0.00	0.00	0.36
<i>Myioborus brunniceps</i>	MF - MO	0.00	0.68	0.17	0.00	0.40	9.78	9.75	0.21
<i>Myiothlypis bivittata</i>	MF - MO	4.50	6.72	4.61	3.65	0.90	2.56	2.25	1.86
<i>Basileuterus culicivorus</i>	MF - MO	0.30	0.12	0.26	0.15	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>Psarocolius decumanus</i>	MF - MO	0.10	0.36	0.04	0.25	0.10	0.00	0.00	0.50
<i>Cacicus solitarius</i>	MF	0.00	0.00	0.00	0.15	•	•	•	•
<i>Cacicus chrysopterus</i>	MF - MO	0.00	0.04	0.00	0.05	0.40	2.00	2.42	1.43
<i>Icterus pyrrhopterus</i>	MF - MO	0.10	0.04	0.35	0.70	0.10	0.11	0.00	0.43
<i>Agelaioides badius</i>	MF - MO	1.40	1.72	0.70	1.05	2.80	1.11	2.42	0.00
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	MF - MO	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Molothrus bonariensis</i>	MF - MO	0.60	0.00	0.04	5.95	2.20	0.33	0.00	3.71
<i>Spinus magellanica</i>	MF - MO	1.80	1.08	5.30	3.80	5.50	2.89	8.08	10.21
<i>Euphonia chlorotica</i>	MF - MO	3.90	2.68	2.78	2.20	1.90	3.67	0.42	3.21
<i>Euphonia cyanocephala</i>	MF - MO	1.50	0.64	0.39	0.40	0.00	0.22	0.00	0.21

# CAPÍTULO III

## ESTACIONALIDAD DE LAS BANDADAS MIXTAS EN FRAGMENTOS DE BOSQUES VS BOSQUES CONTINUOS

G. Mangini



*“One may pass several days without seeing many birds, but now and then the surrounding bushes and trees appear to swarm with them...The bustling crowd loses no time, and each bird is occupied on its own account in searching bark, or leaf or twigs...in a few minutes, the host is gone, and the forest path remains deserted and silent as before” Bates (1863)*

## INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas de aves son grupos de forrajeo inter-específicos, diferentes especies de aves forrajean en cercanía compartiendo los recursos (Buskirk 1972). Las especies que forman bandadas mixtas mantienen activamente el vínculo a través del tiempo, mediante llamados de contacto y el desplazamiento cohesivo mientras buscan alimento. Algunas especies con ciertas características comportamentales, como ser gregarios intra-específicamente y/o por tener gran frecuencia de vocalización en un período de tiempo, juegan un papel clave en la formación y cohesión de las bandadas y generalmente estas especies se conocen como especies núcleo (Moynihan 1962, Vuilleumier 1967, Harrison y Whitehouse 2011). Las bandadas mixtas y las agregaciones por alimento son similares entre sí ya que en ambos casos las aves compartirían el recurso alimenticio. Sin embargo, las aves en las agregaciones por alimento solo convergen en una fuente de alimento y las agresiones por competencia son evidentes (Morse 1970). Por el contrario, las aves en bandadas mixtas buscan activamente el alimento y los beneficios ganados por un individuo derivan primariamente de la interacción y comportamiento de las otras aves dentro de la bandada mixta más que por la mera presencia de una fuente de alimento (Krebs 1973, Hino 2000, Greenberg 2000).

Así, emerge una pregunta intuitiva: ¿Qué beneficios ganan las aves al formar bandadas mixtas? Se han propuesto dos hipótesis que explicarían los beneficios de formar bandadas mixtas, estas hipótesis no son necesariamente excluyentes entre si y los resultados de ambas podrían estar manifestándose al mismo tiempo (Miller 1922, Moynihan 1962, Morse 1977, Beauchamp 2005, Sridhar y Shanker 2014). Por un lado la *hipótesis de eficiencia de forrajeo* y por otro lado, *hipótesis de prevención de depredación*. Los beneficios que las aves obtienen por formar bandadas mixtas seguramente cambian estacionalmente de acuerdo al ciclo de vida anual de las aves y, de hecho, las aves se comportan de manera diferente a lo largo de las estaciones mientras que las características de las bandadas mixtas varían geográficamente y con el clima (Moynihan 1962, Morse 1970, Buskirk 1972, Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Terborgh *et al.* 1990, Stotz 1993, Jullien y Thiollay 1998).

La variación estacional en bosques subtropicales de Sudamérica implica cambios drásticos en las condiciones climáticas (Hunzinger 1997, Seoane *et al.* 2013). Durante la

primavera y verano el clima es cálido, los bosques tienen gran cantidad de follaje y es en este momento cuando la mayoría de las aves, aprovechando estas condiciones, eligen reproducirse y criar sus pichones (Dinelli 1918, Auer 2007). Por el contrario, durante el otoño y el invierno, las temperaturas decrecen considerablemente, el bosque pierde toda su cobertura vegetal y se vuelve seco (Schwabe 1969, Brown *et al.* 2002, Beek y Bramao 2012). Estos cambios fenológicos resultan en un detrimento en la producción de frutos (Blendinger *et al.* 2012) o en la abundancia de artrópodos durante la estación seca (Develey y Peres 2000) representando períodos de escasez de recursos y alta demanda energética para las aves (Seoane 2013). En efecto, muchas aves migran lejos de las áreas donde el otoño e invierno se vuelven rigurosos y la demanda energética para mantener el calor y el aptitud física es alta (Chesser y Levey 1998), pero aquellas que se quedan probablemente adecuan mecanismos para afrontar estas condiciones. Uno de esos mecanismos probablemente es formar bandadas mixtas, las cuales han sido consideradas como una adaptación efectiva a condiciones difíciles (Morse 1970, Powell 1985, Klein 1988). De hecho, en los bosques templados de Norteamérica donde también hay una estacionalidad marcada, las bandadas mixtas son estacionales, más bandadas mixtas se forman durante el otoño e invierno, el número de especies e individuos varía a lo largo del año y aparentemente no poseen territorios estables (Morse 1970, 1977). Por el contrario en Sudamérica, en los bosques lluviosos tropicales (Amazonia en Brasil, Ecuador, Perú), donde la temperatura mensual está sobre los 18°C y el bosque nunca pierde su follaje, las bandadas mixtas ocurren a lo largo de todo el año, reteniendo la mismas especies e individuos que comparten un territorio estable (Buskirk 1976, Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Terborgh *et al.* 1990, Jullien y Thiollay 1998).

Este patrón estacional contrastante en la formación de bandadas mixtas entre los bosques lluviosos tropicales y templados, sugiere que la formación de bandadas mixtas es una respuesta frente a las condiciones que se presentan en los periodos más secos y fríos de los bosques templados (Davis 1946, Morse 1970, Berner y Grubb 1985) y lo mismo podría estar ocurriendo en los bosques Subtropicales del Noroeste Argentino donde la variación estacional es drástica.

Cambios repentinos en la configuración espacial de los bosques podrían crear también malas condiciones para las aves. La fragmentación de una masa continua de

bosque como consecuencia de la expansión agrícola y deforestación, genera pérdida de la biodiversidad e incrementa el aislamiento (Stouffer y Bierregaard 1995, Maldonado-Coelho y Marini 2001, Villard 2014, Torella *et al.* 2007, Adamoli *et al.* 2008, Brand *et al.* 2009). La remoción de los bosques nativos y el reemplazo de ellos por cultivos con diferente arquitectura y fenología resultan en cambios en diversas condiciones ambientales sobre todo en el borde del fragmento. El albedo se modifica debido a cambios en el balance de la radiación (hay una mayor cantidad de radiación solar llegando al suelo durante el día, porque no hay árboles que cubran el mismo, por ende, una mayor cantidad de radiación emana durante la noche), los rangos de temperatura incrementan, tanto en la superficie como en las capas más superficiales del suelo, y la temperatura del aire puede ser significativamente mayor que las encontradas en el interior del fragmento o en las áreas cultivadas alrededor, lo que conduce a mayores tasas de desecación (Saunders 1982, Saunders *et al.* 1991, Laurance 2004). La mayor carga de radiación sobre el suelo y una tasa de desecación más elevada en los fragmentos de bosques podría conducir a alteraciones en los ciclos naturales de los ítem presa para las aves generando desfases temporales en la disponibilidad de presas o directamente una menor cantidad de presas disponibles, reduciendo oportunidades de forrajeo para las aves (Saunders 1982, Saunders *et al.* 1991, Laurance 2004). Asimismo, los paisajes fragmentados limitan el movimiento de aves paseriformes de sotobosque (Telleria y Santos 1995), pero facilitan el establecimiento de rapaces asociadas a “forest-gaps” (Thiollay 1999). Así, los fragmentos de bosque representarían pobres oportunidades de forrajeo con altas presiones de depredación para las aves en comparación con masas de bosque continuo.

En este escenario, donde se propone que las aves integran bandadas mixtas para afrontar condiciones difíciles, el bosque subtropical al pie de los andes en el Noroeste Argentino, con la fuerte presión de deforestación y la expansión agrícola sobre él, ofrece la oportunidad ideal para examinar el efecto de la estacionalidad sobre las bandadas mixtas en dos tipos de configuraciones de bosque: Fragmentos de bosque vs. Bosque continuo. Este capítulo apunta a describir el patrón estacional de formación de bandadas mixtas en fragmentos de bosque y bosque continuos con el objetivo de encontrar cuales son los elementos climáticos que promueven el comportamiento de agrupación, con el

objetivo final de testear si las aves forman bandadas mixtas para afrontar las condiciones difíciles impuestas por la fragmentación y la estacionalidad climática. Para ello se propusieron las siguientes predicciones a evaluar:

I) Si las aves forman bandadas mixtas para afrontar condiciones difíciles impuestas por el clima en el NOA, se predice que se encontrarán más bandadas mixtas con mayor número de especies e individuos durante el período seco y frío del otoño-invierno en comparación al período húmedo y cálido de primavera-verano y, en general que la probabilidad de encontrar una bandada mixta se incrementará cuando las condiciones climáticas sean más rigurosas independientemente de la estación.

II) Si los fragmentos de bosques proveen menos oportunidades de forrajeo y más presión de depredación para las aves, esperamos que las bandadas mixtas se formen más a menudo y tengan mayor número de especies e individuos en fragmentos de bosques que en bosques continuos. Sin embargo, esta predicción depende de la predominancia relativa de dos fuerzas opuestas: la creciente rigurosidad de los fragmentos de bosque y la capacidad de las aves para colonizar y perdurar en estos fragmentos. De este modo, la condición de “fragmento de bosque” podría potenciar el efecto negativo de la estacionalidad, consecuentemente tales condiciones rigurosas culminarían en una pérdida general de individuos de aves disponibles para formar bandadas mixtas y menos bandadas mixtas se encontrarán en estas extremas condiciones adversas.

Para testear estas predicciones, se comparó como las aves que forman bandadas mixtas responden a cambios estacionales en dos tipos de configuración de bosques, bosques continuos y fragmentos de bosques con diferentes grados de aislamiento bajo diferentes condiciones climáticas de temperatura y humedad. Así, estudiando el patrón de formación de bandadas mixtas en fragmentos de bosques subtropicales en la Selva Pedemontana, permitirá comprender bajo qué circunstancias se forman las bandadas mixtas o, en palabras de Vuilleumier (1967) “traer algo de luz a este vínculo social especializado”.

## MÉTODOS

**Toma de datos**—Los datos obtenidos en las dos estancias se fusionaron y todas las transectas de los bosques continuos y fragmentos de bosques se consideraron homogéneas puesto que se seleccionaron previamente basándose en similitudes florísticas de grado de aislamiento y cobertura boscosa en el área buffer (Capítulo I). Cada transecta fue visitada una hora a la mañana y una hora a la tarde y fue considerada como un evento donde podría encontrarse una bandada mixta o no. Cada vez que se encontró una bandada mixta se registró la cantidad de especies e individuos que formaban parte de ella.

El área de los fragmentos y el grado de aislamiento fue calculado usando imágenes satelitales de Landsat 8 e imágenes de alta resolución de Google Earth, utilizando ArcGis 10.0 (Geoprocessing Module and Proximity Analysis Tool). Para calcular el grado de aislamiento, cada fragmento fue transformado en un polígono subdividido en cuatro cuadrantes delimitados por los ejes imaginarios Norte-Sur y Este-Oeste. Se midió la distancia mínima de cada cuadrante del polígono al bosque continuo más cercano que se encontraba dentro del área proyectada delimitada por los límites de cada cuadrante. Luego los 4 valores de distancias (uno por cada cuadrante) fueron promediados obteniendo un único valor de aislamiento por fragmento de bosque (Capítulo I).

Como se mencionó en la metodología general (Capítulo I) las estaciones fueron divididas según el régimen de precipitación de lluvias de acuerdo a registros históricos para cada localidad (Bianchi et. al. 1992, Hunzinger 1997) correspondiendo los meses de enero, febrero y marzo a la estación *húmeda tardía*, abril, mayo y junio a la *seca temprana*, julio, agosto y septiembre a la *seca tardía* y octubre, noviembre y diciembre a la *húmeda temprana*. Las transectas fueron relevadas durante 17 viajes de campo desde el 28 de junio del 2014 al 10 de febrero 2017 totalizando 388 horas de relevamiento de transectas. En cada transecta se realizaron tres mediciones de elementos climáticos al inicio de la transecta, a la media hora y al finalizar la hora, midiendo Temperatura (°C), Humedad (%), y velocidad del viento (metros/segundo). Las medidas de las variables climáticas fueron tomadas con una estación meteorológica portátil (Mini environmental Quality Meter, Sper scientific 850070).

**Análisis estadísticos**—Para evaluar si las aves muestran una tendencia a formar bandadas mixtas bajo condiciones difíciles se analizó el número de bandadas mixtas, la tasa de encuentro de las bandadas mixtas en cada estación (proporción de bandadas mixtas registradas según el número de transectas recorridas por estación) y el número de especies e individuos que formaban parte de ellas, en relación al tipo de configuración de bosque (fragmentos de bosque vs. bosque continuo), grado de aislamiento de los fragmentos, y las variables climáticas: temperatura y humedad.

A pesar de que trabajos previos han mencionado que las condiciones microclimáticas cambian luego de que un bloque de bosque continuo ha sido fragmentado (Saunders 1982, Saunders *et al.* 1991, Laurance 2004), se evaluó las características climáticas de los mismos en comparación a los bosques continuos para asegurarse de que estos representarán condiciones diferenciales para las aves. Luego de comprobar la normalidad (Shapiro-Wilk's tests; P-valor >0.05) se realizó *Mann-Whitney U-test* para evaluar la temperatura, humedad y velocidad del viento (dado que estas variables no siguieron una distribución normal). Dado que al parecer, la composición de las bandadas mixtas son en gran medida el resultado de la co-ocurrencia de especies en un lugar (Powell 1979, Hutto 1994, Aleixo 1997) y probablemente existan diferencias en el número de especies registradas en cada tipo de configuración de bosque se realizó un *Mann-Whitney U-test* ( $\alpha$ -nivel=0.05) para evaluar posibles diferencias en el número de especies presentes en cada tipo de bosque y una regresión logística entre el número de especies registradas en cada transecta y la presencia o ausencia de bandadas mixtas, excluyendo aquellas especies que no forman bandadas mixtas según observaciones personales (aves caminadoras, acuáticas, halcones, nocturnas, golondrinas, vencejos, loros y palomas).

Para evaluar estacionalidad y tipo de configuración de bosque en función del número de bandadas mixtas se realizó un test de  $\chi^2$  del número de bandadas mixtas registradas en cada estación y del número de bandadas mixtas registradas según el tipo de bosque. Para evaluar las variables climáticas y cómo responden el número de especies e individuos registrados por bandada mixta, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución *poisson* revisando la sobredispersión y cuando fue necesario se modeló con distribución binomial negativa de los errores. De igual manera

se realizaron GLM con distribución binomial para evaluar la presencia-ausencia de bandadas mixtas y la proporción de especies que integraron bandadas mixtas, cuando hubo sobredispersión se trabajó con quasibinomial. En todos los casos se indica el tipo de distribución de errores utilizado como B: binomial, NB: binomial negativa, QB: quasibinomial, P: poisson. Adicionalmente, para evaluar variaciones en el corto plazo de la formación de bandadas mixtas i.e. dentro de una estación y dentro de una campaña, se realizó una regresión lineal (Shapiro-Wilks >0.05) entre el cambio de temperatura registrado y el cambio en el número de bandadas mixtas encontradas entre dos días consecutivos dentro de cada campaña. Todos los análisis fueron realizados con R software (versión 3.4.1) paquete *visreg* y MASS, Infostat (versión 2016e) y los gráficos se realizaron con GraphPrism (versión 6.01).

## RESULTADOS

Se encontraron más bandadas mixtas en bosques continuos que en fragmentos de bosques, 116 en bosques continuos y 82 en fragmentos de bosques. Las bandadas mixtas tuvieron un promedio de  $7.51 \pm 6.24$  especies y  $13.36 \pm 13.15$  individuos en bosques continuos y un promedio de  $6.59 \pm 4.14$  especies y  $11.95 \pm 8.83$  individuos en fragmentos de bosques. El número de especies e individuos formando bandadas mixtas no evidenció diferencias significativas entre ambos tipos de bosques (Mann-Whitney,  $P = 0.56$ ;  $0.99$  respectively). Sin embargo, se encontraron más especies que potencialmente podrían formar bandadas mixtas en el bosque continuo en comparación a los fragmentos de bosques (Mann-Whitney,  $P < 0.001$ ;  $\bar{X}_c 19.01$  especies  $\pm 6.07$ ;  $\bar{X}_f 15.93$  especies  $\pm 4.84$  species).

**Bandadas mixtas en el bosque continuo: estacionalidad**— El número de bandadas fue mayor durante la estación seca temprana ( $N=35$ ) y seca tardía ( $N=48$ ) que durante las estaciones húmeda temprana ( $N=16$ ) y tardía ( $N=17$ ; Tabla1;  $\chi^2$ -test,  $P < 0.001$ ). La tasa de encuentro de bandadas mixtas (número de bandadas mixtas por hora/número de transectas recorridas por estación) siguió un patrón estacional, incrementando durante las estaciones secas y disminuyendo durante las estaciones húmedas (Fig. 1AB). El número promedio por transecta de especies que potencialmente podrían formar

bandadas mixtas no mostró diferencias significativas entre las estaciones (Kruskal-Wallis  $P > 0.05$ ; húmeda tardía  $\bar{X} 19.39 \pm 5.78$ , seca temprana  $\bar{X} 16.81 \pm 5.70$ , seca tardía  $\bar{X} 18.40 \pm 6.50$  y húmeda temprana  $\bar{X} 18.20 \pm 5.43$ ) y a medida que aumentó el número de especies por transecta incrementó la probabilidad de detectar una bandada mixta (Fig 2; GLM B;  $P < 0.01$ ).

Se registró un total de 79 especies que integraron bandadas mixtas (Apéndice Tabla 1). Las bandadas mixtas tuvieron un promedio de  $7.51 \pm 6.24$  especies y  $13.36 \pm 13.15$  individuos (Tabla 1). El número de especies e individuos registrados dentro de bandadas mixtas no mostró diferencias significativas entre las estaciones (GLM NB,  $\chi^2_3 = 4.2$ ,  $P = 0.23$  para especies y  $\chi^2_3 = 2.52$ ,  $P = 0.47$  para individuos). La tendencia a formar bandadas mixtas por parte de las aves (Número de especies registradas dentro de bandadas mixtas/Número de especies registradas) presentó diferencias significativas entre las estaciones (Fig. 3; GLM QB,  $\chi^2_3 = 155.3$ ,  $P < 0.001$ ), la mayor tendencia se registró durante las estaciones secas, donde el 32.14% de las especies registradas formaron bandadas mixtas en la estación seca temprana, el 24.34% en la estación seca tardía, el 11.54% en la estación húmeda temprana y el 17.24% en la estación húmeda tardía. La proporción de individuos registrados dentro de bandadas mixtas incrementó durante las estaciones secas y disminuyó durante las estaciones húmedas (Fig. 4A)

**Bandadas mixtas en los fragmentos de bosques: estacionalidad**— El número de bandadas fue mayor durante la estación seca tardía (N=40) y seca temprana (N=20) que durante las estaciones húmeda temprana (N=13) y húmeda tardía (N=9; Tabla 1;  $\chi^2$ -test,  $P < 0.001$ ). La tasa de encuentro de bandadas mixtas siguió un patrón estacional incrementando en las estaciones secas y disminuyendo en las estaciones húmedas (Fig 1AB). El número promedio de especies que podrían formar bandadas mixtas por transecta mostró diferencias significativas entre las estaciones (Kruskal-Wallis  $P < 0.05$ ), siendo las estaciones húmedas temprana y tardía las estaciones con mayor número de especies que podrían haber formado bandadas mixtas (húmeda tardía  $\bar{X} 15.59 \pm 5.26$ , húmeda temprana  $\bar{X} 16.54 \pm 4.80$ , seca tardía  $\bar{X} 13.22 \pm 5.36$  y seca temprana  $\bar{X} 14.89 \pm 4.56$ ).

Se registró un total de 64 especies que integraron bandadas mixtas (Apéndice tabla 1). Las bandadas mixtas tuvieron un promedio de  $6.59 \pm 4.14$  especies y  $11.95 \pm 8.83$  individuos (Tabla 1). El número de especies e individuos registrados dentro de bandadas mixtas no mostró diferencias significativas entre las estaciones (GLM NB;  $\chi^2_3 = 2.58$ ,  $P = 0.45$  para especies y  $\chi^2_3 = 5.01$ ,  $P = 0.17$  para individuos). La tendencia a formar bandadas mixtas por parte de las aves (Número de especies registradas dentro de bandadas mixtas/Número de especies registradas) presentó diferencias significativas entre las estaciones (Fig. 3; GLM QB;  $F_{3,2} = 4.83$ ,  $P < 0.001$ ). La mayor tendencia se registró durante las estaciones secas, donde el 50% de las especies registradas estuvieron dentro de bandadas mixtas en la estación seca temprana, el 40% en la estación seca tardía, el 29% en la estación húmeda temprana, y un 34% durante la estación húmeda tardía. La proporción de individuos registrados dentro de bandadas mixtas incrementó durante las estaciones secas y disminuyó durante las estaciones húmedas (Fig. 4B)

Tabla 1. Datos resumidos de las bandadas mixtas en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina (2014-2017). Número de bandadas mixtas [Número de transectas recorridas]. Número promedio de especies e individuos por bandada mixta  $\pm$  DE (min - max). C: Bosques continuos, F: Fragmentos de bosque.

		SECA		HÚMEDA	
		Temprana	Tardía	Temprana	Tardía
Número de bandadas mixtas					
	C	35 [44]	48 [52]	16 [52]	17 [40]
	F	20 [44]	40 [52]	13 [52]	9 [38]
Especies de aves	C	8.09 $\pm$ 7.04 (2-29)	6.15 $\pm$ 4.90 (2-22)	6.88 $\pm$ 3.54 (2-15)	9.65 $\pm$ 7.97 (2-29)
	F	8.05 $\pm$ 4.62 (2-17)	6 $\pm$ 4.30 (2-17)	5.77 $\pm$ 2.49 (2-10)	5.89 $\pm$ 3.72 (2-13)
Individuos	C	13.51 $\pm$ 13.52 (3-49)	12.23 $\pm$ 14.10 (3-79)	10.13 $\pm$ 7.22 (3-28)	15.59 $\pm$ 14.76 (3-58)
	F	14.41 $\pm$ 8.18 (3-29)	11.37 $\pm$ 10.31 (3-47)	8.15 $\pm$ 3.02 (4-13)	11.89 $\pm$ 9.66 (4-34)

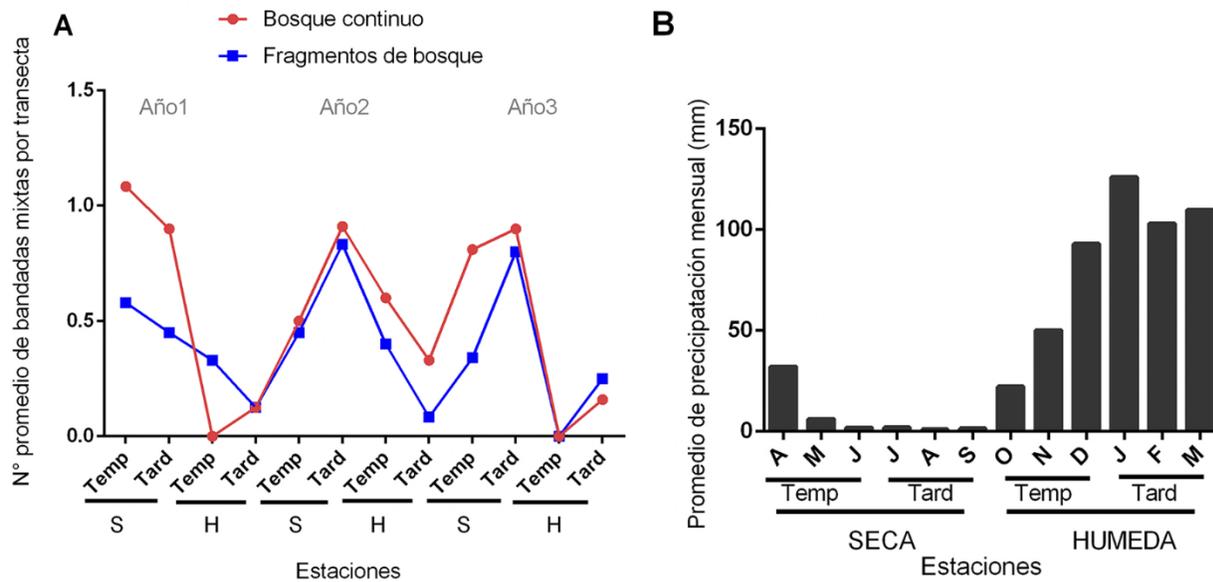


Fig. 1 A. Tasa de encuentro de bandadas mixtas por estación en bosques continuos y fragmentos de bosques (2014-2017), en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina. Temp: Temprana, Tard: Tardía, H: Humeda, S: Seca. B. Promedio de precipitación mensual para el noroeste Argentino según datos de Bianchi *et al.* (1992).

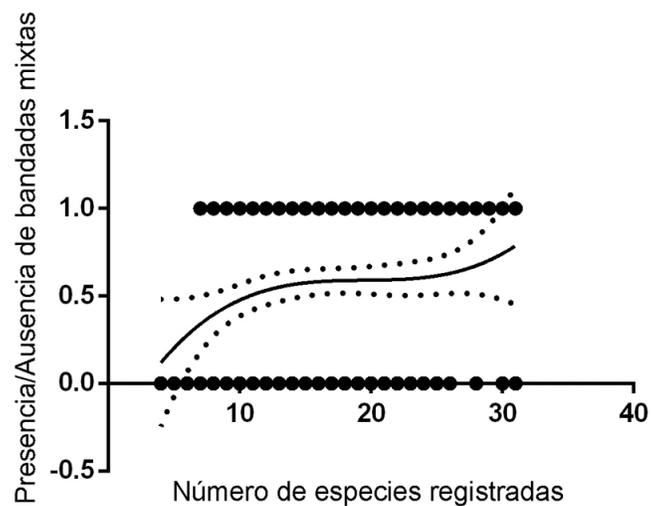


Fig. 2. Regresión logística entre el número de especies registradas en cada transecta muestreada y la presencia o ausencia de bandadas mixtas en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina (2014-2017). La probabilidad de encontrar una bandada mixta aumenta a medida que aumenta el número de especies registradas por transecta.

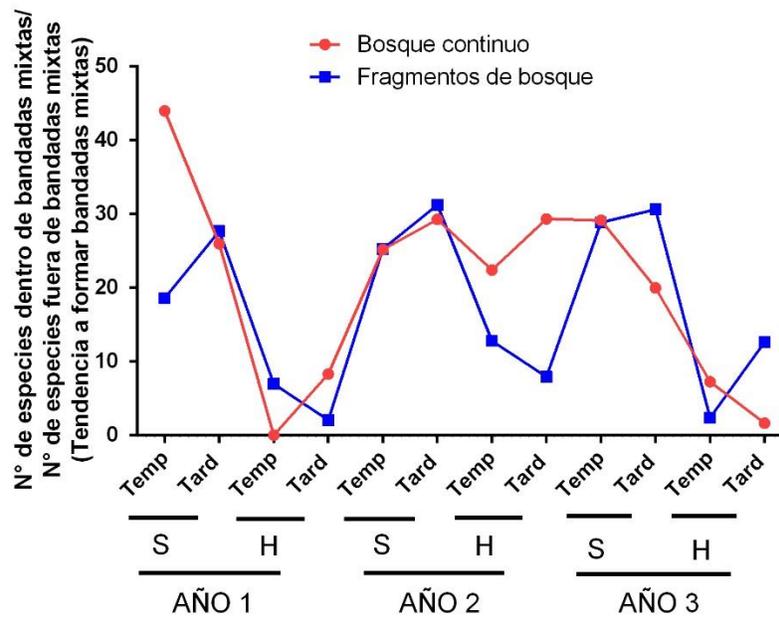


Fig 3. Tendencia a formar bandadas mixtas de las especies de aves registradas en relación a la estación en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina desde Junio 2014 a Febrero 2017. S: Seca, H: Húmedad. Temp: Temprana, Tard: Tardía.

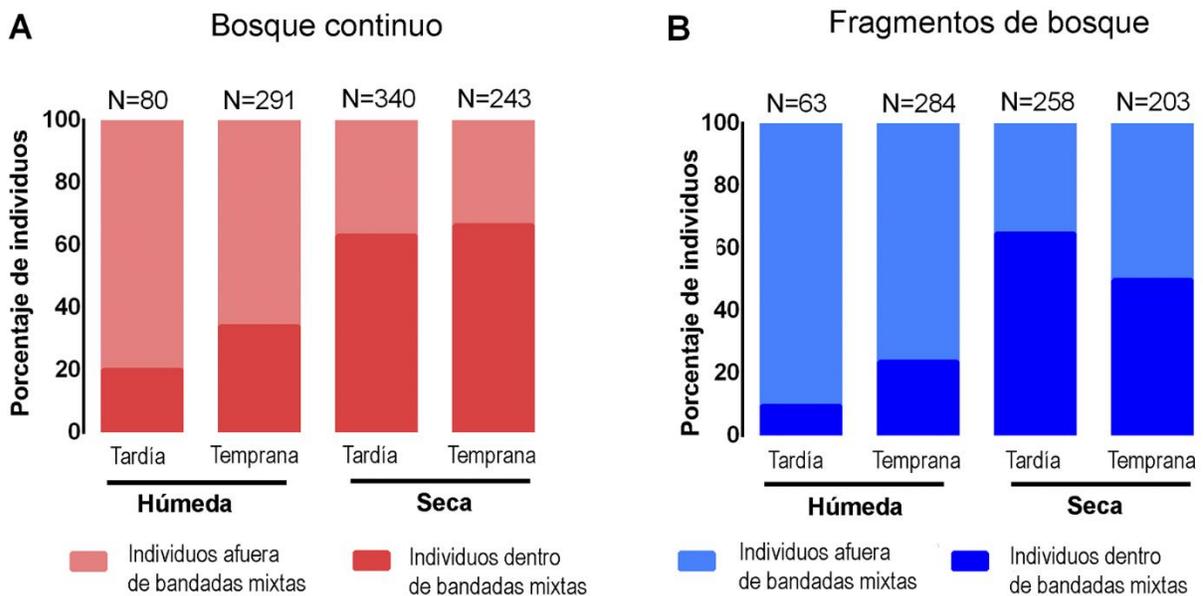


Fig 4. Porcentaje de individuos dentro y fuera de bandadas mixtas a través de las estaciones en dos configuraciones de bosque en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina de 2014-2017. N: N° de individuos

## Formación de bandadas mixtas y elementos climáticos

**A. Bosque continuo:** La probabilidad de encontrar una bandada mixta mostró una relación inversa con la temperatura a lo largo de todo el año (Fig 5A) y no mostró relación significativa con la humedad (GLM binomial  $\beta = -0.11 \pm 0.03$  SE,  $\chi^2_1 = 17.6$ ,  $P < 0.05$  para la temperatura,  $\chi^2_1 = 3.5$ ,  $P = 0.06$  para la humedad). La tendencia a integrar bandadas mixtas por parte de las especies de aves estuvo relacionada con la temperatura (término cuadrático). A medida que la temperatura decrece las aves fueron más propensas a formar bandadas mixtas (Fig. 5C) y no se encontró relación significativa con la humedad (GLM quasibinomial  $\beta = -0.0017 \pm 0.00059$  SE,  $F_{1,113} = 9.9$ ,  $P < 0.05$  para temperatura y  $F_{1,113} = 0.2$ ,  $P = 0.64$  para humedad).

El número de especies e individuos en bandadas mixtas se relacionó con la temperatura (término cuadrático). A medida que decreció las bandadas mixtas tuvieron más especies (Fig. 6A) e individuos (Fig. 6C) y no evidenciaron relación significativa con la humedad (GLM NB para especies  $\beta = -0.00078 \pm 0.00034$  SE,  $\chi^2_1 = 4.7$ ,  $P < 0.05$  para temperatura y  $\chi^2_1 = 6.52$ ,  $P = 0.010$  para humedad; para individuos  $\beta = -0.00095 \pm 0.00036$  SE,  $\chi^2_1 = 6.2$ ,  $P < 0.05$  para temperatura y  $\chi^2_1 = 0.5$ ,  $P = 0.44$  para humedad).

**B. Fragmentos de bosques:** La probabilidad de encontrar una bandada mixta mostró una relación inversa con la temperatura a lo largo de todo el año (Fig. 5B) y no mostró relación significativa con la humedad (GLM B;  $\beta = -0.09 \pm 0.02$  SE,  $\chi^2_1 = 14.2$ ,  $P < 0.05$  para la temperatura,  $\chi^2_1 = 3.2$ ,  $P = 0.07$  para la humedad). La tendencia de las especies de aves a integrar bandadas mixtas estuvo relacionada con la temperatura. A medida que la temperatura decreció las aves fueron más propensas a formar bandadas mixtas (Fig. 5D) y no se encontró relación significativa con la humedad (GLM QB  $\beta = -0.0008 \pm 0.00043$  SE,  $F_{1,68} = 3.9$ ,  $P < 0.05$  para temperatura y  $F_{1,42} = 0.2$ ,  $P = 0.64$  para humedad). El número de especies en bandadas mixtas se relacionó con la temperatura y con la humedad. A medida que decreció la temperatura y aumentó la humedad las bandadas mixtas tuvieron más especies en ellas (Fig. 6B; GLM NB,  $X^2_1 = 6.6$ ,  $P < 0.05$  para humedad y  $X^2_1 = 123.3$ ,  $P < 0.01$  para la temperatura). El número de individuos por bandada mixta solo se relacionó significativamente con la temperatura y no mostró

diferencias significativas con la humedad (Fig. 6D; GLM NB,  $X^2_1 = 9.64$ ,  $P < 0.01$  para temperatura y  $X^2_1 = 2.6$ ,  $P = 0.10$  para humedad).

### **Formación de bandadas mixtas y aislamiento**

En ambos tipos de configuración de bosques, el efecto de la temperatura estuvo igualmente representado, cuando la temperatura decrece la probabilidad de registrar una bandada mixta aumenta (Fig. 7). Para el conjunto de las bandadas mixtas entre bosque continuo y fragmentos de bosques, el modelo que mejor predijo el número de especies formando bandadas mixtas incluyó distancia al bosque más cercano (i.e. grado de aislamiento), temperatura y humedad. Menos especies son registradas en bandadas mixtas cuando el grado de aislamiento (Fig 8A; GLM P,  $P < 0.01$ ), la temperatura y la humedad incrementan. De manera similar, el número de individuos en bandadas mixtas disminuye a medida que aumenta el grado de aislamiento (Fig 8B; GLM P,  $P < 0.01$ ).

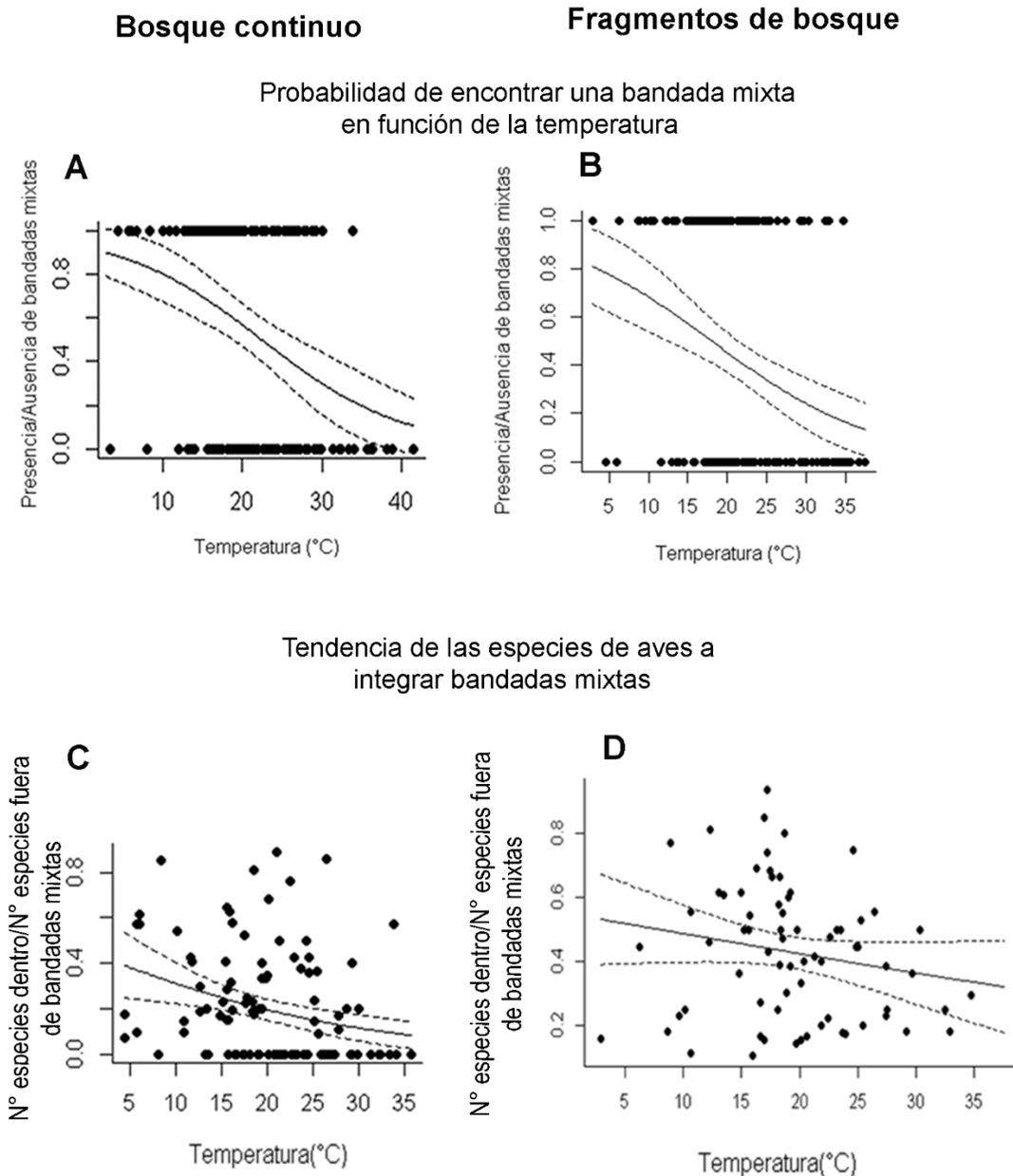


Fig. 5. A. Probabilidad de encontrar una bandada mixta en relación a la temperatura en bosques continuos y B. en fragmentos de bosques. C. Tendencia a formar bandadas mixtas en relación a la temperatura en bosques continuos y D. en fragmentos de bosques. Desde Junio 2014 a Febrero 2017 en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina

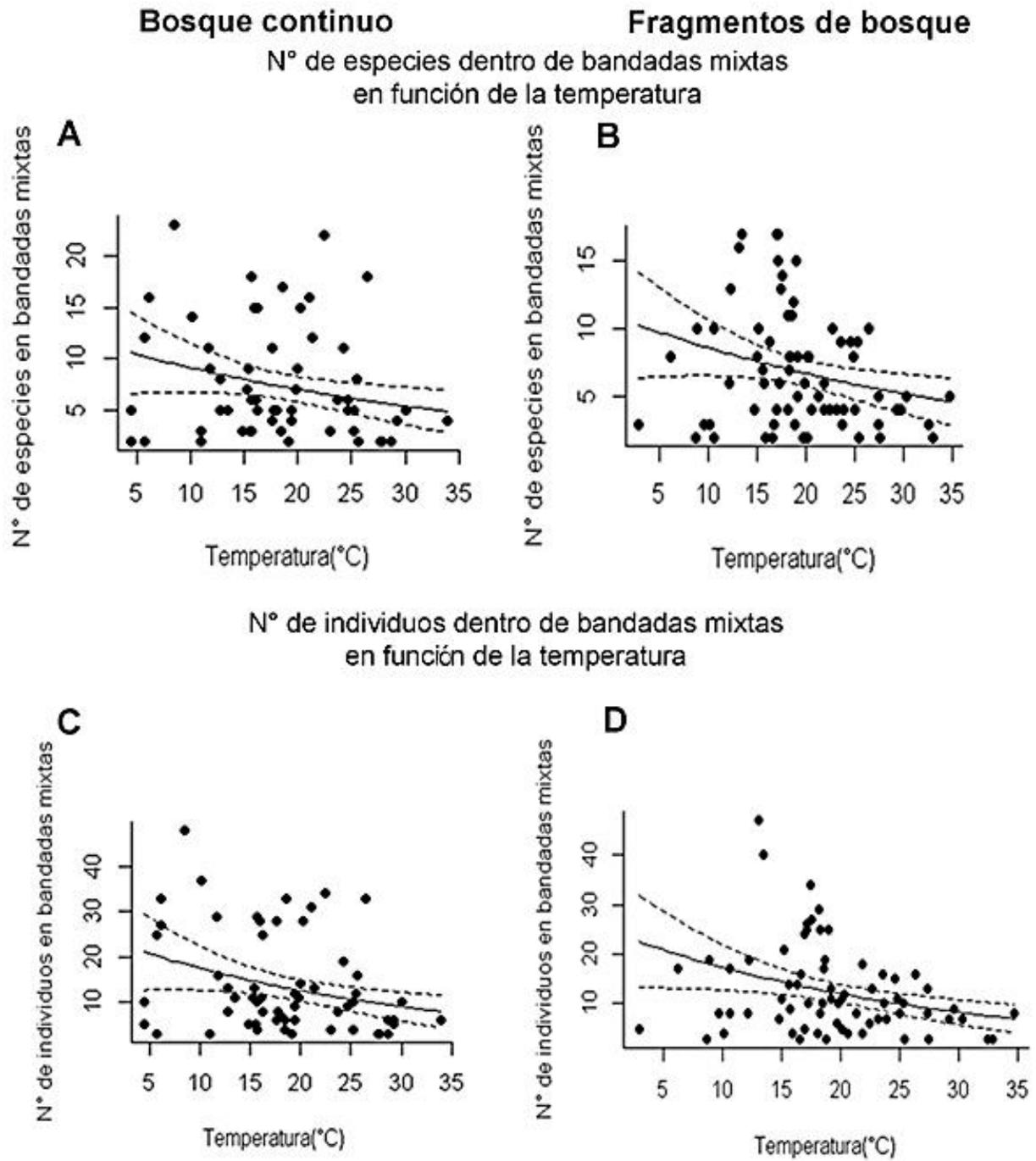


Fig 6. N° de especies dentro de una bandada mixta en relación a la temperatura en bosques continuos y B. en fragmentos de bosques. C. N° de individuos dentro de una bandada mixta en relación a la temperatura en bosques continuos y D. en fragmentos de bosque. Desde Junio 2014 a Febrero 2017 en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina

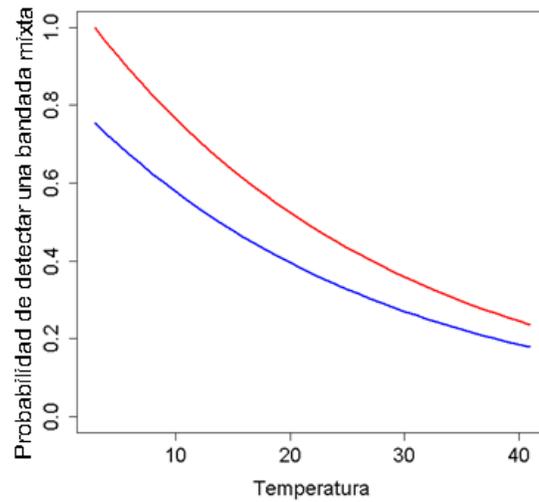


Fig 7. Probabilidad relativa de encontrar una bandada mixta en función de la temperatura a lo largo de todas las estaciones y en dos configuraciones de bosques en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina (desde 2014-2017). La línea roja representa bosques continuos y la azul fragmentos de bosques.

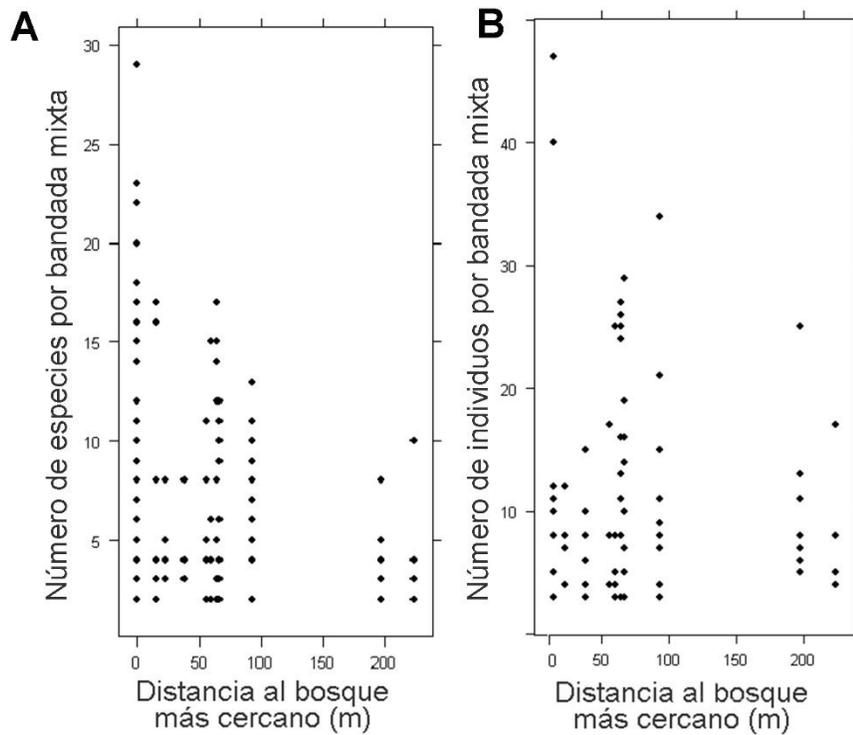
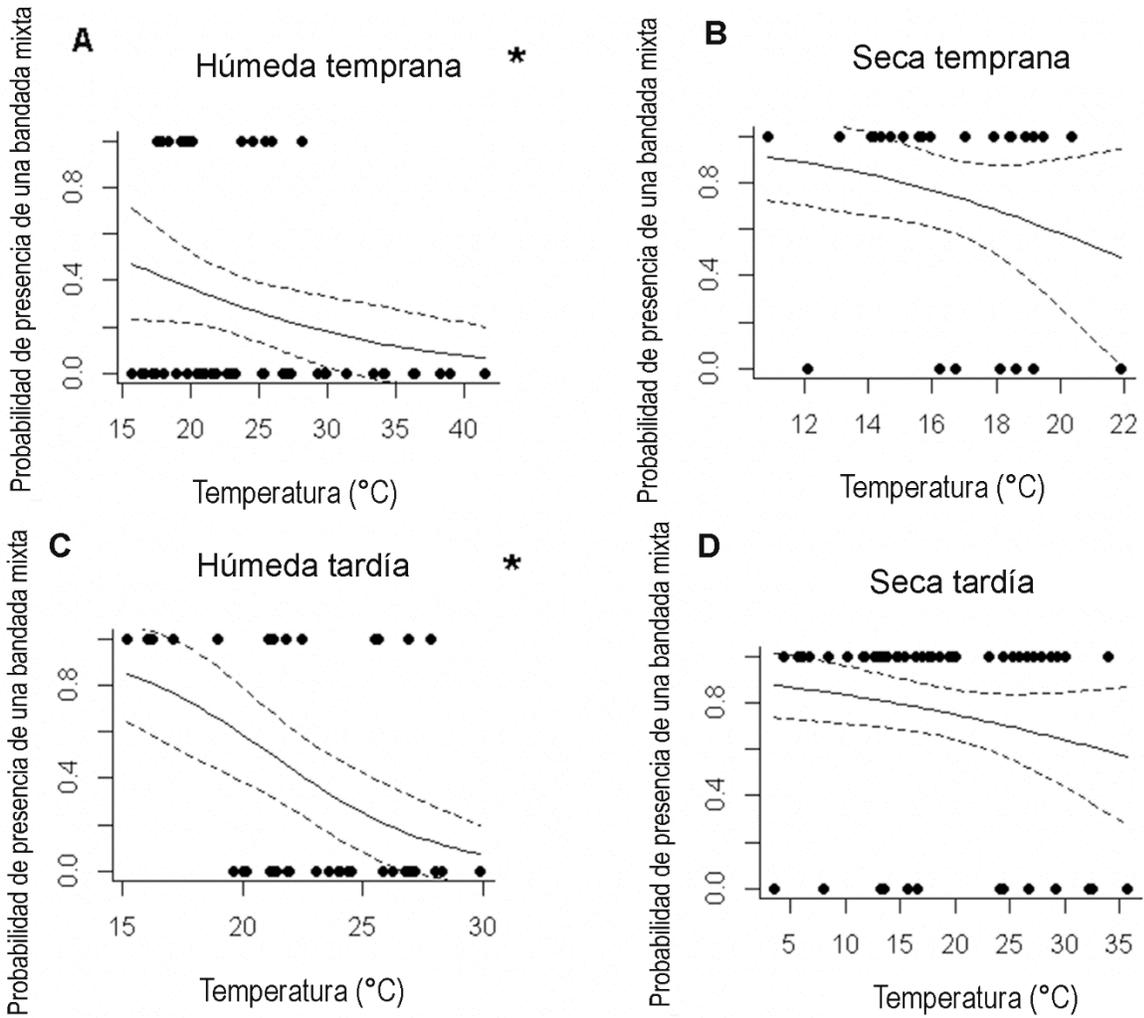


Fig 8. Número de especies e individuos por bandada mixta en relación al grado de aislamiento. A. Número de especies B. Número de individuos en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina desde 2014-2017.

**Formación de bandadas mixtas respuestas en el corto plazo—** La presencia/ausencia de bandadas mixtas estuvo inversamente relacionada con la temperatura, solo dentro de las estaciones húmedas (Fig 9AC; GLM B, para la estación húmeda tardía  $\beta = -0.29 \pm 0.10$ ,  $X^2_{1,45} = 8.27$ ,  $P < 0.05$  y para la estación húmeda temprana  $\beta = -0.09 \pm 0.05$ ,  $X^2_{1,44} = 4.38$ ,  $P < 0.05$ ). Dentro de las estaciones secas no hubo relaciones significativas con ninguna de las variables climáticas medidas (Fig 9BD; GLM B, para la estación seca tardía  $X^2_{1,65} = 2.23$ ,  $P = 0.13$  y para la estación seca temprana  $X^2_{1,64} = 1.74$ ,  $P = 0.18$ ). La tendencia a formar bandadas mixtas no estuvo relacionada a ninguna de las variables climáticas medidas dentro de las estaciones (Estación húmeda: GLM QB,  $F_{1,45} = 3.1$ ,  $P = 0.08$  para la temperatura,  $F_{1,44} = 0.6$ ,  $P = 0.43$  para humedad; Estación seca: GLM QB,  $F_{1,65} = 1.57$ ,  $P = 0.21$  para temperatura y  $F_{1,64} = 0.1$ ,  $P = 0.74$  para humedad). El cambio diario en la tasa de encuentro de bandadas mixtas estuvo relacionado inversamente con el cambio diario de la temperatura, tanto a lo largo de todo el año (Fig. 10; LM  $\beta = -0.045 \pm 0.012$  SE,  $P < 0.001$ ) como dentro de las estaciones húmedas y secas (LM  $\beta = -0.046 \pm 0.01$  SE,  $P < 0.05$  para las estaciones húmedas LM  $\beta = -0.041 \pm 0.01$  SE,  $P < 0.05$  para las estaciones secas).



\* Significativo

Fig. 9. Probabilidad de presencia de una bandada mixta dentro de las estaciones en relación a la temperatura. A. Estación Húmeda temprana. B. Estación Seca temprana. C. Estación Húmeda tardía. D. Estación Seca tardía.

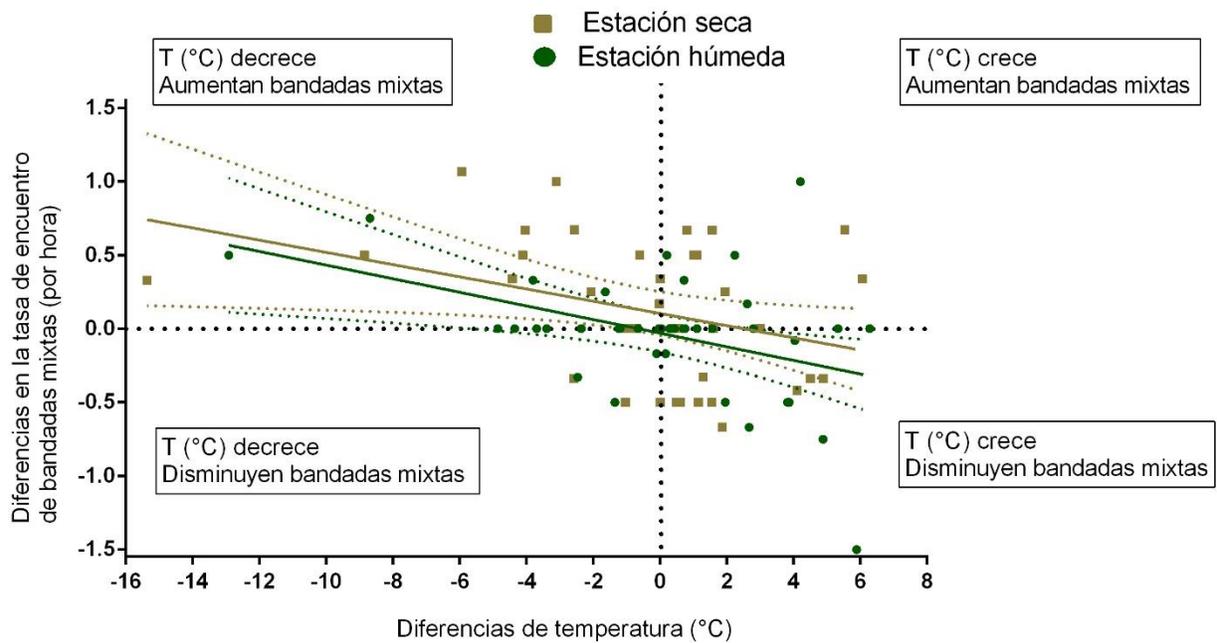


Fig 10. Regresión lineal entre cambios en la temperatura y cambios en la tasa de encuentro de bandadas mixtas (número de bandadas mixtas/horas) entre días consecutivos en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina (2014-2017). En marrón claro se presenta la regresión lineal dentro de las estaciones secas. En verde se presenta la regresión lineal dentro de las estaciones húmedas. Cada cuadrante representa un tipo diferente de relación y la tendencia general muestra que con cada detrimento en la temperatura, entre dos días consecutivos, se forman más bandadas mixtas.

**Elementos climáticos: bosques continuos y fragmentos de bosques**—El bosque continuo es más frío que los fragmentos de bosque (Fig 11A; Mann-Whitney U-test,  $P < 0.05$ ;  $\bar{X} = 20.55 \pm 7.02^\circ\text{C}$ ; rango 3.50-41.50°C en bosques continuos y  $\bar{X} = 22.08 \pm 6.89^\circ\text{C}$ ; rango 2.93-41.20°C en fragmentos de bosque). Los fragmentos de bosque fueron más calientes a lo largo de todas las estaciones, pero sólo durante la estación seca temprana se encontraron diferencias significativas entre los dos tipos de bosques (Mann-Whitney U-test,  $P < 0.01$ ;  $\bar{X} = 15.78 \pm 3.21^\circ\text{C}$  en bosques continuos y  $\bar{X} = 17.15 \pm 3.55^\circ\text{C}$  en fragmentos de bosque). Los fragmentos de bosque fueron siempre más secos que los bosques continuos en todas las estaciones (Fig 11B; T-test,  $P < 0.01$ ;  $\bar{X} = 64.24 \pm 17.21\%$ , rango 22.63-93.73% en bosques continuos y  $\bar{X} = 57.75 \pm 18.70\%$ , rango 5.66-96.33% en fragmentos de bosques). Los bosques continuos recibieron menos efecto del viento que los fragmentos de bosque (Fig 11 C; Mann-Whitney U-test,  $P < 0.01$ ;  $\bar{X} = 0.03 \pm 0.14\text{m/sec}$ , max=1.13 m/secs en bosques continuos y  $\bar{X} = 0.12 \pm 0.29\text{ m/sec}$ , max=1.76 m/secs en fragmentos de bosque).

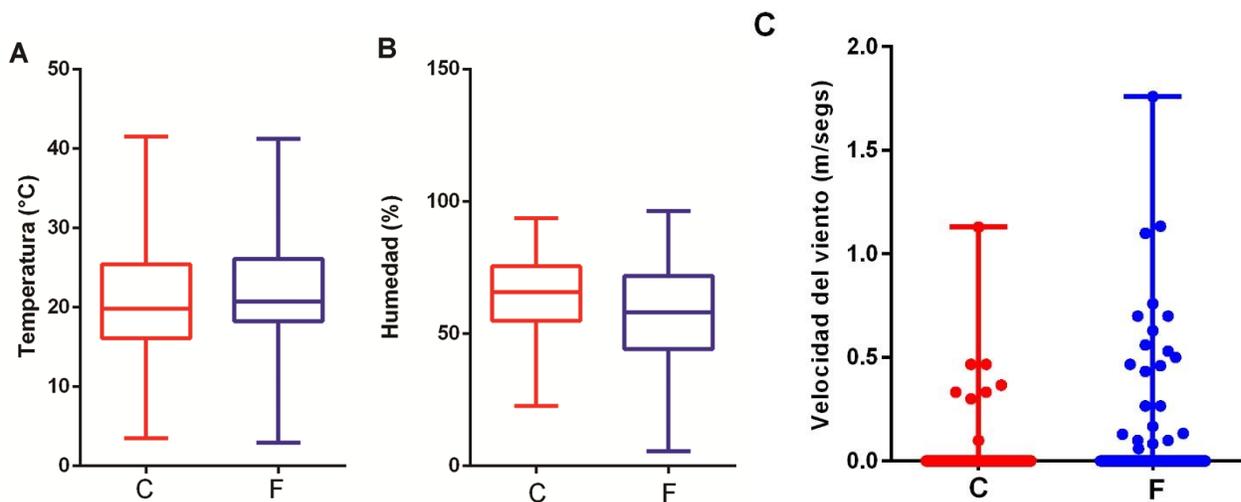


Fig. 11. Variables climáticas en relación al tipo de bosque. A. Temperatura en relación al tipo de bosque. B. Humedad en relación al tipo de bosque. C. Velocidad del viento en relación al tipo de bosque, mostrando las medidas en cada caso. C: Bosque continuo en color rojo. F: Fragmentos de bosque en color azul. Desde junio 2014 a Febrero 2017 en la Selva Pedemontana, Salta, Argentina.

## DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluó la hipótesis de que las bandadas mixtas podrían ser consideradas como un mecanismo para lidiar con las condiciones climáticas difíciles en la selva pedemontana. Se predijo que las bandadas mixtas se formarían con mayor frecuencia y tendrían mayor número de especies y una mayor proporción de individuos durante la estación seca (otoño e invierno) que durante la estación húmeda (primavera y verano), y que en general, la probabilidad de registrar una bandada mixta incrementa cuando las condiciones climáticas son más duras en comparación a condiciones benignas. Los resultados apoyan varias predicciones de esta hipótesis: (1) la formación de bandadas mixtas es estacional: las bandadas mixtas ocurrieron con más frecuencia y tuvieron más especies e individuos durante la estación seca que durante la estación húmeda, y (2) las condiciones climáticas difíciles conducen a la formación de bandadas mixtas: el número de bandadas mixtas, el número de especies e individuos en las bandadas incrementa cuando la temperatura y la humedad decrecen.

Se esperaba que si la conectividad y la probabilidad de supervivencia de los individuos son idénticas en fragmentos de bosques y bosques continuos, las bandadas mixtas se formarían con mayor frecuencia y tendrían más especies y una proporción de individuos mayor en los fragmentos de bosques por su condición que los bosques continuos. A pesar de que los fragmentos presentaron condiciones climáticas más adversas que los bosques continuos (fueron más secos y ventosos), los fragmentos tuvieron menos bandadas mixtas con menos especies e individuos. Sin embargo, la tendencia a formar bandadas mixtas por parte de las aves a lo largo de todas las estaciones fue mayor en fragmentos de bosques, lo que indica que una mayor proporción de aves presentes en los fragmentos deciden formar bandadas mixtas en comparación a los bosques continuos.

**Formar bandadas mixtas, reproducción y estacionalidad de los recursos—**Las bandadas mixtas en el área de estudio fueron mucho más comunes durante las estaciones más frías y secas y siguieron un patrón estacional. Sin embargo, también se registraron bandadas más pequeñas, con menor número de individuos en el resto del año (ver a continuación agrupación a corto plazo). Este patrón resulta en un intermedio

entre lo previamente descrito para las bandadas en bosques templados y para las bandadas en bosques tropicales. Es similar al patrón descrito en el bosque templado de Norteamérica, encontrando bandadas exclusivamente en las estaciones más frías y secas (Morse 1970, 1977) ya que se encuentran más bandadas y con mayor número de especies e individuos en el área de estudio en tales estaciones. A su vez, difiere de lo registrado en las bandadas mixtas de los bosques lluviosos tropicales (Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Terborgh *et al.* 1990, Jullien y Thiollay 1998) ya que ni el número ni el tamaño de las bandadas se mantienen constante a lo largo de todo el año. Estos patrones contrastantes de formación de bandadas mixtas entre bosques templados y bosques tropicales se relacionan a la estacionalidad en el clima, que causa cambios estacionales en la abundancia de alimento (Capítulo IV) y que podrían a su vez, imponer límites temporales en la estacionalidad de cría de las aves en cada tipo bosque (Morse 1970). Así, tanto la estacionalidad de las bandadas mixtas como la estacionalidad de la época de cría podrían estar condicionadas por cambios estacionales en la disponibilidad de alimento (Poulsen 1996, Morse 1977).

En el área de estudio subtropical y en los bosques templados, la mayoría de las bandadas mixtas fueron registradas fuera de la temporada reproductiva (Dinelli 1918, Morse 1970, Auer 2007), mientras que en los bosques lluviosos tropicales las bandadas mixtas ocurren todo el año solapándose con la estación de cría prolongada (Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Jullien y Thiollay 1998, Stouffer *et al.* 2013). En la mata atlántica más bandadas mixtas fueron registradas fuera de la estación de cría, durante la estación seca cuando la abundancia de artrópodos fue escasa (Develey y Peres 2000). En los bosques subtropicales en el Noroeste Argentino en un ambiente similar al área estudiada (Parque Nacional El Rey) menos artrópodos fueron registrados durante la estación húmeda en comparación a la estación seca (Rougès 2003), al mismo tiempo, menos frutos están disponibles durante la estación seca (Rougès y Blake 2001, Blendinger *et al.* 2012, Ruggera 2013). Consecuentemente, las especies de aves no migrantes y principalmente frugívoras en el Noroeste de Argentina deben lidiar con esta disminución en la producción de frutos. Para ello, las aves podrían unirse a bandadas mixtas y/o cambiar de una dieta primariamente frugívora a una dieta basada en el consumo de artrópodos (McKinnon *et al.* 2017) finalmente incrementando la proporción

de especies integrantes de bandadas mixtas durante las estaciones secas (Capítulo IV). Si, contrario a lo que se esperaba, la disponibilidad de artrópodos es mayor durante la estación seca, ¿podría la formación de bandadas mixtas en el Noroeste de Argentina ser una consecuencia de la disminución de alimento? En el área de estudio nuestros datos sugieren que el cambio más obvio ocurre en el tipo de ítem de artrópodo disponible más que la cantidad de artrópodos (ver capítulo IV). En conjunto, estos datos sugieren que en el área estudiada, las bandadas mixtas podrían formarse en respuestas a cambios derivados de la estacionalidad y a cambios en la calidad y no solo en la cantidad de alimento disponible (ver capítulo IV).

**Formación de bandadas mixtas, respuestas en el corto plazo**—Los mismos factores que explicaron las fluctuaciones en el comportamiento de agrupación a lo largo del año, podrían actuar dentro de cada estación. En el área de estudio, las bandadas mixtas se formaron con mayor frecuencia durante la estación seca y fría (no reproductiva), y las bajas temperaturas también explicaron la formación de bandadas dentro de cada estación con un régimen diario. Incluso durante las estaciones húmedas (reproductiva), las especies de aves tendieron a formar bandadas mixtas durante los días más fríos. De manera similar, más especies de aves integraron bandadas mixtas en un frente frío repentino en el bosque templado (Klein 1988). Dentro de las estaciones, durante los días más fríos, los artrópodos que son ectotermos, bajan su actividad, volviéndose más difíciles de encontrar por las aves (Avery y Krebs 1984) y podría explicar porque incluso dentro de estas benignas estaciones, se forman bandadas mixtas en los días más fríos. Estas respuestas a corto plazo fortalecen la idea de que las bandadas mixtas ayudan a lidiar con las consecuencias de las condiciones climáticas difíciles, independientemente de la fase del ciclo de vida en el que se encuentren las aves.

**Formación de bandadas mixtas y fragmentación**— Las bandadas mixtas en el área de estudio evidenciaron los mismos patrones estacionales y respuestas a cambios en los elementos climáticos en bosques continuos y en fragmentos de bosques. Sin embargo, contrario a las expectativas, las bandadas mixtas no fueron más comunes, o tuvieron más especies e individuos en los fragmentos de bosques que en los bosques

continuos. Dado que menos especies e individuos estuvieron disponibles en los fragmentos de bosques, y que la formación de bandadas fue una función del número de especies e individuos por transecta, se interpreta que la reducida conectividad limitó el número de especies e individuos que pueden prosperar en ellos (Maldonado-Coelho y Marini 2003, Brandt 2009, Musschenga 2016). De acuerdo al modelo que mejor explicó el número de especies en bandadas mixtas, se evidencia que el número de especies disminuye cuando el aislamiento, la temperatura y la desecación aumentan. Así, una reducción en el número de especies de aves que pueden integrar bandadas mixtas en un área determinada conduciría a menos y más pequeñas bandadas mixtas en los fragmentos. Sin embargo, al analizar proporcionalmente la cantidad de especies que deciden formar bandadas mixtas en relación a la cantidad de especies que podrían formar bandadas mixtas, los fragmentos de bosques presentaron una proporción mayor de especies que forman bandadas mixtas a lo largo de todas las estaciones. Siendo que, durante la estación seca temprana un 50% de las aves presentes formaban bandadas mixtas en fragmentos de bosques versus un 32.14% en bosques continuos, durante la estación seca tardía un 40% versus un 24.34%, durante la estación húmeda temprana un 29% versus 11.54% y durante la estación húmeda tardía un 34% versus 17.24%. Esta mayor proporción de especies que deciden formar bandadas mixtas en los fragmentos de bosques podría ser el resultado de que la única manera que tienen para subsistir en ellos es participar de bandadas mixtas. De manera similar, Mokross *et al.* (2014) también encuentra diferentes frecuencias de asociación de las aves a las bandadas según características del bosque. Aún queda por entender los beneficios particulares que cada especie podría percibir en cada configuración de bosque al participar de las bandadas, pero sin duda las decisiones de las aves de integrar una bandada mixta representan un complejo proceso de decisión.

**Conclusión—** Este capítulo presenta evidencia sólida que el número de bandadas mixtas y el número de especies e individuos incrementa estacionalmente en los períodos de supuesta menor abundancia de recursos que caracterizan a las estaciones más frías y secas en un bosque subtropical. La formación de bandadas mixtas a corto plazo estuvo relacionada a bajos valores de temperatura entre y dentro de las estaciones, indicando que las bajas temperaturas estarían actuando como “*disparadores comportamentales*” conduciendo a la formación de bandadas mixtas. Asimismo, la proporción diferencial de especies que deciden formar bandadas mixtas en ambas configuraciones de bosques pone en evidencia que las aves perciben beneficios diferenciales al formar bandadas mixtas según la configuración espacial y que el proceso de decisión de las aves sobre si integrar una bandada mixta o no, es más complejo de lo que se esperaba. Los beneficios ganados por integrar una bandada mixta aún deben ser dilucidados (Capítulo V), pero cualesquiera que ellos sean deben ser evaluados a la luz de las variaciones estacionales y de cambios en la historia de vida de las aves.

## BIBLIOGRAFÍA

ADAMOLI J., TORRELLA S., Y R. GINZBURG. 2008. La expansión de la frontera agrícola en la Región Chaqueña: Perspectivas y riesgos ambientales. *In* O. Solbrig and J. Adamoli (Eds). *Agro y Ambiente: una agenda compartida para el desarrollo sustentable*, pp. 1-33. Foro de la cadena agroindustrial Argentina.

ALEIXO A. 1997. Composition of mixed-species birds flocks and abundance of flocking species in a semideciduous forest of southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Ornithology* 5: 11-18.

AUER S. K., BASSAR R. D., FONTAINE J. J., Y T. E. MARTIN. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *The Condor* 109: 321-333.

AVERY M.I., AND J.R. KREBS. 1984. Temperature and foraging success of Great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126: 33-38.

BEAUCHAMP G. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos* 111: 403-407.

BEEK K. J., Y D. L. BRAMA O. 2012. Nature and geography of South America soils. *In* E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, G. H. (Eds.). *Biogeography and Ecology in South America*, pp. 82-111. *Monographiae Biologicae*. Springer. Dr. W. Junk N.V., Publishers, The Hague, South Netherlands.

BERNER T. O., Y T.C. GRUBB. 1985. An Experimental Analysis of Mixed-Species Flocking in Birds of Deciduous Woodland. *Ecology* 66: 1229-1236.

BIANCHI A. R., YÁÑEZ C. E., ACUÑA L. R., ELENA H. J., Y F. G. TOLABA MARTINEZ. 1992. Base de datos mensuales de precipitaciones en el noroeste Argentino – Período 1934-1990. [http://anterior.inta.gov.ar/prorenea/info/resultados/Precip\\_NOA/base\\_precipitaciones\\_noa.asp](http://anterior.inta.gov.ar/prorenea/info/resultados/Precip_NOA/base_precipitaciones_noa.asp)

BLENDINGER P. G., RUGGERA R. A., NÚÑEZ MONTELLANO M. G., MACCHI L., ZELAYA P. V., ÁLVAREZ M. E., MARTÍN E., ACOSTA O. O., SANCHEZ R., Y J. HAEDO. 2012. Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology* 81: 1298-1310.

BRANDT C. S., HASENACK H., LAPS R. R., Y S. M. HARTZ. 2009. Composition of mixed-species bird flocks in forest fragments of southern Brazil. *Zoologia* 26: 488-498.

BROWN A. D., GRAU A., LOMÁSCOLO T., Y N. I. GASPARRI. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15: 147-159.

- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- BUSKIRK W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293-310.
- CHESSER R. T., Y D. LEVEY. 1998. Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: diet, habitat, and migration revisited. *The American Naturalist* 152: 311-319.
- DAVIS D.E. 1946. A seasonal analysis of Mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology* 27:168-181.
- DEVELEY P. F., Y C. A. PERES. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 33-53.
- DINELLI L. M. 1918. Notas biológicas sobre las aves del noroeste de la República Argentina (Parte 1a.). *El Hornero* 1: 140-147.
- GREENBERG R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. *In* S. Boinski, P.A. Garber. (Eds.) *On the move: How and why animals travel in groups*, pp. 521-558. Illinois. University of Chicago Press.
- HARRISON N. M., Y M. J. WHITEHOUSE. 2011. Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour* 81: 675-682.
- HINO T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology* 31: 441-446.
- HUNZINGER H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain research and development* 17: 299-308.
- HUTTO R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96: 105-118.
- JULLIEN M., Y J. M. THIOLLAY. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understory bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252.
- KLEIN B. C. 1988. Weather-dependent Mixed-species flocking during the winter. *The Auk* 105: 583-584.
- KREBS J. R. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 51: 1275-1288.
- LAURANCE S. G. 2004. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecological Applications* 14: 1344-1357.

- MALDONADO-COELHO M., Y M.A. MARINI. 2001. Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological conservation* 116: 19-26.
- MALDONADO-COELHO M., Y M. A. MARINI. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 43: 31-54.
- MCKINNON E. A, KYSER T. K., Y STUTCHBURY B. J. M. 2017. Does the proportion of arthropods versus fruit in the diet influence overwintering condition of an omnivorous songbird? *Journal of Field Ornithology* 88: 65-79.
- MILLER R. C. 1922. The significance of the gregarious habit. *Ecology* 3: 122-126.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- MORSE D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27: 332-339.
- MOYNIHAN M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143.
- MUNN C. A., Y J. W. TERBORGH. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor* 81: 338-347.
- MUSSCHENGA M. 2016. Habitat use of mixed-species flocks and non-flocking birds in a fragmented mountain rainforest landscape in the Ecuadorian Chocó. MSc Dissertation. Utrecht University.
- POULSEN B.O. 1996. Relationships between frequency of mixed-species flocks, weather and insect activity in a montane cloud forest in Ecuador. *Ibis* 138: 466-470.
- POWELL G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevational forest. *The Auk* 96: 375-390.
- POWELL G. V. N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- ROUGÈS M. 2003. Bird community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forest. PhD Dissertation. University of Missouri, St. Louis.
- ROUGÈS M., Y J. G. BLAKE. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el parque biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *Hornero* 16: 7-15.

- RUGGERA R. A. 2013. Equivalencia ecológica en mutualismos de dispersión-frugivoría y su relación con la estructura y función de las comunidades en las yungas australes. PhD Dissertation. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- SAUNDERS D. A. 1982. The breeding behaviour and biology of the short-billed form of the white-tailed black cockatoo *Calyptorhynchus funereus*. *Ibis*, 124: 422-455.
- SAUNDERS D. A., HOBBS R. J., Y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5: 18-32.
- SCHWABE G. H. 1969. Towards an ecological characterization of the South America. *In* E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, G. H. (Eds.). *Biogeography and Ecology in South America*, pp. 113-134. *Monographiae Biologicae*. Springer. Dr. W. Junk N.V., Publishers, The Hague, South Netherlands.
- SEOANE J., VILLÉN-PÉREZ S. Y CARRASCAL L. M. 2013. Environmental determinants of seasonal changes in bird diversity of Mediterranean oakwoods. *Ecological research* 28: 435-445.
- SRIDHAR H., Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.
- STOTZ D. F. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 38: 61-75.
- STOUFFER P. C., JOHNSON E. I., Y R. O. BIERREGAARD JR. 2013. Breeding seasonality in central Amazonian rainforest birds. *The Auk* 130: 529-540.
- STOUFFER P. C., Y R. O. BIERREGAARD JR. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.
- TELLERIA J. L., Y T. SANTOS. 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological conservation* 71: 61-67.
- TERBORGH J., ROBINSON S. K., PARKER III T. A., MUNN C. A., Y N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.
- THIOLLAY J. M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8: 513-534.

TORRELLA S., GINZBURG R., Y J. ADAMOLI. 2007. Expansión agropecuaria en el chaco Argentino: Amenazas para la conservación de la biodiversidad. In: S. Matteucci (Ed) Panorama de la Ecología de paisajes en Argentina y Países Sudamericanos, pp. 53-62. Buenos Aires. Ediciones INTA.

VILLARD M. A., Y J.P. METZGER. 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51: 309-318.

VUILLEUMIER F. 1967. Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *The Condor* 69: 400-404.

## APÉNDICE

Tabla 1. Especies que formaron bandadas mixtas en bosques continuos y fragmentos de bosques

Especies	Bosques continuos	Fragmentos de bosques
<i>Piaya cayana</i>	X	
<i>Sappho sparganurus</i>	X	
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	X	X
<i>Trogon curucui</i>	X	
<i>Picumnus cirratus</i>	X	X
<i>Veniliornis frontalis</i>	X	X
<i>Colaptes rubiginosus</i>	X	X
<i>Campephilus leucopogon</i>	X	X
<i>Batara cinerea</i>	X	X
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	X	X
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	X	
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	X	X
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	X	X
<i>Xiphocolaptes major</i>	X	X
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	X	X
<i>Xenops rutilans</i>	X	X
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	X	X
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	X	X
<i>Synallaxis scutata</i>	X	
<i>Synallaxis azarae</i>	X	X
<i>Synallaxis frontalis</i>	X	X
<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	X	X
<i>Phyllomyias sclateri</i>	X	X
<i>Myiopagis caniceps</i>	X	
<i>Myiopagis viridicata</i>	X	X
<i>Elaenia spectabilis</i>	X	
<i>Elaenia parvirostris</i>	X	X
<i>Elaenia albiceps</i>	X	X
<i>Elaenia obscura</i>		X
<i>Camptostoma obsoletum</i>	X	X
<i>Suiriri suiriri</i>	X	X
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	X	
<i>Serpophaga munda</i>	X	X
<i>Serpophaga griseicapilla</i>	X	X
<i>Phylloscartes ventralis</i>	X	X
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	X	X
<i>Poecilotriccus plumbeiceps</i>	X	X
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	X	X

<i>Lathrotriccus eulerei</i>	X	X
<i>Contopus fumigatus</i>	X	
<i>Contopus cinereus</i>	X	X
<i>Knipolegus cabanisi</i>	X	X
<i>Satrapa icterophrys</i>	X	
<i>Myiodynastes maculatus</i>	X	X
<i>Empidonomus varius</i>	X	X
<i>Tyrannus melancholicus</i>		X
<i>Casiornis rufus</i>	X	
<i>Myiarchus swainsoni</i>	X	X
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	X	X
<i>Pachyramphus viridis</i>	X	X
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	X	
<i>Pachyramphus validus</i>	X	
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	X	X
<i>Vireo olivaceus</i>	X	X
<i>Cyanocorax chrysops</i>	X	X
<i>Troglodytes aedon</i>	X	X
<i>Turdus rufiventris</i>	X	
<i>Turdus nigriceps</i>	X	
<i>Turdus amaurochalinus</i>	X	X
<i>Nemosia pileata</i>	X	X
<i>Thlypopsis sordida</i>	X	X
<i>Pipraeidea melanonota</i>	X	
<i>Pipraeidea bonariensis</i>		X
<i>Thraupis sayaca</i>	X	X
<i>Hemithraupis guira</i>	X	
<i>Conirostrum speciosum</i>	X	X
<i>Poospiza melanoleuca</i>	X	X
<i>Coryphospingus cucullatus</i>		X
<i>Tiaris obscurus</i>	X	
<i>Saltator aurantiirostris</i>		X
<i>Zonotrichia capensis</i>		X
<i>Arremon flavirostris</i>	X	X
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	X	
<i>Piranga flava</i>	X	X
<i>Pheucticus aureoventris</i>	X	X
<i>Cyanocompsa brisonii</i>	X	X
<i>Setophaga pitiaiyumi</i>	X	X
<i>Myioborus bruniceps</i>	X	X
<i>Myiothlypis bivittata</i>	X	X
<i>Basileuterus culicivorus</i>	X	
<i>Psarocolius decumanus</i>	X	

---

<i>Cacicus chrysopterus</i>	X	X
<i>Icterus pyrrhopterus</i>		X
<i>Spinus magellanica</i>	X	X
<i>Euphonia chlorotica</i>	X	X
<i>Euphonia cyanocephala</i>	X	

---

# CAPÍTULO IV

## LA OFERTA DE ALIMENTO COMO PRINCIPAL ESTRUCTURADOR DE LA FORMACIÓN DE BANDADAS MIXTAS

G. Mangini



*“The basic prey and patch models include constraint assumptions that are in effect “unconstraints”...more realistic constraints restrict the forager’s ability to recognize items...” Stephens D.W. (1986)*

## INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas se integran principalmente por especies insectívoras, secundariamente por especies frugívoras, granívoras y muy ocasionalmente pueden registrarse especies nectarívoras (Buskirk 1972, Munn 1985, Sridhar y Shanker 2014, Fanjul 2016). Se encuentran más desarrolladas en bosques tropicales (Moynihan 1962, Jullien y Thiollay 1998, Arbelaez-Cortés y Marín-Gomez 2012), conteniendo especialistas de recursos que cazan artrópodos o comen frutos en un estrato o microhábitat particular (hojas secas, corteza, ramitas vivas o no, enredaderas), y obtienen su alimento con comportamientos especializados (e.g. vuelos largos, con su cuerpo colgando, recogiendo, etc.; Greenberg 2000). Las bandadas mixtas en bosques tropicales persisten a lo largo de todo el año aunque su tamaño y composición puede variar siguiendo un régimen estacional (Terborgh *et al.* 1990, Jullien y Thiollay 1998, Greenberg 2000). En contraste, las bandadas mixtas de aves en bosques templados son principalmente un fenómeno invernal, registrándose en la época no reproductiva de las aves (Morse 1970, Thiollay 1988, ver capítulos II y III). Estas variaciones estacionales de las bandadas mixtas podrían ser explicadas por diferencias estacionales en la abundancia y disponibilidad del recurso alimenticio y por los ciclos reproductivos de las aves (Davis 1946, Powell 1985, Machado 1991, Alves y Cavalcanti 1996). De hecho, se propone que la formación de bandadas mixtas es una estrategia para mejorar la eficiencia de forrajeo, donde las aves que las integran son capaces de registrar de manera más eficiente los recursos alimenticios disponibles tanto temporal como espacialmente (Moynihan 1962, Morse 1970, Srinivasan y Quader 2012). Por un lado, los integrantes de estas bandadas disminuyen la probabilidad de re-visitarse un área previamente aprovechada y vaciada por otras aves (Beauchamp 2005, Beauchamp y Ruxton 2005). Por otro, permite a los integrantes utilizar información de la posición y comportamiento de aquellos individuos exitosos en su forrajeo para incrementar la frecuencia con la que obtienen alimento y/o disminuir la varianza de la frecuencia con la que los ítems presa son capturados (Ward y Zahavi 1973, Hino 2000). La información que comparten los integrantes en bandadas mixtas puede asumirse como precisa y actualizada ya que, dada la cercanía en la cual se desplazan, los individuos pueden evaluar inmediatamente el resultado que obtienen otros integrantes al forrajear (Krause

y Ruxton 2002). Así, integrar bandadas mixtas les otorgaría a las aves beneficios en el forrajeo y podría ser un mecanismo efectivo para superar aquellas estaciones donde el alimento escasea (Morse 1970, Sridhar y Shanker 2014). Sin embargo, tal argumento está basado en evidencia indirecta de la abundancia de alimento en el ambiente sobre la formación de bandadas mixtas (ver Develey y Peres 2000). Lo que ocasiona esta falta de evidencia, es lo metodológicamente difícil que resulta la medición de la abundancia y disponibilidad del recurso alimenticio para las aves (Rougès 2003).

Los artrópodos y frutos son una importante fuente de alimento para las aves (Nazaro y Blendinger 2017). Por un lado, los artrópodos ocupan una gran diversidad de hábitats y micro-hábitats dominando los ecosistemas terrestres en términos de diversidad de especies y biomasa. Estas características son las que los convierten en un grupo taxonómicamente difícil de medir y cuantificar (Erwin 1991, Gaston 1991). Adicionalmente, no sólo la abundancia de los artrópodos podría influir en lo que las aves perciben como alimento disponible, sino también la facilidad con la que estos pueden ser detectados por las aves y por ende en su comportamiento. Esta detección por parte de las aves puede variar de acuerdo a la especie de artrópodo, estadio y hábitos de vida del mismo, lo cual además depende de las condiciones climáticas en cada momento en particular (Avery y Krebs 1984). Por ejemplo, los artrópodos, que son organismos ectotermos, aumentan su movilidad al aumentar la temperatura (Avery y Krebs 1984) y, dependiendo del tamaño y del estadio en el que se encuentren (larva o adulto alado), podrían volverse más o menos detectables para las aves. Así, no sólo el número de artrópodos registrados sino también las condiciones climáticas, el tipo, tamaño y estadio en el que se encuentran los artrópodos deberían ser considerados a la hora de evaluar la disponibilidad de alimento para las aves que integran bandadas mixtas.

Muchos integrantes de bandadas mixtas se reconocen como especies principalmente frugívoras (Moynihan 1962, Buskirk 1972). La variación estacional en los frutos disponibles para la comunidad de aves podría ocasionar que en los períodos de escasez de frutos, las especies principalmente frugívoras integren bandadas mixtas para consumir artrópodos en conjunto con el resto de los participantes insectívoros. Así, solo una evaluación precisa del tipo y abundancia de alimento esclarecería si las aves

integran bandadas mixtas como estrategia para lidiar con las variaciones estacionales en este recurso (Poulsen 1996, Develey y Peres 2000)

Los desmontes y consecuente fragmentación del hábitat generan cambios en el microclima de los bosques (Adamoli *et al.* 2008) ocasionando variaciones en el alimento disponible para las aves (Dolby y Grubbs 1998). En los fragmentos de bosque ingresa más radiación solar, permitiendo un mayor desarrollo del sotobosque, lo que proporciona elementos para el desarrollo de una mayor diversidad de insectos en tal estrato (Gascon *et al.* 1999, Bierregaard *et al.* 1992, Bicknell y Peres 2010, Laurance *et al.* 2011) y además, el establecimiento de algunas especies de plantas ornitócoras que generan un cambio en la oferta de frutos para las aves (Tabarelli *et al.* 1999; obs.pers.). A su vez Laurance (2011) detecta un efecto de desecación en los fragmentos producto de una mayor exposición a la acción del viento. En conjunto, una mayor exposición al viento y un incremento del ingreso de la radiación solar, generan desestabilizaciones en los ritmos circadianos de los artrópodos, pudiendo acelerar o acortar los ciclos predador-presa y parásito-hospedador (Geiger 1965). Esto sucede ya que los artrópodos suelen asociar su estadio reproductivo y no-reproductivo, a cambios en la temperatura u horas luz acumulada (Saunders *et al.* 1991). Así, los patrones estacionales y las modificaciones en la configuración espacial (producto de la fragmentación), repercuten en la abundancia y tipo de alimento disponible para las aves.

La Selva pedemontana es el sistema de interfase entre las húmedas selvas de montaña y el xerófilo bosque chaqueño en las áreas planas y representa el piso altitudinal de las Yungas que históricamente ha tenido la mayor presión del hombre por la búsqueda de recursos naturales (Brown 2009). La selva pedemontana es la que presenta los mayores contrastes hídricos de todos los estratos de las Yungas. Los veranos son especialmente lluviosos con precipitaciones mensuales superiores a los 100-300 mm y el período seco invierno-primavera con precipitaciones mensuales inferiores a los 10 mm. Adicionalmente, a diferencia de lo que ocurre en los otros pisos altitudinales de las Yungas, no recibe aportes adicionales de neblina (Bianchi *et al.* 1992, Hunzinger 1997, Brown *et al.* 2002, Brown 2009). Un ambiente con cambios drásticos entre las estaciones y sometido a fragmentación de hábitat como la selva pedemontana, permite evaluar si las aves deciden agruparse y formar bandadas mixtas en los períodos de disminución de

alimento y cómo responden a cambios en el recurso alimenticio a escala local y de paisaje producidos por la fragmentación. En este capítulo se describirá el patrón estacional de la abundancia de alimento para las aves que forman bandadas mixtas y se evaluará la influencia de la abundancia y tipo de alimento disponible sobre la probabilidad de presencia de bandadas mixtas y su composición.

Se espera que: (1) se formen más bandadas mixtas con más especies e individuos cuando haya una disminución de alimento, tanto de artrópodos como de frutos; (2) se formen más bandadas mixtas cuando haya una predominancia de estadios larvales (no-adultos) y menos móviles, debido a una detectabilidad diferencial de los diferentes estadios de artrópodos para las aves; (3) la composición específica de gremios integrantes de las bandadas mixtas se relacione con el tipo de alimento disponible, encontrando más especies e individuos frugívoros integrando bandadas mixtas cuando haya menor abundancia de frutos y más especies e individuos insectívoros cuando haya menos artrópodos; y (4) el efecto del tipo de configuración de bosque genere una oferta de alimento diferencial entre fragmentos de bosques y bosques continuos, encontrándose más artrópodos de sotobosque en los fragmentos de bosques que en bosques continuos.

## MÉTODOS

**Organización de los datos**—Se unificaron todas las observaciones obtenidas en bosques continuos y fragmentos de bosque de los dos sitios de estudio (Ea Miraflores y Ea el Mollar, ver Capítulo I). Se generaron tres matrices, la primera para el análisis de abundancia de alimento y formación de bandadas mixtas; cada fila representó una transecta recorrida y se completó con el dato de presencia-ausencia de bandadas mixtas, y en el caso de presencia con el número de especies e individuos en ellas. Así mismo, se completó con el número y tipos de artrópodos y frutos contabilizados en cada transecta. La segunda matriz corresponde al número de especies en bandadas mixtas por estación pertenecientes a los diferentes gremios en relación al número de frutos y número de artrópodos. Cada fila representa una bandada mixta y las columnas contienen la información de la cantidad de alimento disponible (frutos y artrópodos) y el número de especies que formó bandadas mixtas según el gremio al que pertenecían. Por último, la

tercera matriz se conformó con la abundancia y tipo de alimento disponible en cada transecta según la estación (previamente definidas en el Capítulo I como húmeda tardía, seca temprana, seca tardía y húmeda temprana) y configuración de bosque para evaluar las fluctuaciones estacionales y las diferencias entre las configuraciones de bosque. Cada fila representa una transecta recorrida y en las columnas se encuentra la configuración del bosque al que corresponde tal transecta, la estación en la que fue muestreada y la cantidad de alimento según grupo taxonómico, tamaño y estadio en el caso de los artrópodos y el número de frutos. Las matrices fueron luego analizadas y los resultados graficados con los paquetes *MASS* y *multcomp* de R (R 3.4.1 development Core team 2015).

**Abundancia de artrópodos**—Se analizaron datos de los dos años con muestras equivalentes en todas las estaciones, junio 2014 a marzo 2016. Se contabilizaron y sumaron el número total de artrópodos colectados mediante la técnica de beating y las trampas de caída para los análisis de la comunidad de artrópodos en el área de estudio (ver capítulo I). Además, se analizaron las dos técnicas de captura de artrópodos (beating y caída) por separado. Los artrópodos fueron identificados a nivel de orden, familia y especie (este último cuando fue posible) por investigadores especializados: Lic. Pablo José Ramello, Dr. Mariano Lucia y Dr. Leopoldo Jesús Alvarez pertenecientes a la División de Entomología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Se identificó el estadio de los artrópodos (larva, ninfa, pupa o adulto según el grupo), dado que diferentes estadios representan diferentes grados de movilidad y detectabilidad para las aves y finalmente se los categorizó en larvas y adultos debido a la movilidad que representa cada estadio. Cada artrópodo fue categorizado por su tamaño en una de cuatro categorías (<1 cm, 1 - 3 cm, 3 – 5 cm y más de 5 cm). Dada la escasa cantidad de artrópodos de tamaño superior a 3 cm se analizó la variación estacional en los artrópodos de <1 cm y de 1 - 3 cm. Una vez identificados los órdenes con mayor número de representantes: Lepidoptera, Hemiptera, Diptera, Coleoptera, Araneae e Hymenoptera se analizó como fue el patrón estacional de cada uno y su abundancia en cada tipo de bosque. En el caso del orden Aranae se analizó como era el patrón estacional para cada grupo de tamaño. Para el orden Lepidoptera se contabilizó

la cantidad de larvas y adultos en cada estación y según tipo de bosque. Para analizar el orden Hymenoptera se consideró separar a sus representantes en formícidos y no formícidos. En todos los casos se realizaron modelos GLM con distribución *poisson*, para identificar los patrones estacionales de abundancia de artrópodos y para determinar la abundancia de los mismos en relación al tipo de configuración de bosque. Para determinar la respuesta de las bandadas mixtas frente a la abundancia y tipo de artrópodos se trabajó con GLM con distribución binomial. Siempre se chequeó sobredispersión y cuando fue necesario se trabajó con distribución quasipoisson, binomial negativa o quasibinomial (se indica en cada caso como NB = Binomial negativa, QP = quasipoisson, P = poisson, QB=quasibinomial, B = binomial).

**Abundancia de frutos**—Para establecer la abundancia de frutos se cuantificó el número total de frutos por transecta durante los tres años de muestreo (junio 2014 – febrero 2017; ver Capítulo I). Se identificaron según familia y especie (mediante la utilización de guías específicas (Digilio y Legname 1966, Demaio *et al.* 2015) para el área de estudio y la confección de herbarios), para evaluar las diferencias en la riqueza y abundancia en ambas configuraciones de bosque. Como se menciona en el capítulo de metodología (Capítulo I), la Selva Pedemontana casi no presenta frutos ornitócoros de dosel salvo especies epífitas que alcanzan el dosel por su modo de vida (Mangini obs. pers., R. Ruggera com. pers.), por ello se consideraron dos tamaños de transecta para cada estrato, 100x4m para frutos de sotobosque y 100x10m para frutos de dosel. Finalmente se sumó la cantidad de frutos contabilizados en las dos transectas y se realizaron modelos GLM con distribución *poisson* para identificar los patrones estacionales de abundancia de frutos y para determinar la cantidad de frutos presentes en relación a la configuración del bosque. Para determinar la respuesta de las bandadas mixtas frente a la abundancia de frutos se trabajó con GLM con distribución binomial. Siempre se chequeó sobredispersión y cuando fue necesario se trabajó con distribución quasipoisson, binomial negativa o quasibinomial (se indica en cada caso como NB = Binomial negativa, QP = quasipoisson, P = poisson, QB=quasibinomial, B = binomial).

**Gremios tróficos**—Se categorizó a las especies en cada gremio particular de acuerdo al tipo de alimento consumido según las observaciones realizadas a campo a lo largo de los años de observación en conjunción con material bibliográfico general y específico para el área de estudio (Ruggera 2013, Rougès 2003; ver Apéndice Tabla 3). Aquellas especies que presentaron individuos consumiendo en mayor proporción insectos fueron consideradas insectívoras y, las especies que presentaron individuos consumiendo en mayor proporción frutos, fueron consideradas frugívoras. Se registraron especies granívoras (principalmente consumieron granos) y nectarívoras (picaflores-Trochilidae), pero estos gremios fueron excluidos de los análisis dada su escasa representatividad en las bandadas mixtas estudiadas.

Se realizaron modelos GLM con distribución *poisson* para relacionar la cantidad de especies e individuos de cada gremio que integraron bandadas mixtas con la abundancia y tipo de alimento en el ambiente (cuando fue necesario se trabajó con distribución quasibinomial y binomial negativa). Luego se analizó cada tipo de gremio en función del tipo de alimento disponible en cada estación y tipo de configuración de bosque. Los datos fueron analizados con software R versión 3.4.1, y se graficó con GraphPadPrism 6.

## RESULTADOS

### 1. Artrópodos

Se contabilizaron teniendo en cuenta ambas técnicas de muestreo 25.762 artrópodos pertenecientes a 22 órdenes (Apéndice Tabla 1). Los órdenes más representados (con más de 1000 individuos de artrópodos por orden) fueron Lepidoptera, Hemiptera, Diptera, Coleoptera, Araneae e Hymenoptera. Se registraron artrópodos de menor tamaño (<1 cm) durante las estaciones secas, tanto temprana como tardía (GLM QP  $F = 3.6$ ,  $P < 0.05$ ) mientras que, artrópodos más grandes (>1 cm) durante las estaciones húmedas tanto temprana como tardía (GLM QP  $F = 3.45$ ,  $P < 0.05$ ). Se observó que los fragmentos presentaron artrópodos de menor tamaño (<1cm) en comparación al bosque continuo (GLM QP  $F = 4.27$ ,  $P < 0.05$ ). La comunidad de artrópodos presentó un patrón estacional en cuanto al estadio adulto y no-adulto. Durante las estaciones secas se encontraron más artrópodos en estadio no-adulto que durante las estaciones húmedas (Fig 1, GLM QP,  $F = 9.07$ ,  $P < 0.01$ ).

En relación a los órdenes con mayor cantidad de representantes emergieron diferentes patrones estacionales y relaciones con la configuración del bosque. El orden **Araneae** no presentó diferencias significativas en el número total de arañas contabilizadas entre estaciones o configuración de bosque ( $X^2_3 = 5.9$ ,  $P = 0.11$  entre estaciones y  $X^2_1 = 1.2$ ,  $P = 0.25$  entre configuraciones de bosque). Sin embargo, al analizar por grupo de tamaño, sí hubo diferencias significativas entre las estaciones. En las estaciones secas (temprana y tardía) predominan arañas de menor tamaño en comparación a las estaciones húmedas (temprana y tardía, Fig 2;  $X^2_3 = 5.4$ ,  $P = 0.13$  para arañas de 0-1 cm;  $X^2_3 = 35$ ,  $P < 0.05$  para arañas de 1-3 cm). El orden **Lepidoptera** no presentó diferencias entre las configuraciones de bosque ( $P = 0.053$ ) y sí presentó diferencias significativas entre estaciones (Fig 3, AB; GLM QP,  $F = 11.8$ ,  $P < 0.01$ ), siendo la estación seca temprana la estación con más lepidópteros encontrados. Estas diferencias estacionales se manifestaron entre la proporción de larvas y adultos. El estadio larva (orugas) predomina durante la estación seca temprana y el estadio adulto durante las estaciones húmedas (Fig 3AB; GLM QB  $F = 5.72$ ,  $P < 0.01$ ). En relación a la configuración de bosque se encontró que los bosques continuos presentan una mayor cantidad de orugas (larva) en comparación a los fragmentos de bosques (Fig 3CD; GLM QB,  $F = 4.1$ ,  $P <$

0.05;  $\bar{X}_F = 3.9$  y  $\bar{X}_C = 7.1$ ) mientras que no hubo diferencias significativas para la cantidad de adultos encontrados entre las configuraciones de bosque (Fig 3 CD;  $P = 0.49$ ).

En relación al orden **Coleoptera**, se encontró que son más abundantes durante la estación seca tardía (Fig 4A; GLM quasipoisson  $F = 7.43$ ,  $P < 0.01$ ) y en los fragmentos de bosques (Fig 4B; GLM QP,  $F = 7.4$ ,  $P < 0.01$ ). El orden **Hemiptera** fue más abundante durante la estación seca tardía (Fig 4C; GLM QP,  $F = 3.19$ ,  $P < 0.05$ ) y no mostró diferencias significativas en relación a la configuración del bosque (Fig 4D; GLM QP  $F = 0.95$ ,  $P = 0.33$ ). Los **Hymenoptera no Formícidos**, presentaron mayor número de representantes durante la estación húmeda temprana y seca tardía (Fig 4 E; GLM QP  $F = 3.13$ ,  $P < 0.05$ ) y no presentaron diferencias significativas en relación al tipo de bosque (Fig 4F; GLM QP  $F = 1.04$ ,  $P = 0.31$ ). Los representantes de **Hymenoptera Formícidos** no mostraron diferencias significativas entre las estaciones (Fig 4G; GLM QP  $F = 3.32$   $P < 0.05$ , tukey a posteriori no evidencia diferencias entre las estaciones) y si presentaron diferencias en relación a la configuración de bosque, se registraron más formícidos en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo (Fig 4H; GLMP QP  $F = 13.9$ ,  $P < 0.01$ ).

Al comparar las dos técnicas de colecta de artrópodos se encontraron diferencias entre ellas. El número de artrópodos colectados por la técnica **beating** presentó diferencias significativas entre las estaciones (Fig 5A GLM NB,  $X^2_3 = 22.6$ ,  $P < 0.001$ ). La estación seca temprana presentó un mayor número de artrópodos en comparación al resto de las estaciones (Tukey,  $P < 0.05$  entre las estaciones seca temprana y húmeda tardía, seca temprana y húmeda temprana y seca temprana y húmeda tardía;  $P > 0.05$  entre el resto de las estaciones). Con respecto a la configuración de bosque, el número de artrópodos colectados por beating no presentó diferencias significativas entre fragmentos de bosques y bosques continuos (Fig 5B; GLM NB,  $X^2_1 = 0.86$ ,  $P = 0.35$ ).

El número de artrópodos colectados por las **trampas de caída** no presentó diferencias significativas entre las estaciones (Fig 5C; GLM QP,  $F = 2.62$ ,  $P = 0.055$ ), y si presentó diferencias significativas en relación a la configuración del bosque (Fig 5D; GLM QP,  $F = 10.82$ ,  $P = 0.001$ ), el número de artrópodos colectados por esta técnica fue mayor en fragmentos de bosques que en bosques continuos. Así mismo, ambas técnicas presentaron diferencias significativas en el tipo de insectos (taxones) que capturaron

(Apéndice Tabla 1;  $\chi^2$ -test,  $\chi^2_{24} = 647.07$ ,  $P < 0.01$ ). Las trampas de caída capturaron más Hymenoptera (34%) y Diptera (16%) en comparación a la técnica beating (11% y 7% respectivamente). La técnica beating capturó más Lepidoptera (15%; de los cuales el 71% fueron larvas y 29% adultos), Coleoptera (16%), Hemiptera (18%) y Aranae (18%) en comparación a las trampas de caída (Lepidoptera 3%, de los cuales 44% fueron larvas y 56% adultos, Coleoptera un 13%, Hemiptera un 9%, y Aranae un 10%)

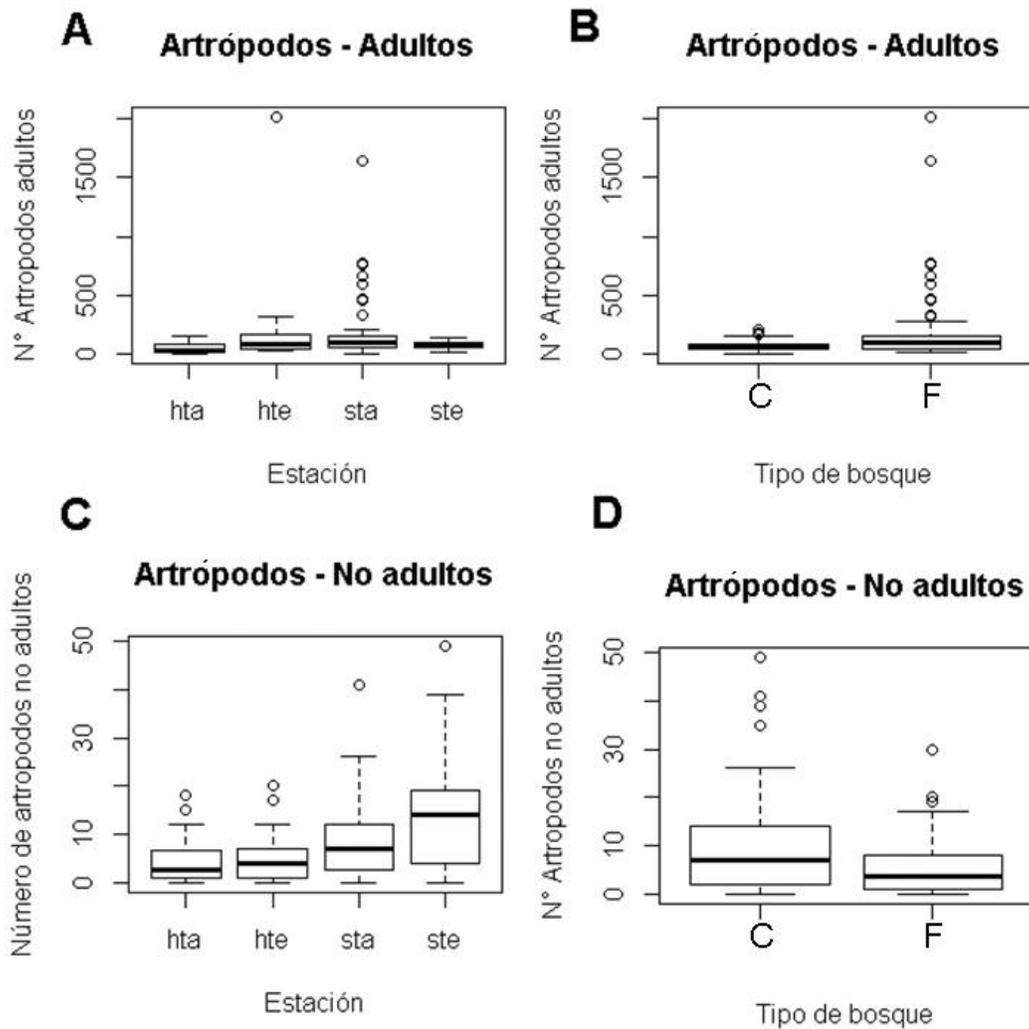


Fig 1. Estadío de los artrópodos en relación a la estación y la configuración del bosque. Hta = húmeda tardía, Hte = húmeda temprana, Sta = seca tardía, Ste = seca temprana. F = fragmentos de bosque, C= bosque continuo. A. Artrópodos adultos en relación a la estación. B. Artrópodos adultos en relación a la configuración de bosque. C. Artrópodos no-adultos en relación a la estación. D. Artrópodos no-adultos en relación al tipo de bosque. Desde Junio 2014 a Marzo 2016 para Ea. Miraflores y Ea. El Mollar

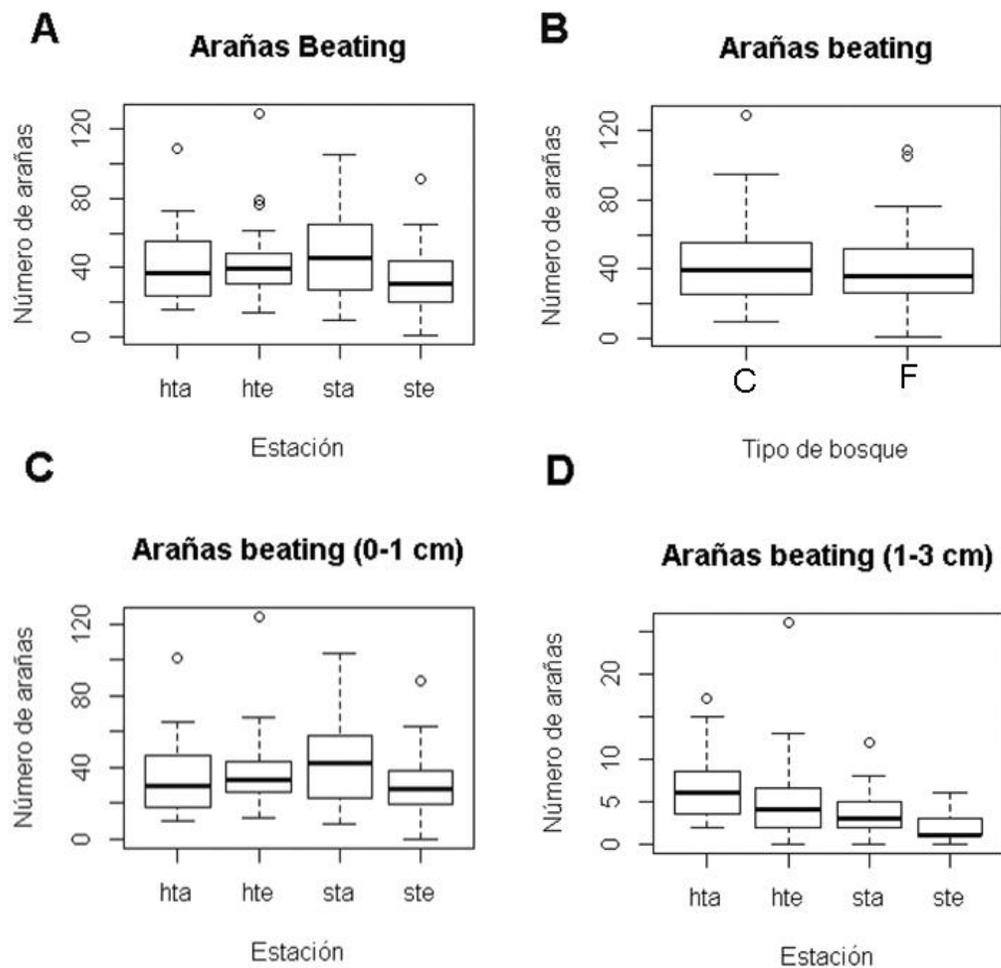


Fig 2. Abundancia del orden Araneae colectados por técnica beating en relación a la estación y al tipo de bosque. Hta = húmeda tardía, Hte = húmeda temprana, Sta = seca tardía, Ste = seca temprana. F = fragmentos de bosque, C= bosque continuo. A. N° arañas en relación a la estación. B. N° de arañas relación al tipo de bosque. C. N° de arañas de 0-1cm relación a la estación. D. N° de arañas de 1-3cm en relación a la estación. Desde Junio 2014 - Marzo 2016 para Ea. Miraflores y Ea. El Mollar

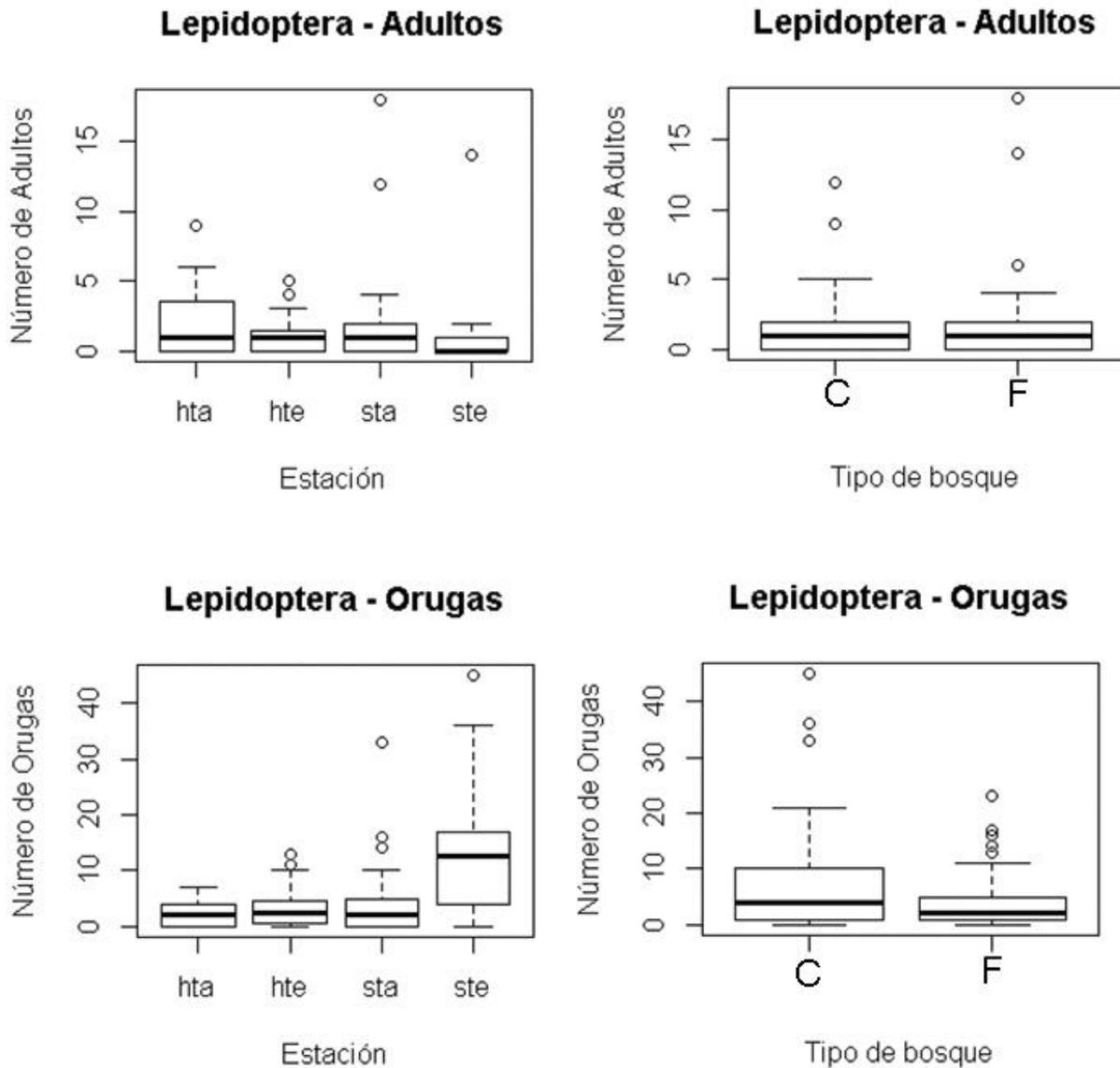


Fig 3. Abundancia del orden Lepidoptera y sus estadios adultos y orugas en relación a la estación y a la configuración de bosque. Hta = húmeda tardía, Hte = húmeda temprana, Sta = seca tardía, Ste = seca temprana. F = fragmentos de bosque, C= bosque continuo. A. Lepidoptera adultos en relación a la estación. B. Lepidoptera adultos en relación al tipo de bosque. C. Lepidoptera larvas en relación a la estación. D. Lepidoptera larvas en relación al tipo de bosque. Desde Junio 2014-Marzo 2016 para Ea. Miraflores y Ea. El Mollar

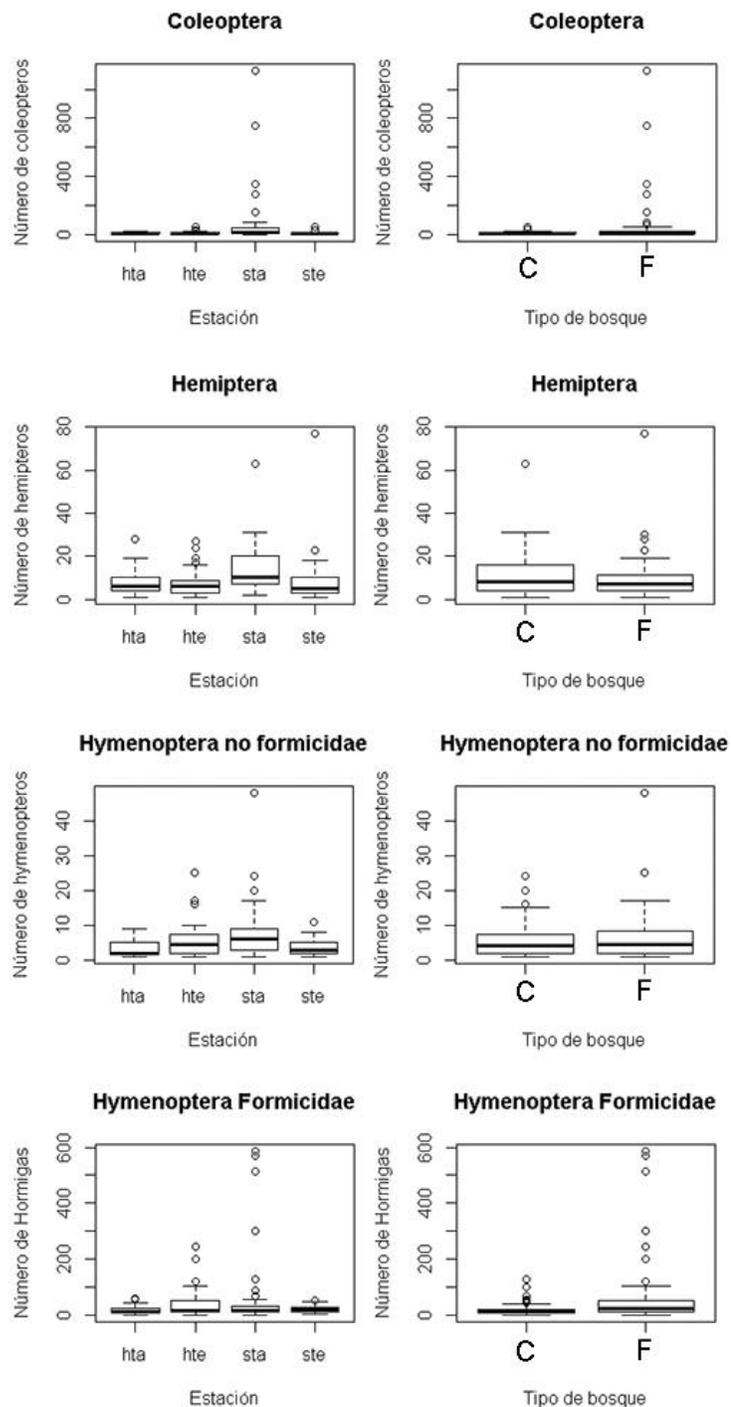


Fig 4. Abundancia de los taxones más abundantes de artrópodos en relación a la estación y al tipo de bosque. Hta = húmeda tardía, Hte = húmeda temprana, Sta = seca tardía, Ste = seca temprana. F = fragmentos de bosque, C = bosque continuo. A. Orden Coleoptera en relación a la estación. B. Orden Coleoptera en relación al tipo de bosque. C. Orden Hemiptera en relación a la estación. D. Orden Hemiptera en relación al tipo de bosque. E. Orden Hymenoptera no-formicidae en relación a la estación. F. Orden Hymenoptera no-formicidae en relación al tipo de bosque. G. Orden Hymenoptera formicidae en relación a la estación. H. Orden Hymenoptera formicidae en relación al tipo de bosque. Desde Junio 2014 - Marzo 2016 para Ea. Miraflores y Ea. El Mollar

**2. Frutos**— Se registraron 22 especies de plantas que producen frutos en bosque continuo y 21 especies en fragmentos (Apéndice Tabla 2). La abundancia anual de frutos no mostró diferencias significativas entre las dos configuraciones de bosque ( $\bar{X}_c = 279 \pm 889$ ,  $\bar{X}_f = 350 \pm 1250$ , Wilcoxon test P-value > 0.05). Al no encontrar diferencias significativas en la cantidad de frutos entre las dos configuraciones de bosques se analizó la estacionalidad de la abundancia de frutos sumando los valores de ambas configuraciones de bosque. Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de frutos entre estaciones (Apéndice Tabla 2, Apéndice Fig 1; GLM QP F = 8.1, P < 0.01). Durante la estación húmeda tardía se registró la mayor cantidad de frutos, seguida por la estación húmeda temprana, la estación seca tardía (con gran influencia de especies que fructifican en invierno y cactáceas que suelen retener mucho tiempo los frutos) y por último por la estación seca temprana (Tabla 1; Fig 5 EF).

Se encontraron diferencias en las especies de plantas que producen frutos en mayor abundancia según la configuración del bosque. Las especies que produjeron con mayor frecuencia una gran cantidad de frutos (>100 frutos por especie) en el bosque continuo fueron: *Urera baccifera* (Familia Urticaceae), *Phoradendron sp* (Familia Santalaceae), *Coccoloba sp.* (Familia Polygonaceae) y *Rivina humilis* (Familia Phytolaccaceae). En fragmentos de bosque fueron *Urera baccifera* (Familia Urticaceae), *Randia micracantha* (Familia Rubiaceae), *Smilax campestris* (Familia Smilacaceae), *Celtis iguanae* (Familia Celtidaceae), *Prockia crucis* (Familia Salicaceae), *Solanum riparium* (Familia Solanaceae), *Allophylus edulis* (Familia Sapindaceae) y *Fagara rhoifolia* (Familia Rutaceae) (esta última especie representada en un único fragmento donde había varios individuos).

Tabla 1. Promedio de abundancia de frutos con su desvío estándar en función de la estación y del tipo de bosque, para las dos estancias Ea. Mollar y Ea. Miraflores, desde Junio 2014 - Febrero 2017

Estación	Fragmentos de bosque	Bosque continuos
Húmeda tardía	941±1483	1108±1642
Húmeda temprana	531±1891	96±203
Seca tardía	7.05±26	2.65±10
Seca temprana	24±39	146±604

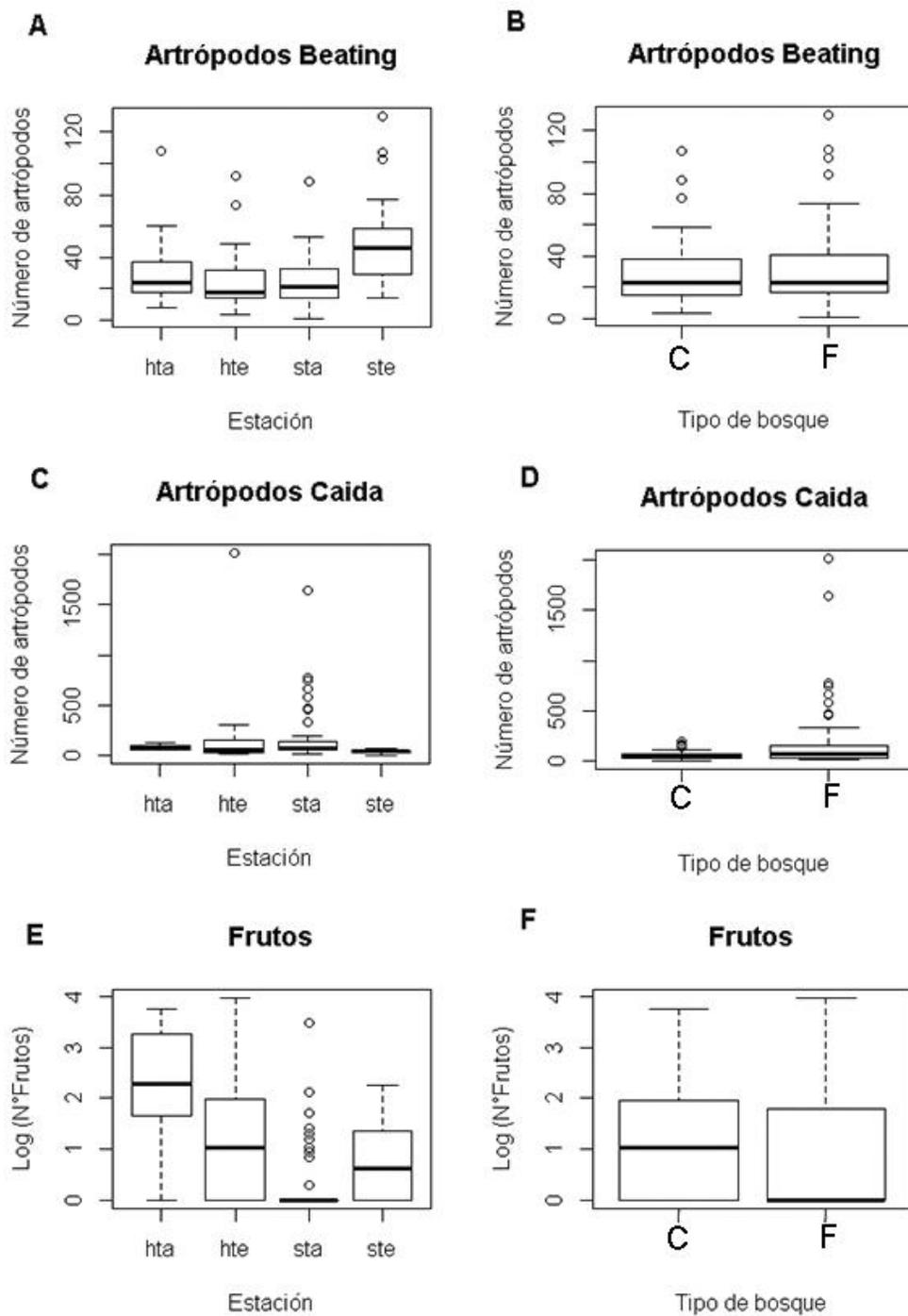


Fig 5. Abundancia de alimento en relación a la estación y al tipo de bosque. Hta = húmeda tardía, Hte = húmeda temprana, Sta = seca tardía, Ste = seca temprana. P = fragmentos de bosque, C= bosque continuo. A. Abundancia de artrópodos colectados por beating en relación a la estación. B. Abundancia de artrópodos colectados por beating en relación al tipo de bosque. C. Abundancia de artrópodos colectados por trampas de caída en relación a la estación D. Abundancia de artrópodos colectados por trampas de caída en relación al tipo de bosque. E. Abundancia de frutos en relación a la estación. F. Abundancia de frutos en relación al tipo de bosque. Desde Junio 2014 - Febrero 2017 para Ea. Miraflores y Ea. El Mollar

### 3. Bandadas mixtas según abundancia de alimento

**A. Bosques continuos:** La presencia de bandadas mixtas y la cantidad total de artrópodos, sumando los colectados por la técnica beating y la técnica de caída, no evidenció relación significativa con la presencia de bandadas mixtas (Fig 6A; GLM B,  $X^2_1 = 1.3$ ,  $P = 0.24$ ). Al analizar los artrópodos colectados según cada técnica en particular, la presencia de bandadas mixtas estuvo inversamente relacionada con la abundancia de artrópodos colectados por las trampas de caída (Fig 6B, GLM B,  $X^2_1 = 17.17$ ,  $P < 0.01$ ), a medida que disminuyó la cantidad de artrópodos, aumentó la probabilidad de encontrar una bandada mixta. Mientras que, la presencia de bandadas mixtas no mostró una relación significativa con la abundancia de artrópodos colectados por la técnica beating (GLM B,  $X^2_1 = 1.07$ ,  $P = 0.29$ ), tampoco evidenciaron una relación significativa con la presencia de bandadas mixtas la cantidad de orugas o arañas registradas (GLM B,  $X^2_1 = 0.66$ ,  $P = 0.41$  arañas;  $X^2_1 = 0.79$ ,  $P = 0.37$  orugas).

Al analizar la presencia de bandadas mixtas y el número de artrópodos en estadio adulto o larva hubo una relación marginalmente significativa y positiva con la cantidad de artrópodos en estadio larval (Fig 7B; GLM B,  $X^2_1 = 3.3$ ,  $P = 0.06$ ) y significativa con la cantidad de artrópodos adultos (Fig 7A, GLM B,  $X^2_1 = 8.5$ ,  $P < 0.05$ ), a medida que aumentó la cantidad de artrópodos adultos en el ambiente, disminuyó la probabilidad de encontrar una bandada mixta. En relación a la presencia de bandadas mixtas y la cantidad de artrópodos de diferentes tamaños se encontró una relación significativa de tipo inversa, sólo con la cantidad de artrópodos de entre 3 y 5 cm (Fig 8C; GLM B,  $X^2_1 = 13.9$ ,  $P < 0.05$ ), para el resto de los tamaños no hubo relación significativa (Fig 8AB; GLM B,  $X^2_1 = 1.4$ ,  $P = 0.22$  para artrópodos de 0 - 1cm y  $X^2_1 = 1.9$ ,  $P = 0.16$  para artrópodos de 1-3cm). En cuanto a la presencia de bandadas mixtas y la cantidad de frutos en el ambiente no hubo una relación significativa (Fig 9A; GLM B,  $X^2_1 = 0.32$ ,  $P = 0.57$ ).

**B. Fragmentos de bosque:** La cantidad total de artrópodos, sumando los colectados por la técnica beating y las trampas de caída, no evidenció relación significativa con la presencia de bandadas mixtas (Fig 6C; GLM B,  $X^2_1 = 1.6$ ,  $P = 0.20$ ). La presencia de bandadas mixtas no mostró relación significativa con la abundancia de artrópodos colectados por la técnica beating o por las trampas de caída (Fig 6D; GLM B,  $X^2_1=0.73$ ,  $P=0.39$  caída,  $X^2_1 =0.16$ ,  $P =0.68$  beating). La cantidad de arañas registradas no evidenció relación significativa con la presencia de bandadas mixtas (GLM B,  $X^2_1 = 1.41$ ,  $P= 0.23$ ) pero si lo hizo la cantidad de orugas registradas por la técnica beating (GLM B,  $X^2_1=4.88$ ,  $P < 0.05$ ), la probabilidad de encontrar una bandada mixta fue mayor cuando se registró una mayor cantidad de orugas en los fragmentos de bosques.

Al analizar la presencia de bandadas mixtas y el número de artrópodos en estadio adulto o larva, no hubo relación significativa con la cantidad de artrópodos en ninguno de los dos estadios (Fig 7CD; GLM B,  $X^2_1=0.2$ ,  $P=0.64$  en relación al número de artrópodos en estadio larval, y  $X^2_1 =0.9$ ,  $P=0.33$  en estadio adulto). En relación a la presencia de bandadas mixtas y la cantidad de artrópodos de diferentes tamaños se manifestó una relación inversa y significativa solo para la cantidad de artrópodos de 3-5cm (Fig 8F; GLM B,  $X^2_1 =3.9$ ,  $P=0.04$ ). Mientras que, para el resto de los tamaños no se manifestó una relación significativa (Fig 8DE; GLM B,  $X^2_1 =0.4$ ,  $P=0.49$  de 0-1 cm y  $X^2_1 =0.6$ ,  $P=0.43$  de 1-3cm). La presencia de bandadas mixtas estuvo inversamente relacionada con la cantidad de frutos en el ambiente (Fig 9B; GLM B,  $X^2_1 =6.6$ ,  $P<0.01$ ), la probabilidad de encontrar una bandada mixta aumentó a medida que disminuyó la cantidad de frutos en los fragmentos de bosque.

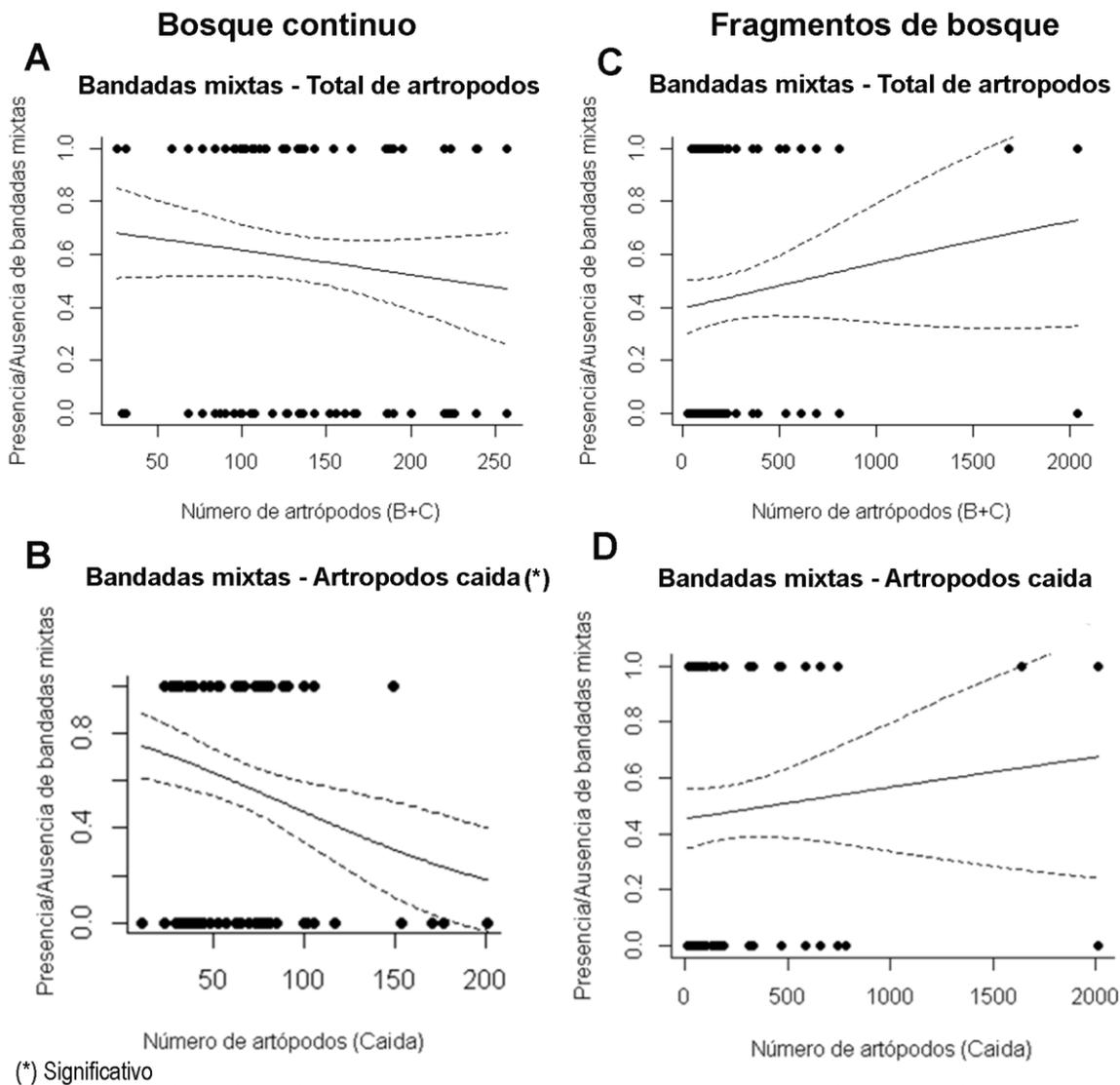


Fig 6. A. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad total de artrópodos, sumando los artrópodos colectados por la técnica de caída y beating en bosque continuos. B. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos colectados por la técnica de caída en bosque continuo. C. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad total de artrópodos, sumando los artrópodos colectados por la técnica de caída y beating en fragmentos de bosques. D. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos colectados por la técnica de caída en fragmentos de bosque. (\*) Se indica con un asterisco las relaciones significativas

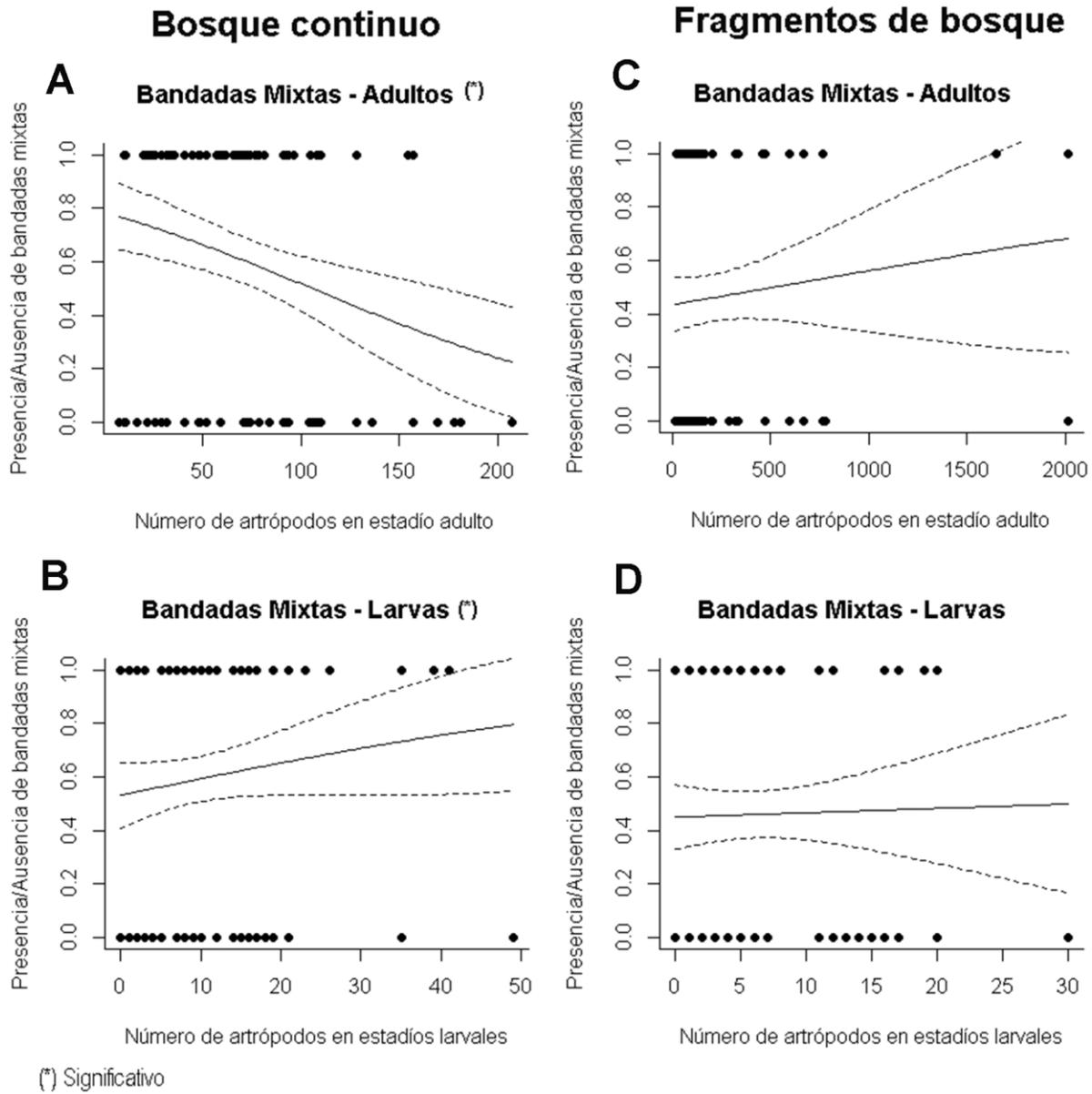


Fig 7. A. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos en estadio adulto en bosque continuo. B. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos en estadio larva en bosque continuo. C Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos en estadio adulto en fragmentos de bosque. D. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos en estadio larva en fragmentos de bosque. (\*) Se indica con un asterisco las relaciones significativas

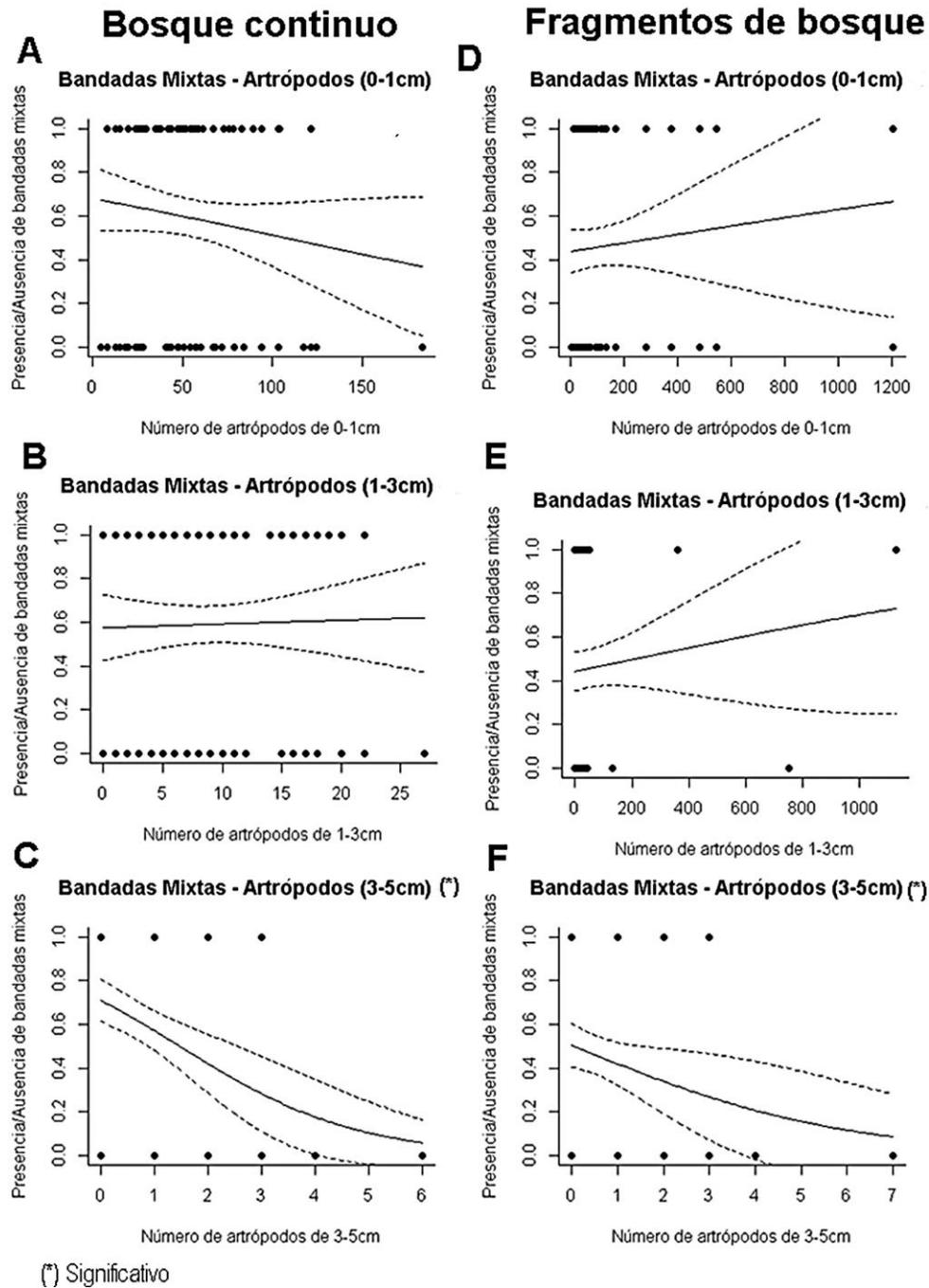


Fig 8. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de artrópodos de diferentes tamaños y según el tipo de bosque. A. Artrópodos de 0-1cm en bosque continuo. B. Artrópodos de 1-3cm en bosque continuo. C. Artrópodos de 3-5cm en bosques continuos. D. Artrópodos de 0-1cm en fragmentos de bosque. E. Artrópodos de 1-3cm en fragmentos de bosque. F. Artrópodos de 3-5cm en fragmentos de bosque. (\*) Se indica con un asterisco las relaciones significativas

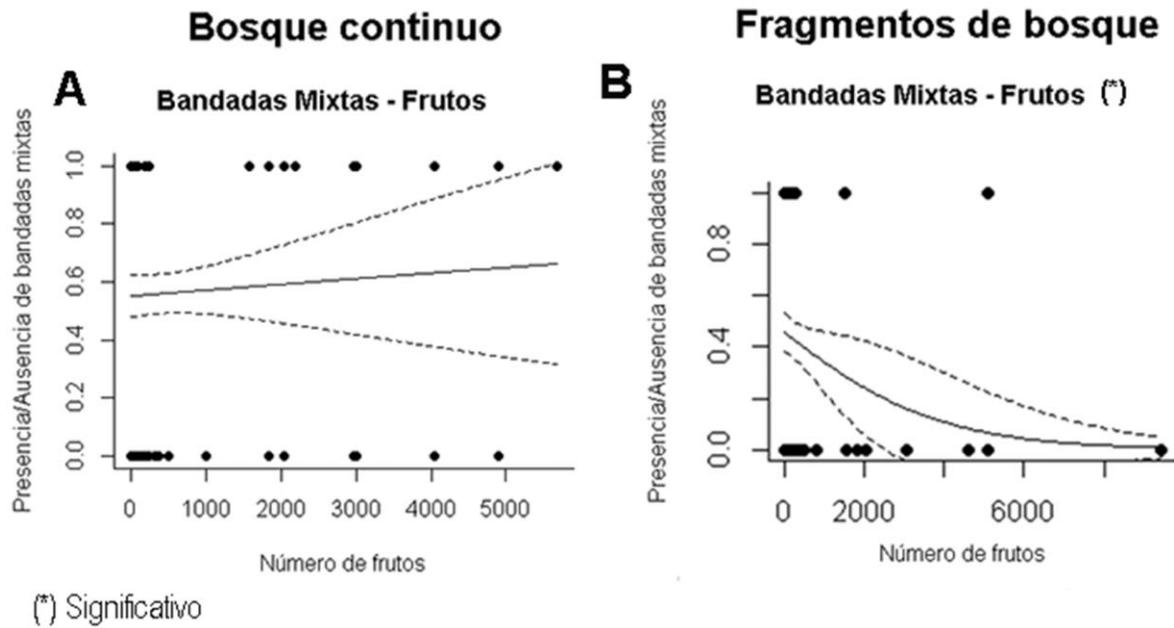


Fig 9. Probabilidad de presencia de una bandada mixta en relación a la cantidad de frutos registrados en el ambiente según la configuración del bosque. A. Bosque continuo. B. Fragmentos de bosques. (\*) Se indica con un asterisco las relaciones significativas

#### 4. Composición de gremios por bandadas mixtas en función de la disponibilidad de alimento

**A. Gremio frugívoro:** Se encontraron 13 especies de aves pertenecientes al gremio de los frugívoros integrando bandadas mixtas: *Chlorospingus flavopectus*, *Cyanocompsa brisonii*, *Elaenia spectabilis*, *Elaenia albiceps*, *Elaenia parvirostris*, *Elaenia obscura*, *Euphonia chlorotica*, *Euphonia cyanocephala*, *Pipraeidea melanonota*, *Thraupis bonariensis*, *Thraupis sayaca*, *Turdus nigriceps* y *Turdus rufiventris*. El número de especies frugívoras integrando bandadas mixtas no mostró relación significativa con la abundancia de frutos en el ambiente (Fig. 11A; GLM P,  $X^2_1 = 3.41$ ,  $P = 0.06$ ). El número de individuos pertenecientes al gremio frugívoro que integraron bandadas mixtas mostró una relación significativa con la cantidad de frutos en el ambiente (Fig 12C; GLM QP,  $X^2_1 = 1000$ ,  $P < 0.01$ ), la cantidad de individuos frugívoros participando en bandadas mixtas aumentó cuando la abundancia de frutos en el ambiente fue mayor. El número de especies frugívoras integrando bandadas mixtas no mostró diferencias significativas entre las estaciones (Fig 10, GLM P,  $X^2_3 = 2.7$ ,  $P = 0.43$ ) pero si lo hizo el número de individuos frugívoros (Fig 10, GLM P,  $X^2_3 = 27.4$ ,  $P < 0.05$ ), este aumentó con la cantidad de frutos registrados en el ambiente. Tanto el número de especies frugívoras como el número de individuos integrando bandadas mixtas no presentó diferencias significativas entre las dos configuraciones de bosque (Fig 11D; GLM P,  $X^2_1 = 0.22$ ,  $P = 0.48$ ,  $\bar{X}_c = 2 \bar{X}_f = 1.8$  especies; Fig 12D; GLM QP,  $X^2_1 = 0.3$ ,  $P = 0.55$ ,  $\bar{X}_c = 4.3 \bar{X}_f = 4.8$  individuos).

**B. Gremio insectívoro:** Se encontraron 75 especies pertenecientes al gremio de los insectívoros participando en bandadas mixtas (Apéndice Tabla 3). Se contabilizaron 2217 encuentros de individuos pertenecientes al gremio de los insectívoros participando en bandadas mixtas. El número de especies insectívoras no mostró diferencias significativas entre las estaciones (Fig 10; GLM NB,  $X^2_3 = 3.71$ ,  $P = 0.29$ ) y tampoco lo hizo el número de individuos insectívoros (Fig 10; GLM NB,  $X^2_3 = 6.03$ ,  $P = 0.11$ ). El número de especies insectívoras que integró bandadas mixtas se relacionó inversamente con la abundancia de artrópodos total (colectados por la técnica beating y de caída), a medida que disminuyó la cantidad de artrópodos en el ambiente más especies insectívoras integraron bandadas mixtas (Fig 11A, GLM NB,  $X^2_1 = 4545$ ,  $P < 0.01$ ). Así mismo, el

número de especies insectívoras mostró una relación inversa con la cantidad de arañas (GLM NB,  $X^2_1 = 6.67$ ,  $P < 0.05$ ). El número de individuos de diferentes especies insectívoras que integró bandadas mixtas no evidenció una relación significativa con el número total de artrópodos colectados (Fig 12A; GLM QP,  $X^2_1=29$ ,  $P = 0.23$ ) y si presentó una relación de tipo inversa con el número de arañas (GLM QP,  $X^2_1=75.4$ ,  $P < 0.05$ ). Tanto el número de especies como el número de individuos insectívoros que integraron bandadas mixtas fue mayor en bosques continuos en comparación a fragmentos de bosques (Fig 11B y 12B; GLM NB,  $X^2_1 = 10.0$ ,  $P < 0.05$  para número de especies y  $X^2_1 = 9.32$ ,  $P < 0.05$  para número de individuos)

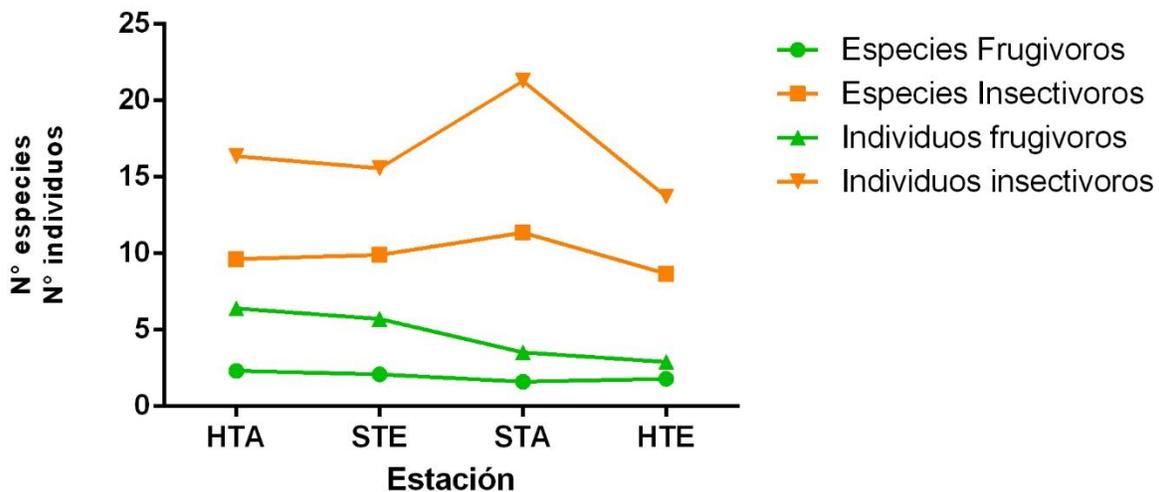


Fig 10. Gráfico que muestra la participación estacional de los diferentes gremios de aves representados por número de especies y número de individuos en la Ea. El Mollar y Ea. Miraflores desde junio 2014 a febrero 2017.

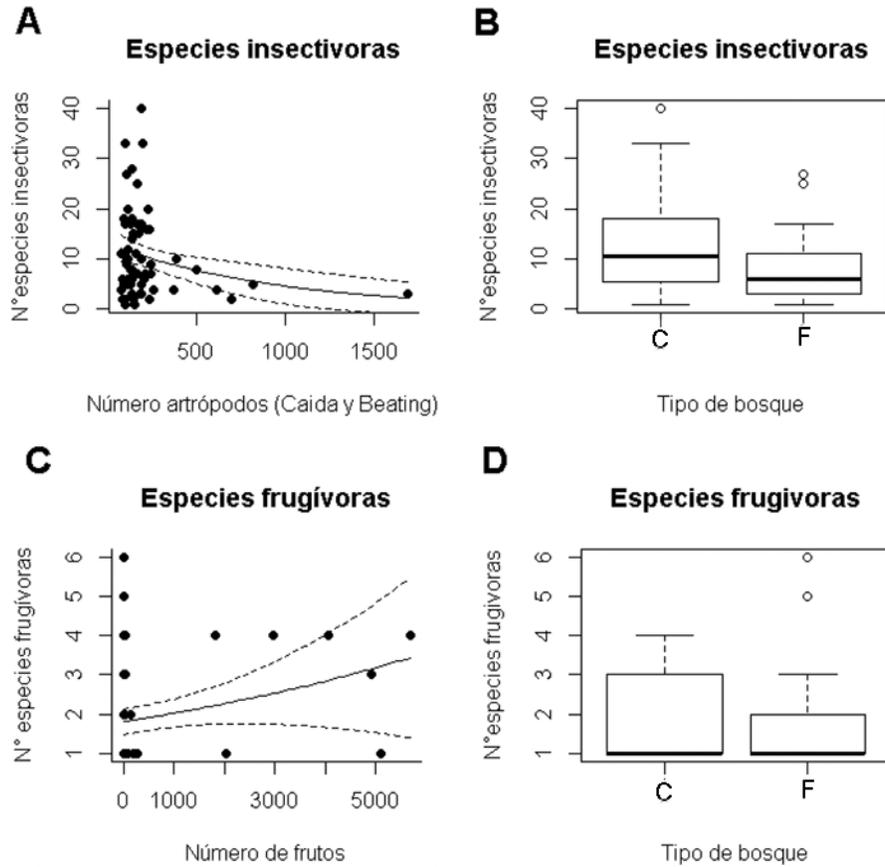


Fig 11. Número de especies pertenecientes a diferentes gremios en relación a la abundancia de frutos o artrópodos según corresponda y en relación al tipo de bosque. F = fragmentos de bosque, C = bosque continuo. A. Número de especies insectívoras en relación a la abundancia de artrópodos. B. Número de especies insectívoras en relación al tipo de bosque. C. Número de especies frugívoras en relación a la abundancia de frutos. D. Número de especies frugívoras en relación al tipo de bosque.

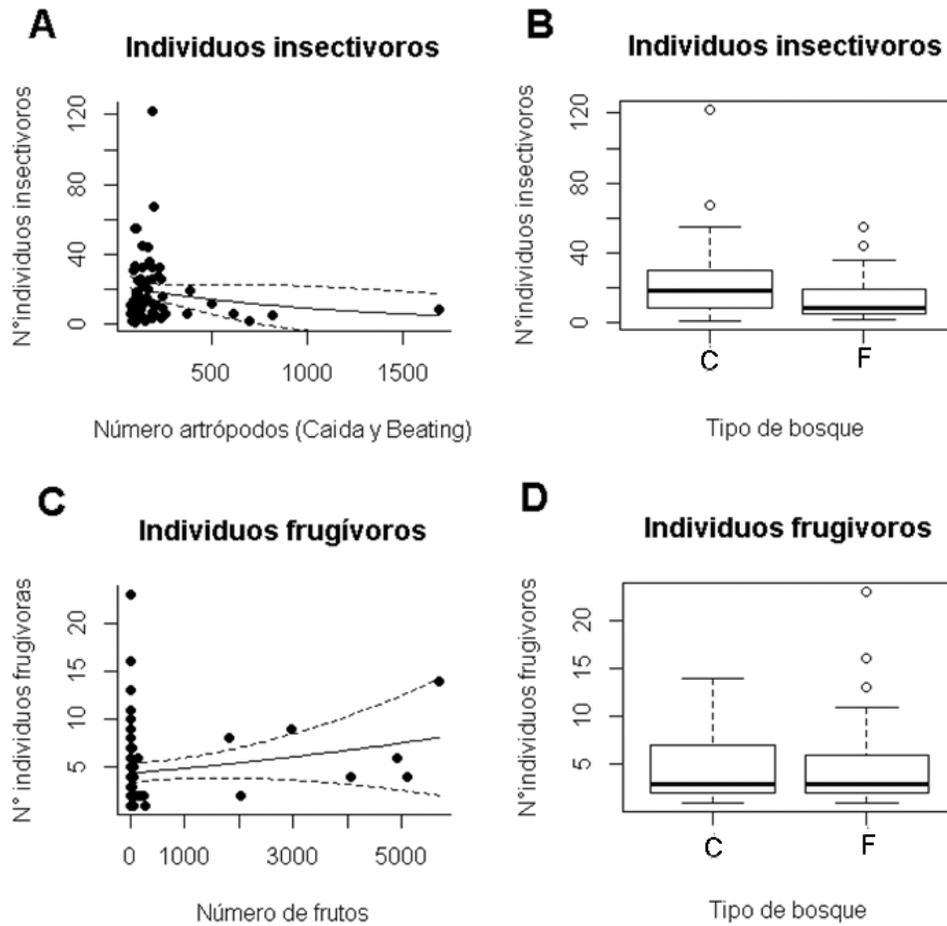


Fig 12. Número de individuos pertenecientes a diferentes gremios en relación a la abundancia de frutos o artrópodos según corresponda y en relación al tipo de bosque. F = fragmentos de bosque, C = bosque continuo. A. Número de individuos insectívoros en relación a la abundancia de artrópodos. B. Número de individuos insectívoros en relación al tipo de bosque. C. Número de individuos frugívoros en relación a la abundancia de frutos. D. Número de individuos frugívoros en relación al tipo de bosque.

## DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluó la hipótesis de que las bandadas mixtas facilitan el encuentro de alimento para las aves que las integran y de tal manera la presencia/ausencia de bandadas mixtas dependerá de la abundancia y tipo de alimento en el ambiente, registrando una mayor probabilidad de encontrar una bandada mixta cuando el alimento disminuya y/o sea menos detectable para las aves (i.e. menor tamaño, estadíos larvales). Asimismo, se evaluó la respuesta de dos gremios tróficos que principalmente integran las bandadas mixtas (insectívoros y frugívoros) en relación a la abundancia del alimento que consumen con mayor frecuencia.

En líneas generales, la presencia/ausencia de bandadas mixtas se relacionó con la disponibilidad de alimento en el ambiente. En el bosque continuo la probabilidad de presencia de bandadas mixtas fue mayor cuando se registró una menor abundancia de artrópodos adultos, una mayor cantidad de artrópodos en estadíos larvales y una menor cantidad de artrópodos de gran tamaño (3-5cm), mientras que no hubo una relación significativa con la abundancia de frutos. En los fragmentos de bosque la probabilidad de encontrar una bandada mixta fue mayor cuando disminuyó la cantidad de artrópodos de gran tamaño (3-5cm) y aumentó la cantidad de orugas (Lepidoptera); cuando los fragmentos de bosques tuvieron una mayor abundancia de frutos la probabilidad de encontrar una bandada mixta disminuyó. En cuanto al número de especies e individuos insectívoros integrando bandadas mixtas se encontró que aumentaron cuando la abundancia de artrópodos fue menor para ambas configuraciones de bosques. Mientras que, el número de especies frugívoras no evidenció una relación significativa con la abundancia de frutos en el ambiente pero si lo hizo el número de individuos de especies frugívoras que integraron bandadas mixtas, éste aumentó cuando la abundancia de frutos fue mayor en ambas configuraciones de bosque.

**Estacionalidad en la abundancia de alimento y bandadas mixtas**— Las bandadas mixtas fueron mucho más frecuentes durante las estaciones secas temprana y tardía que durante las estaciones húmedas temprana y tardía (Ver Capítulo III). La estación seca temprana registró la mayor cantidad de artrópodos. En conjunto, las estaciones secas se caracterizaron por presentar una menor cantidad de frutos y una mayor cantidad de artrópodos de pequeño tamaño y en estadios larvales. La tendencia general es que la probabilidad de presencia de bandadas mixtas aumente cuando disminuye la cantidad de artrópodos (más evidente en bosques continuos) y frutos (en fragmentos de bosque; ver más abajo en: Alimento, Bandadas mixtas y tipo de bosque). Develey y Peres (2000) encontraron una relación similar, la presencia de bandadas mixtas aumentó y estas tuvieron un mayor número de especies cuando la abundancia de artrópodos fue menor en el ambiente. Sin embargo, contrario a lo que se encontró para el área de estudio, registraron la mayor cantidad de artrópodos durante la estación húmeda. En el estudio de Develey y Peres (2000) cuantificaron de manera indirecta la abundancia de artrópodos, ya que contabilizaron a simple vista los mismos, tampoco indagaron en la variación en cuanto al tipo de artrópodo en cada estación, estadio o tamaño. El hecho de encontrar más artrópodos en la estación seca, resulta a primera vista inesperado, sin embargo, en otras áreas donde se evaluó la fluctuación estacional de la comunidad de artrópodos también se encontró un pico durante la estación seca (Buskirk y Buskirk 1976 en Costa Rica, Rougès 2003 en el NOA Argentina) y este patrón estacional se manifiesta independientemente de la técnica utilizada (copos, trampas de caída o beating). Estos estudios encontraron que diferentes taxa de artrópodos presentan picos coincidentes en diferentes estaciones, lo que indicaría grandes reemplazos dentro de la comunidad de artrópodos durante el ciclo anual (Buskirk y Buskirk 1976). Si bien la estación seca temprana fue la estación con mayor número de artrópodos para ambas configuraciones de bosque, esta mayor abundancia corresponde con artrópodos de menor tamaño y en estadio no-adulto. Esta predominancia de artrópodos no-adultos podría ser el resultado de una gran productividad de descendientes pero, que por algún motivo, pocos logran llegar al estadio adulto durante la estación húmeda. Entonces, dado que en el área de estudio se encuentran más bandadas y más artrópodos durante las estaciones secas, ¿podría la formación de bandadas mixtas ser una consecuencia de la escasez de

artrópodos? Los resultados encontrados indican que la probabilidad de encontrar una bandada mixta aumenta a medida que disminuye la abundancia de artrópodos registrados a escala local (transecta) independientemente de la estación. Esto podría ser consecuencia de una distribución agregada de los artrópodos resultando en que las aves que se desplazan en áreas del bosque con menor abundancia de artrópodos decidan integrar bandadas mixtas en esas áreas. Por otro lado, el patrón estacional de formación de bandadas mixtas (Capítulo III) parece estar relacionado con el tipo de artrópodos disponibles i.e. estadíos no-adultos durante la estación seca y estadíos adultos durante la estación húmeda y no a la abundancia en términos generales que estos presenten en cada estación. Los estadíos no-adultos presentan menor tamaño y menor movilidad (carecen de alas) en comparación a estadíos adultos, lo cual dificultaría el encuentro de estos por parte de las aves ya que permaneces quietos y escondidos en el follaje. Sumado a esto, las bajas temperaturas de las estaciones secas disminuyen la movilidad de los artrópodos que son ectotermos (Avery y Krebs 1984). Así, la detectabilidad reducida de los artrópodos a lo largo de las estaciones más frías y secas resulta en el encuentro frecuente de bandadas mixtas durante estas estaciones mientras que, determinadas características climáticas como ser bajas temperaturas (Capitulo III) durante las estaciones más cálidas y húmedas podrían provocar de manera esporádica una baja en la detectabilidad de los artrópodos adultos, disparando el comportamiento de integrar bandadas mixtas dentro de estas estaciones.

**Representatividad de gremios tróficos en bandadas mixtas y abundancia de alimento**—En cuanto a la composición específica de las bandadas mixtas, estas se conformaron principalmente por especies insectívoras y, en general, esto caracteriza a las bandadas mixtas de los ambientes boscosos (Moynihan 1962, Greenberg 2000, Maldonado-Coelho y Marini 2001, Fanjul 2016). De hecho, de las 94 especies registradas como integrantes de bandadas mixtas para el área de estudio, 72 especies fueron consideradas insectívoras, 13 frugívoras, 7 granívoras y 2 nectarívoras.

Las especies insectívoras parecerían integrar bandadas mixtas con mayor frecuencia cuando se registra una menor abundancia de insectos en ambas configuraciones de bosque (el patrón es más fuerte en bosques continuos). Esto indicaría

una preferencia por parte de las especies insectívoras a forrajear en bandadas mixtas cuando detectan una menor abundancia de artrópodos al menos a escala de la transecta analizada. En conjunto, parecería indicar que las aves insectívoras integran bandadas mixtas respondiendo a variaciones locales en la abundancia de alimento, independientemente de las variaciones inter-estaciones. Los beneficios que obtienen estarían ligados a incrementar su eficiencia de forrajeo (Capítulo V) o quizás es el resultado de que es más fácil localizar a otro individuo de ave forrajeando y unírsele, que localizar alimento aún no descubierto (Buskirk 1972). Por otro lado, la cantidad de especies frugívoras registradas en bandadas mixtas no mostró relaciones significativas con la abundancia de frutos en el ambiente. Sin embargo, contrario a las predicciones, el número de individuos frugívoros registrados aumentó cuando se registró una mayor abundancia de frutos en el ambiente. En un área de estudio similar (Sierra San Javier, Tucumán) Blendinger *et al.* (2012) encontraron que la abundancia y disponibilidad de frutos ornitócoros variaba fuertemente con la estacionalidad y que estos tenían una distribución dispersa en el espacio. Adicionalmente encontraron que hubo una fuerte respuesta por parte de todo el ensamble de aves frugívoras a la abundancia de frutos en el ambiente, registrando un pico de abundancia de especies frugívoras en sitios con mayor abundancia de frutos. Así, el efecto de registrar un mayor número de individuos frugívoros integrando bandadas mixtas cuando la abundancia de frutos es mayor, podría deberse a que muchas especies pertenecientes a este gremio realizan migraciones o desplazamientos altitudinales pobremente descritos para el área de estudio (Capítulo II). De manera tal que las especies frugívoras son más abundantes durante las estaciones húmedas, cuando hay más frutos en el ambiente, y bajo determinadas condiciones climáticas o por preferencias intrínsecas a cada especie, podrían decidir integrar bandadas mixtas, resultando en una mayor participación de especies frugívoras cuando hay más frutos en el ambiente. Cabe destacar que la participación de especies frugívoras en las bandadas mixtas fue baja, registrando 1 o 2 especies por bandada. Adicionalmente, no hay especies estrictamente frugívoras en las selvas de las Yungas (Blendinger *et al.* 2012, Ruggera 2013), por lo que las especies categorizadas como frugívoras podrían estar cambiando el ítem principal de alimentación de frutos a artrópodos y viceversa, en función de preferencias particulares y/o abundancia de los

diferentes tipos de alimento. Se ha reportado que muchas de las especies consideradas aquí frugívoras alimentan a sus pichones con insectos (De la Peña 2016). Así, una menor abundancia de frutos no necesariamente resulta en que estas especies integren bandadas mixtas, sino que estas especies se integrarían a las bandadas mixtas cuando requieren capturar insectos aprovechando los mecanismos de facilitación que, las especies insectívoras especializadas en capturar insectos podrían conferirles (ver más Capítulo V).

**Alimento, Bandadas mixtas y tipo de configuración bosque**— A pesar de no haber diferencia significativas en la producción de frutos entre fragmentos de bosques y bosques continuos a lo largo del año y entre las estaciones, los fragmentos de bosque presentan un mayor número de individuos frugívoros integrando bandadas mixtas. Esto podría interpretarse a la luz de los resultados encontrados por Restrepo *et al.* (1999), donde observaron que en fragmentos de bosques recientemente creados, con menos de 12 años de antigüedad, la cantidad de especies frugívoras incrementó en comparación con aquellos fragmentos de bosques más viejos (más de 12 años de antigüedad) o al interior del bosque. En ambas estancias estudiadas los fragmentos podrían ser considerados nuevos, los fragmentos más viejos tienen 10 años y el hecho de encontrar más frugívoros en las bandadas podría explicarse por el efecto de antigüedad del fragmento, en donde las diferencias iniciales entre viejos y nuevos fragmentos derivan de un hacinamiento debido a la creciente necesidad de refugio luego del disturbio generando por el desmonte (Bierregaard *et al.* 1992). Sin embargo esto mismo podría estar actuando con las especies insectívoras. Así, un factor que podría influir a esta mayor cantidad de individuos frugívoros integrando bandadas mixtas en los fragmentos es la diversidad de especies vegetales que produjeron frutos en gran cantidad en cada configuración de bosque, siendo que esta es mayor en los fragmentos y finalmente podría atraer una mayor cantidad de individuos frugívoros a los mismos. Los fragmentos de bosque presentaron una gran abundancia de frutos por especies colonizadoras de claros en el bosque que tienen un alto consumo por las aves como *Celtis iguanae* (Fam. Celtidaceae; Venancio Martins *et al.* 2004), *Urera baccifera* (Fam. Urticaceae), *Solanum riparium* (Fam. Solanaceae; Mangini obs.pers.) y, por especies que producen frutos en

gran cantidad como *Smilax campestris* (Fam. Smilacaceae) y *Randia micracantha* (Fam. Rubiaceae). Mientras que en bosques continuos *Celtis iguanae* está pobremente representada, no se registra *Solanum riparium* y la mayor producción de frutos en se da por *Urera baccifera*, *Coccoloba sp.*, y *Rivina humilis* (en esta configuración de bosque, solo *Urera baccifera* presenta alta tasa de consumo por las aves). Por otro lado, las especies frugívoras podrían modificar su comportamiento de forrajeo cuando integran bandadas mixtas consumiendo insectos, aprovechando que otras especies más especializadas en este tipo de alimentación les proveen información sobre la ubicación, tipo y modo de táctica de forrajeo necesaria para conseguirlo (Ward y Zahavi 1973, Krause y Ruxton 2002). Estas modificaciones en el tipo de ítem consumidos o en su prevalencia, han sido demostradas en bosques siempre verdes de Costa Rica (McKinnon *et al.* 2017) y en el Parque Nacional El Rey en Argentina, un área con similitudes a la de este estudio (Rougès y Blake 2001).

Los fragmentos de bosques presentaron una mayor cantidad de artrópodos capturados por las trampas de caída, mientras que no hubo diferencias entre ambas configuraciones de bosques en el número de artrópodos colectados por la técnica beating. Esto indicaría que en los fragmentos de bosques hay una mayor abundancia de artrópodos de sotobosque coincidiendo con lo encontrado en estudios en el Amazona (Bierregard *et al.* 1992). El hecho de encontrar más artrópodos de sotobosque en los fragmentos de bosque puede relacionarse al mayor desarrollo de sotobosque por un mayor ingreso de radiación solar (Bicknell y Peres 2010), lo que facilitaría a los artrópodos una mayor densidad y volumen de follaje para alimentarse y/o esconderse de depredadores. Sin embargo, también podría relacionarse a un efecto del tipo de trampa que cuantificó esta mayor abundancia. Las trampas de caída en los fragmentos colectaron gran cantidad de Hymenoptera formícidos y Coleoptera, estos grupos taxonómicos emiten señales químicas atrayendo a otros participantes, lo que generaría una gran abundancia de los mismos cuando solo un individuo ha caído en la trampa. Asimismo, considerando que los fragmentos de bosques sufren más los efectos de desecación (por efecto del viento y altas temperaturas, ver Capítulo III) las trampas de caída que aportaban “agua” en los fragmentos podrían resultar en una mayor atracción de artrópodos hacia ellas.

**Conclusión—** Este capítulo representa uno de los pocos estudios que pone a prueba, mediante evidencia directa, la abundancia de artrópodos y su relación con las bandadas mixtas. Así mismo, presenta los primeros pasos en demostrar la importancia de la disponibilidad y detectabilidad del alimento para las aves que integran bandadas mixtas, más que la abundancia per se. Se comprueba una intrínseca relación entre la abundancia, tipo de alimento, la probabilidad de presencia de bandadas mixtas y el gremio trófico al que pertenecen las especies integrantes. Las especies insectívoras evidenciaron una mayor participación cuando se registró menor abundancia de artrópodos. Lo que indica que las aves insectívoras deciden integrar bandadas mixtas cuando este tipo de alimento escasea. Contrario a lo esperado, los individuos frugívoros aumentaron su participación en bandadas mixtas cuando hubo más frutos en el ambiente. Sin embargo, esto puede deberse a un mayor influjo de especies frugívoras durante el pico de abundancia de frutos en el área de estudio y a que las especies categorizadas como frugívoras no lo son estrictamente, pudiendo cambiar el tipo de ítem que consumen en función de su abundancia, preferencia o necesidad. Finalmente, se comprueba la influencia del tipo de alimento disponible en la toma de decisiones de las especies de aves sobre cuando participar en estos grupos de forrajeo conocidos como bandadas mixtas, quedando por comprobar el beneficio que obtienen al integrarlas (Capítulo V).

## BIBLIOGRAFÍA

- ADAMOLI J., TORRELLA S., Y R. GINZBURG. 2008. La expansión de la frontera agrícola en la Región Chaqueña: Perspectivas y riesgos ambientales. In O. Solbrig and J. Adamoli (Eds). *Agro y Ambiente: una agenda compartida para el desarrollo sustentable*, pp. 1-33. Foro de la cadena agroindustrial Argentina.
- ALVES M. A. S. Y R. B. CAVALCANTI. 1996. Sentinel behaviour, seasonality and the structure of bird flocks in a Brazilian savanna. *Ornitología Neotropical* 7: 43-51.
- ARBELÁEZ-CORTÉS E. Y O. H. MARÍN-GOMEZ. 2012. The composition of mixed-species bird flocks in alto Quindío, Colombia. *The Wilson Journal of ornithology* 124: 572-580.
- AVERY M. I., AND J. R. KREBS. 1984. Temperature and foraging success of Great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126: 33-38.
- BEAUCHAMP G Y G. D. RUXTON. 2005. Harvesting resources in groups or alone: the case of renewing patches. *Behavioral Ecology*. 989-993
- BEAUCHAMP G. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos* 111: 403-407.
- BIANCHI A. R., YÁÑEZ C. E., ACUÑA L. R., ELENA H. J., Y F.G. TOLABA MARTINEZ. 1992. Base de datos mensuales de precipitaciones en el noroeste Argentino – Período 1934-1990. [http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip\\_NOA/base\\_precipitaciones\\_noa.asp](http://anterior.inta.gob.ar/prorenea/info/resultados/Precip_NOA/base_precipitaciones_noa.asp)
- BICKNELL J. Y PERES C.A. 2010. Vertebrate population responses to reduce-impact logging in a neotropical forest. *Forest Ecology Management*. 259: 2267-2275.
- BIERREGAARD JR. R. O., LOVEJOY T. E., KAPOS V., DOS SANTOS A. A., Y R.W. HUTCHINGS. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- BLENDINGER P. G., RUGGERA R. A., NÚÑEZ MONTELLANO M. G., MACCHI L., ZELAYA P. V., ÁLVAREZ M. E., MARTÍN E., ACOSTA O.O., SANCHEZ R., Y J. HAEDO. 2012. Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology* 81: 1298-1310.
- BROWN A. D., GRAU A., LOMÁSCOLO T., Y N.I. GASPARRI. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15: 147-159.
- BROWN A., BLENDINGER P.G., LOMÁSCOLO T. Y GARCÍA BES P. 2009. Selva pedemontana de las yungas. Historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Buenos Aires: Ediciones del Subtrópico.

- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- BUSKIRK W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293-310.
- DAVIS D. E. 1946. A seasonal analysis of Mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology* 27:168-181.
- DE LA PEÑA M. 2016. Aves Argentinas: Descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Tyrannidae a Turdidae. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino (Nueva Serie) Vol 21 Pp 1-639. Ver Pp. 13 y 24.*
- DEMAIO P., KARLIN U.O., Y M. MEDINA. 2015. Árboles nativos de Argentina Tomo 1: Centro y Cuyo. Ed. Ecoval.
- DEVELEY P. F., Y C. A. PERES. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 33-53.
- DIGILIO A. Y P. LEGNAME. 1966. Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15: 1-29
- DOLBY A. S., Y T. C. GRUBB JR. 1998. Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal behaviour* 56: 501-509.
- ERWIN T. L. 1991. How many species are there? *Conservation Biology* 5: 330-333.
- FANJUL M.E. 2016. Bandadas mixtas de aves en un gradiente latitudinal en selvas de montaña de las yungas, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- GASCON C., LOVEJOY T.E., BIERREGAARD JR. R.O., MALCOM J.R., STOUFFER P.C. VASCONCELOS H.L., LAURANCE W.F., ZIMMERMAN B., TOCHER M. Y S. BORGES. 1999. Matriz habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological conservation* 91: 223-229.
- GASTON K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation biology* 5:283-296.
- GEIGER, R. 1965. *The climate near the ground.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GREENBERG R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. *In* S. Boinski, P.A. Garber. (Eds.) *On the move: How and why animals travel in groups*, pp. 521-558. Illinois. University of Chicago Press.
- HINO T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology* 31: 441-446.

- HUNZINGER H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain research and development* 17: 299-308.
- JULLIEN M., Y J.M. THIOLLAY. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252.
- KRAUSE J. Y G. D. RUXTON. 2002. *Living in groups*. Oxford series in Ecology and Evolution. Oxford University press. United States
- LAURANCE W. F., CAMARGO J. L., LUIZÃO R. C., LAURANCE S. G., PIMM S. L., BRUNA E. M., STOFFER P.C., WILLIAMSON G.B., BENITEZ-MALVIDO J., VASCONCELOS H.L., VAN HOUTAN K. S., ZARTMAN C.E., BOYLE S.A., DIDHAM R.K., ANDRADE A. Y T.E. LOVEJOY. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-65.
- MACHADO C. G. 1991. Estrutura, composição e dinâmica de bandos mistos de aves na Mata Atlântica do alto da Serra do Paranapiacaba, S.P. MSc. Thesis, Campinas State University, Campinas, Brazil.
- MALDONADO-COELHO M., Y M. A. MARINI. 2001. Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological conservation* 116: 19-26.
- MCKINNON E. A, KYSER T. K., Y STUTCHBURY B. J. M. 2017. Does the proportion of arthropods versus fruit in the diet influence overwintering condition of an omnivorous songbird? *Journal of Field Ornithology* 88: 65-79.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- MOYNIHAN M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143.
- MUNN C. 1985. The behavioral ecology of mixed-species bird flocks in Amazonian Peru.
- NAZARO M. G. Y P. G. BLENDINGER. 2017. How important are arthropods in the diet of fruit-eating birds? *The Wilson Journal of Ornithology* 129: 520-527.
- POULSEN B.O. 1996. Relationships between frequency of mixed-species flocks, weather and insect activity in a montane cloud forest in Ecuador. *Ibis* 138: 466-470.
- POWELL G. V. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.

- RESTREPO C., GOMEZ N. Y S. HEREDIA. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology* 80: 668-685.
- ROUGÈS M. 2003. Bird community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forest. PhD Dissertation. University of Missouri, St. Louis.
- ROUGÈS M., Y J.G. BLAKE. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el parque biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *Hornero* 16: 7-15.
- RUGGERA R. A. 2013. Equivalencia ecológica en mutualismos de dispersión-frugivoría y su relación con la estructura y función de las comunidades en las yungas australes. PhD Dissertation. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- SAUNDERS D. A., HOBBS R. J., Y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5: 18-32.
- SRIDHAR H., Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.
- SRINIVASAN U. Y S. QUADER. 2012. Toe at and not be eaten: Modelling resources and safety in multi-species animal groups. *PlosOne* 7: 1-9.
- TABARELLI M., MANTOVANI W. Y C.A. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological conservation* 91: 119-127.
- TERBORGH J., ROBINSON S. K., PARKER III T. A., MUNN C. A., Y N. PIERPONT. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.
- THIOLLAY J.M. 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forest: ecological implications. *Oikos* 53:17-30.
- VENÂNCIO MARTINS S., JÚNIOR COLLETI R., RODRIGUES R. R., Y S. GANDOLFI. Colonization of gaps produced by death bamboo clumps in a semideciduos mesophytic forest in south-eastern Brazil. *Plant ecology* 172:121-131.
- WARD P. Y A. ZAHAVI. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.

## APÉNDICE

Tabla 1. Número de artrópodos identificados en órdenes, subórdenes y familias sumando la cantidad encontrada en las dos estancias. Desde Junio 2014-Marzo 2016

Orden	Suborden	Familia	N° de artrópodos
<b>Trichoptera</b>			1
<b>Thysanoptera</b>			1
<b>Dermaptera</b>			2
<b>Escorpionida</b>			4
<b>Embioptera</b>			7
<b>Isoptera</b>			9
<b>Mantodea</b>			12
<b>Pseudoescorpionida</b>			24
<b>Neuroptera</b>		Crysopidae	5
		Matispidae	1
		Myrmeleontidae	5
		Indeterminado	23
<b>Isopoda</b>		Oniscidae	9
		Indeterminado	44
<b>Myriapoda</b>	Chilopoda		1
	Diplopoda		10
	Lithobiomorpha		2
	Scolopendromorfa		4
	Julidae		5
	Polydesmidae		15
	Polyxenida		17
	Indeterminado		27
<b>Blattodea</b>			88
<b>Orthoptera</b>	Caelifera		3
		Gryllidae	19
	Indeterminado		83
<b>Collembola</b>	arthropleona		129
	symphypleona		64
	Indeterminado		43
<b>Acarii</b>			376
<b>Psocoptera</b>			525
<b>Lepidoptera</b>		Esphyngidae	1
		Geometridae	267
		Hesperidae	2
		Psychidae	1
		Indeterminado	1132
<b>Hemiptera</b>		Aphidae	40
		Cicadelidae	353
		Coccidea	4
		Cocoidea	2
		Delphacidae	2
		Dicthyopharidae	1
		Dulgoridea	1
		Dembracidae	5
		Diridae	1

	Pentatomidae	17
	Phyrrcoridae	2
	Pseudococcidae	2
	Psilidae	4
	Reduvidae	37
	Tingidae	95
	Indeterminado	929
<b>Diptera</b>	Asilidae	1
	Calliphoridae	1
	Muscidae	10
	Culicidae	2
	Tipulidae	5
	Syrphidae	1
	Tephritidae	2108
	Indeterminado	2
<b>Coleoptera</b>	Anobidae	1
	Staphylinidae	59
	Scarabeidae	23
	Bostrichidae	1
	Buprestidae	1
	Carabidae	52
	Cerambycidae	6
	Cicindelidae	1
	Coccinelidae	2
	Chrysomelidae	10
	Curculionidae	172
	Elateridae	13
	Lampiridae	9
	Mordelidae	6
	Trogidae	1
	Indeterminado	3959
	Saltiscidae	3
<b>Araneae</b>	Lycosidae	6
	Indeterminado	6282
<b>Hymenoptera</b>	Apidae	10
	Betilidae	8
	Braconidae	2
	Halyctidae	3
	Iballidae	1
	Ichneumonidae	30
	Megachilidae	1
	Mutilidae	2
	Pompilidae	12
	Tiphidae	5
	Vespidae	156
	Formicidae	8044
	Microhymenoptera	229
	Indeterminado	55

Tabla 2. Especies de plantas que producen frutos en bosques continuos y fragmentos de bosques. Ea. Mollar, Ea. Miraflores desde Junio 2014-Febrero 2017.

<b>Bosque continuo</b>			
<b>N° total de especies: 22</b>		<b>N° total de frutos: 32592</b>	
<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>N° de plantas observadas en fruto</b>	<b><math>\bar{X}</math> frutos por planta</b>
<b>Solanaceae</b>	<i>Solanum argentinum</i>	2	3
<b>Cactaceae</b>	<i>Pfeiffera ianthothele</i>	1	4
<b>Meliaceae</b>	<i>Trichilia claussenii</i>	3	7
<b>Solanaceae</b>	<i>Solanum sp</i>	8	7
<b>Anacardiaceae</b>	<i>Schinus longicaudus</i>	2	10
<b>Myrtaceae</b>	<i>Eugenia uniflora</i>	15	10
<b>Zygophyllaceae</b>	<i>Porlieria microphyllana</i>	2	10
<b>Celtidaceae</b>	<i>Celtis iguanae</i>	5	13
<b>Salicaceae</b>	<i>Prockia crucis</i>	1	14
<b>Cactaceae</b>	<i>Rhipsalis floccosa</i>	19	20
<b>Apocynaceae</b>	<i>Vallesia glabra</i>	1	20
<b>Sapindaceae</b>	<i>Allophylus edulis</i>	11	34
<b>Myrtaceae</b>	<i>Myrcianthes pungens</i>	2	40
<b>Phytolaccaceae</b>	<i>Rivina humilis</i>	13	42
<b>Smilacaceae</b>	<i>Smilax campestris</i>	4	47
<b>Myrsinaceae</b>	<i>Rapanea ferruginea</i>	1	50
<b>Rutaceae</b>	<i>Fagara naranjillo</i>	1	50
<b>Urticaceae</b>	<i>Urera baccifera</i>	183	142
<b>Nyctaginaceae</b>	<i>Pisonia ambigua</i>	1	200
<b>Polygonaceae</b>	<i>Coccoloba sp.</i>	1	300
<b>Santalaceae</b>	<i>Phoradendron sp.</i>	6	517
<b>Solanaceae</b>	<i>Vassobia breviflora</i>	1	

<b>Fragmentos de bosque</b>			
<b>N° total de especies: 21</b>		<b>N° total de frutos: 32158</b>	
<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>N° de plantas observadas en fruto</b>	<b><math>\bar{X}</math> frutos por planta</b>
<b>Solanaceae</b>	<i>Solanum sp</i>	4	3
<b>Zygophyllaceae</b>	<i>Porlieria microphyllana</i>	9	5
<b>Anacardiaceae</b>	<i>Schinus longicaudus</i>	4	8
<b>Cactaceae</b>	<i>Rhipsalis floccosa</i>	3	9
<b>Rubiaceae</b>	<i>Randia micrantha</i>	20	17
<b>Myrtaceae</b>	<i>Eugenia uniflora</i>	14	19
<b>Solanaceae</b>	<i>Solanum riparium</i>	17	19

<b>Phytolaccaceae</b>	<i>Rivina humilis</i>	7	20
<b>Polygonaceae</b>	<i>Coccoloba sp</i>	1	20
<b>Salicaceae</b>	<i>Prockia crucis</i>	24	33
<b>Vitaceae</b>	<i>Cissus sp.</i>	1	40
<b>Smilacaceae</b>	<i>Smilax campestris</i>	10	46
<b>Solanaceae</b>	<i>Vassobia breviflora</i>	4	61
<b>Celtidaceae</b>	<i>Celtis iguanae</i>	61	73
<b>Urticaceae</b>	<i>Urera baccifera</i>	90	104
<b>Sapindaceae</b>	<i>Allophylus edulis</i>	21	283
<b>Rutaceae</b>	<i>Fagara naranjillo</i>	2	300
<b>Rutaceae</b>	<i>Fagara rhoifolia</i>	7	985
<b>Santalaceae</b>	<i>Phoradendron sp</i>	2	1005
<b>Achatocarpaceae</b>	<i>Achaetocarpus praecox</i>	1	
<b>Rhamnaceae</b>	<i>Ziziphus mistol</i>	1	

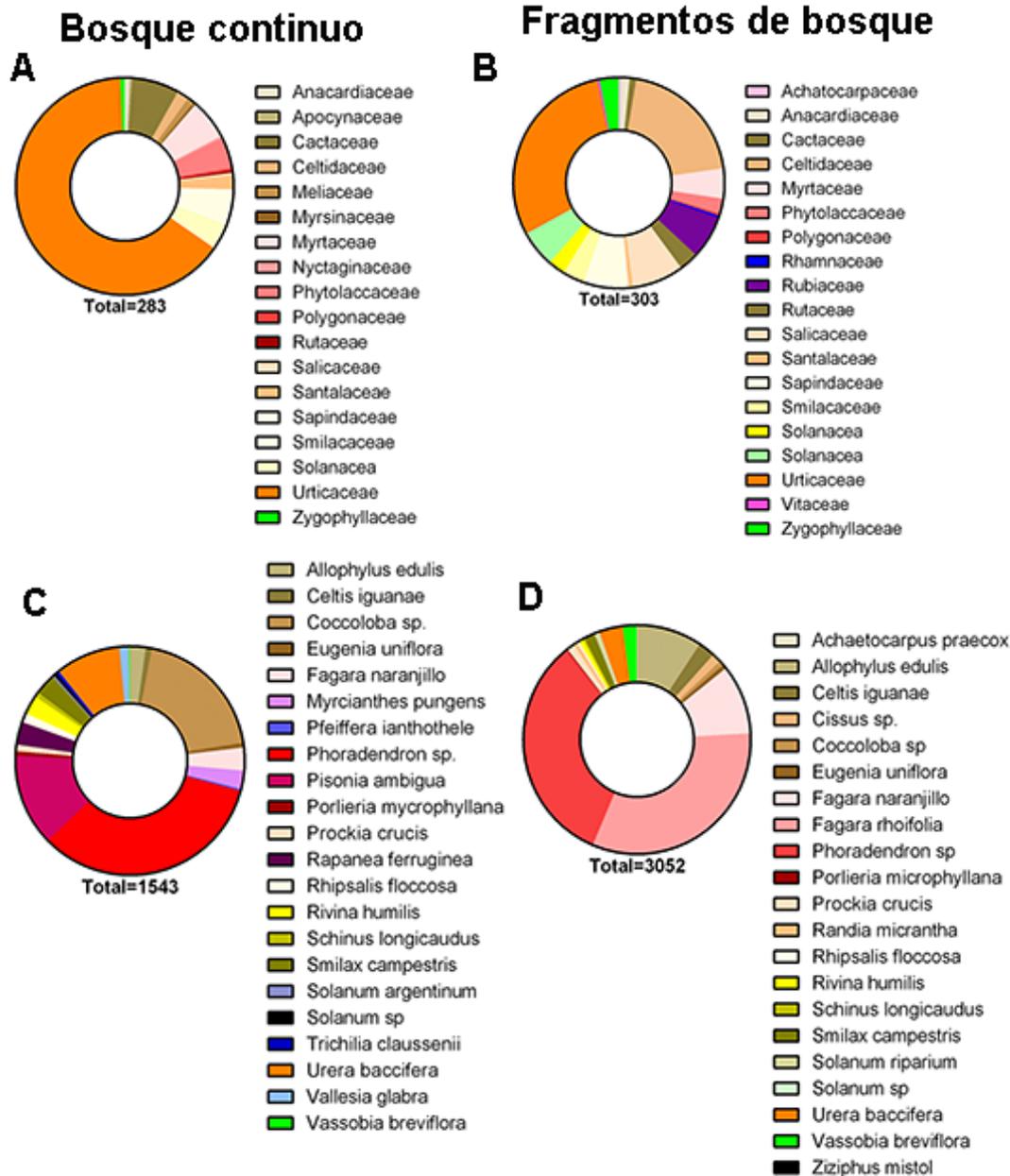


Fig 1 A. Gráfico mostrando la proporción de Familias de plantas que producen frutos en el bosque continuo  
 B. Gráfico mostrando la proporción de Familias de plantas que producen frutos en fragmentos de bosque.  
 C. Gráfico mostrando el promedio de frutos que produce cada especie de planta en bosque continuo. D.  
 Gráfico mostrando el promedio de frutos que produce cada especie de planta en fragmentos de bosque.  
 Ea. Mollar y Ea. Miraflores en la localidad de El Galpón y Rosario de la Frontera, a lo largo de tres años consecutivos (2014-2017).

Tabla 3. Lista de especies de aves categorizadas en función a su gremio trófico. Especies encontradas para las dos estancias Ea. Miraflores y Ea. Mollar desde Junio 2014 a Febrero 2017.

<b>Especies</b>	<b>Gremio trófico</b>
<i>Piaya cayana</i>	Insectívoro
<i>Sappho sparganurus</i>	Nectarívoro
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	Nectarívoro
<i>Trogon curucui</i>	Insectívoro
<i>Picumnus cirratus</i>	Insectívoro
<i>Veniliornis frontalis</i>	Insectívoro
<i>Colaptes rubiginosus</i>	Insectívoro
<i>Campephilus leucopogon</i>	Insectívoro
<i>Batara cinerea</i>	Insectívoro
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	Insectívoro
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	Insectívoro
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Insectívoro
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	Insectívoro
<i>Xiphocolaptes major</i>	Insectívoro
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	Insectívoro
<i>Xenops rutilans</i>	Insectívoro
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insectívoro
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	Insectívoro
<i>Synallaxis scutata</i>	Insectívoro
<i>Synallaxis azarae</i>	Insectívoro
<i>Synallaxis frontalis</i>	Insectívoro
<i>Phyllomyias burmeisteri</i>	Insectívoro
<i>Phyllomyias sclateri</i>	Insectívoro
<i>Myiopagis caniceps</i>	Insectívoro
<i>Myiopagis viridicata</i>	Insectívoro
<i>Elaenia spectabilis</i>	Frugívoro
<i>Elaenia parvirostris</i>	Frugívoro
<i>Elaenia albiceps</i>	Frugívoro
<i>Elaenia obscura</i>	Frugívoro
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Insectívoro
<i>Suiriri suiriri</i>	Insectívoro
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	Insectívoro
<i>Serpophaga munda</i>	Insectívoro
<i>Serpophaga griseicapilla</i>	Insectívoro
<i>Phylloscartes ventralis</i>	Insectívoro
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	Insectívoro
<i>Poecilatriccus plumbeiceps</i>	Insectívoro
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Insectívoro
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Insectívoro

<i>Contopus fumigatus</i>	Insectívoro
<i>Contopus cinereus</i>	Insectívoro
<i>Knipolegus cabanisi</i>	Insectívoro
<i>Satrapa icterophrys</i>	Insectívoro
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Insectívoro
<i>Empidonomus varius</i>	Insectívoro
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Insectívoro
<i>Casiornis rufus</i>	Insectívoro
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Insectívoro
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Insectívoro
<i>Pachyramphus viridis</i>	Insectívoro
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	Insectívoro
<i>Pachyramphus validus</i>	Insectívoro
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insectívoro
<i>Vireo olivaceus</i>	Insectívoro
<i>Cyanocorax chrysops</i>	Insectívoro
<i>Troglodytes aedon</i>	Insectívoro
<i>Turdus rufiventris</i>	Frugívoro
<i>Turdus nigriceps</i>	Frugívoro
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Frugívoro
<i>Nemosia pileata</i>	Insectívoro
<i>Thlypopsis sordida</i>	Frugívoro
<i>Pipraeidea melanonota</i>	Frugívoro
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	Frugívoro
<i>Thraupis sayaca</i>	Frugívoro
<i>Hemithraupis guira</i>	Insectívoro
<i>Conirostrum speciosum</i>	Insectívoro
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Insectívoro
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Granívoro
<i>Tiaris obscurus</i>	Granívoro
<i>Saltator aurantirostris</i>	Granívoro
<i>Zonotrichia capensis</i>	Granívoro
<i>Arremon flavirostris</i>	Insectívoro
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	Frugívoro
<i>Piranga flava</i>	Insectívoro
<i>Pheucticus aureoventris</i>	Granívoro
<i>Cyanocompsa brisonii</i>	Frugívoro
<i>Setophaga pitiauyumi</i>	Insectívoro
<i>Myioborus bruniceps</i>	Insectívoro
<i>Myiothlypis bivittata</i>	Insectívoro
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insectívoro
<i>Psarocolius decumanus</i>	Insectívoro
<i>Cacicus chrysopterus</i>	Insectívoro

---

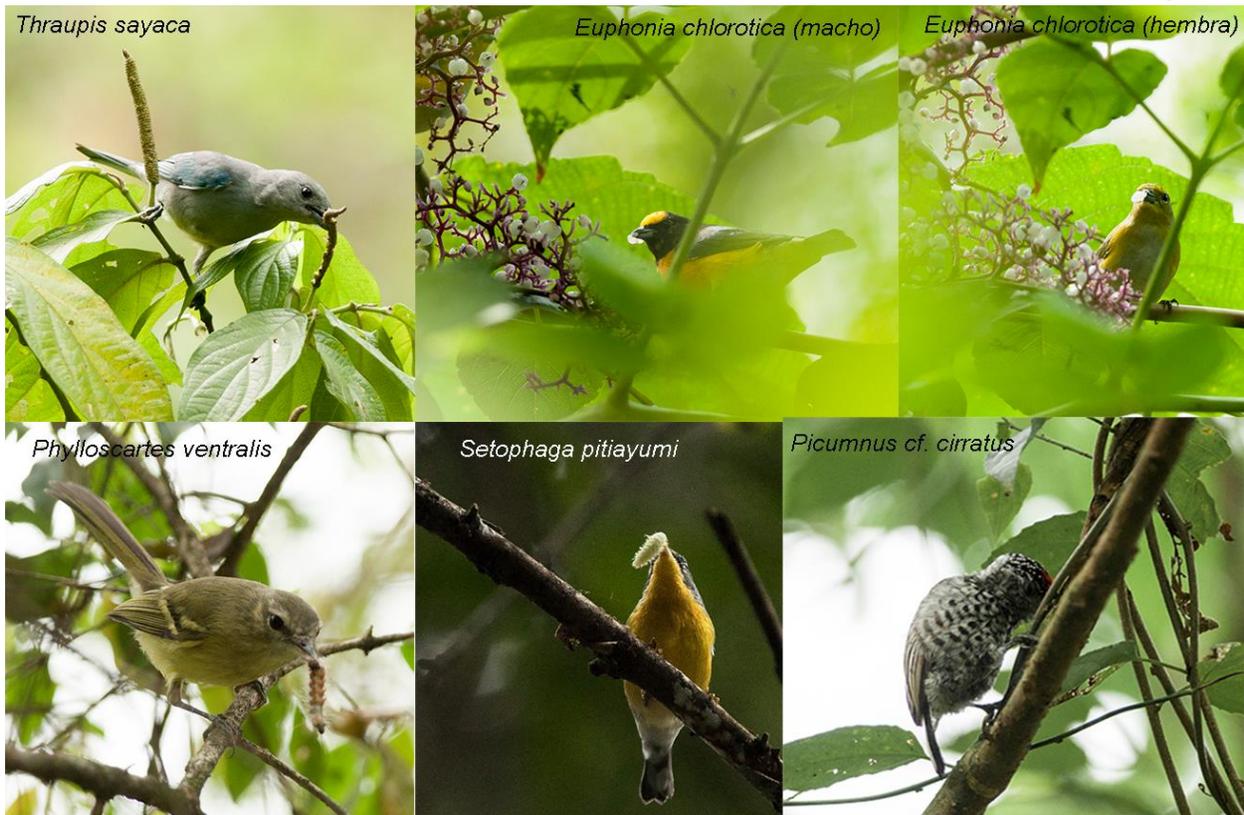
<i>Icterus pyrrhopterus</i>	Insectívoro
<i>Spinus magellanicus</i>	Granívoro
<i>Euphonia chlorotica</i>	Frugívoro
<i>Euphonia cyanocephala</i>	Frugívoro

---

# CAPÍTULO V

## EFICIENCIA DE FORRAJEEO Y VENTAJAS DE INTEGRAR UNA BANDADA MIXTA

G. Mangini



*“Search food, encounter food, decide to eat or not to eat...an engineer might ask, among other questions, about the machine’s purpose”  
Stephens D.W. (1986)*

## INTRODUCCIÓN

La literatura ecológica reporta numerosos estudios observacionales y experimentales sobre el comportamiento de forrajeo en grupo en diversos vertebrados, incluyendo leones (Schaller 1967, Caraco y Wolf 1975), peces (Pitcher *et al.* 1982), murciélagos (Howell 1979) y aves (Tolman y Wilson 1965, Cody 1971, Krebs 1972, Millikan *et al.* 1985). Se han sugerido dos principales ventajas evolutivas del forrajeo en grupo: (i) una mejor vigilancia y protección frente a depredadores y (ii) un mejor aprovechamiento de la información para encontrar alimento (Pulliam y Caraco 1984, Krause y Ruxton 2000).

Las bandadas mixtas de aves son un caso particular de forrajeo en grupo donde sus participantes no solo incluyen individuos de una sola especie sino individuos de diferentes especies y, como tales, con requerimientos ecológicos diferentes (Greenberg 2000). ¿Son las bandadas mixtas de aves simplemente el resultado de individuos de diferentes especies accidentalmente encontrándose? Esta pregunta no ha sido cuantitativamente explorada (Goodale *et al.* 2017). Sin embargo, queda claro que las bandadas mixtas no son un conjunto de aves juntas por azar, sino que las aves están decidiendo integrar estos grupos de forrajeo bajo determinadas circunstancias (Ver Capítulos II, III, IV; Goodale *et al.* 2017). Así, es esperable que las interacciones resultantes de integrar una bandada mixta confieran ventajas ecológicas a los individuos que las conforman y, por ello, este comportamiento de forrajeo en grupo inter-específico se manifiesta y repite en diversas partes del mundo (Morse 1970, Munn y Terborgh 1979, Sridhar *et al.* 2012, Sridhar y Shanker 2014). Evaluar cuáles son las ventajas ecológicas que las aves obtienen al integrar bandadas mixtas permitirá comprender como evolucionaron estos grupos e indagar en las ventajas especie-específicas que obtienen (Krebs 1972, Powell 1985, Greenberg 2000, Goodale *et al.* 2010, Goodale *et al.* 2017).

El comportamiento de forrajeo de las aves, es en gran parte un resultado de las características morfológicas y perceptivas de cada especie, que les permiten moverse a través del follaje, detectar y capturar presas de una manera específica (Robinson y Holmes 1982, Gustafsson 1988). A través del estudio del comportamiento de forrajeo de un ave, se obtiene información tanto del éxito como de las preferencias de un individuo sobre cómo, cuándo, y dónde forrajear (Remsen y Robinson 1990). Así, el estudio del comportamiento de forrajeo de las especies de aves dentro y fuera de una bandada mixta

resulta clave a la hora de comprender las interacciones entre ellas y entender las diferentes ventajas que podrían obtener a la hora de forrajear integrando una bandada mixta.

Integrar una bandada mixta podría aumentar la eficiencia de forrajeo (número de ataques/tiempo) de los individuos (Buskirk 1972, Morse 1977, Powell 1985, Hogstad 1988, Hino 2000). Este incremento en la eficiencia de forrajeo sería posible por tres mecanismos no necesariamente excluyentes entre sí. Un primer mecanismo propone que un individuo aumenta la visibilidad del alimento para los otros miembros de la bandada al dislocar insectos de las ramas pequeñas mediante sus movimientos, volviéndolos así más accesibles para el resto de los integrantes (Buskirk 1972, 1976, Powell 1985). Otro mecanismo propone que los individuos aumentan su capacidad de descubrir alimento a través de la detección del alimento por el resto de los participantes. Para que esto suceda el alimento debe estar disperso en el ambiente y/o ser difícil de encontrar, al mismo tiempo que el encuentro de otro/s individuo/s forrajando debe ser más fácil que el alimento aún no descubierto y, la fuente de alimento descubierta por un individuo, no puede ser monopolizada completamente por este individuo (Barnard y Sibly 1981, Galef y Giraldeau 2001, Beauchamp y Ruxton 2005). El último mecanismo propuesto es que al integrar bandadas mixtas, donde diferentes especies tienen diferentes habilidades y capacidades de detección de depredadores, los individuos se benefician por el conjunto de ellas, pudiendo reducir el tiempo utilizado para la búsqueda de depredadores, aumentando el tiempo disponible para alimentarse (Thiollay 1999). En principio, los tres mecanismos serían viables si los efectos negativos de la competencia entre los individuos son menores a los beneficios que confiere integrar una bandada mixta (Srinivasan y Quader 2012). Sin embargo, la competencia puede ser atractiva para algunas especies dominantes, quienes aprovecharían subyugar a especies subdominantes para tomar los ítems presas capturados por estos (Munn 1986, Hino 2000). Así, los beneficios obtenidos en el forrajeo podrían no ser equivalentes para todas las especies de aves dentro de una misma bandada mixta, pudiendo verse condicionados por la cantidad de especies e individuos que integren la bandada mixta, la capacidad de modificar su comportamiento de forrajeo, por limitar el comportamiento de forrajeo de

otras o, por el rol que asumen dentro de las bandadas (Ekman y Askenmo 1984, Ekman 1987, Price 1987, Desrochers 1989, Goodale *et al.* 2017).

En base a los roles de las especies dentro de una bandada mixta se han definido diferentes categorías. Algunas especies son categorizadas como especies núcleo, quienes facilitan la formación y lideran el desplazamiento de las bandadas mixtas, y en su ausencia no se forman estos grupos de forrajeo (Dolby y Grubb 1998, 1999). Otras especies son categorizadas como especies satélites o secundarias y se comportan como seguidoras de las especies núcleo (Winterbottom 1943, Moynihan 1962, McClure 1967, Morse 1970, Austin y Smith 1972, Buskirk 1976, Powell 1985, Hutto 1994). Adicionalmente, se han descrito bandadas mixtas donde algunas especies asumen el rol de “vigía”, este rol permitiría a los individuos de otras especies disminuir el tiempo invertido en vigilancia anti-depredador y dedicar más tiempo a forrajear o, simplemente más atención a la búsqueda y encuentro de alimento (Munn 1986, Thiollay 1988).

Las bandadas mixtas pueden variar en su composición y tamaño dependiendo de las estaciones del año y de las especies presentes en un área que puedan formarlas e integrarlas (Capítulo II y III, Aleixo 1997, Marín-Gómez y Arbelaez-Cortés 2015). Dependiendo de la composición y tamaño de la bandada, integrarlas podría favorecer a las aves cuando las especies tienen habilidades complementarias en detectar depredadores o capturar presas (Darrah y Smith 2014). A medida que las bandadas son más diversas y presenten mayor cantidad de individuos, las diferentes especies podrían complementarse unas con otras siendo mayores los beneficios en bandadas con más integrantes (Buskirk 1972). Así mismo, ciertos gremios podrían verse beneficiados de maneras diferentes según su comportamiento de forrajeo particular. Una especie que se alimenta revisando meticulosamente el follaje o se alimenta principalmente en el sotobosque exponiéndose a depredadores que pueden atacarla desde arriba, tiene un mayor riesgo de depredación y se verían favorecidas en mayor medida por la vigilancia colectiva (Buskirk 1976, Thiollay 1999). Mientras que, especies especializadas en capturar insectos en vuelo pueden detectar más fácilmente a los depredadores y aprovecharían los insectos dislocados por otros participantes (Munn y Terborgh 1979). Así, los beneficios obtenidos en el forrajeo probablemente se vean condicionados por

características intrínsecas de cada especie y no sean equitativos para todas las especies que integran una bandada mixta.

El comportamiento de forrajeo de las aves no depende solo de factores comportamentales intrínsecos de un individuo o especie, sino también del tipo de alimento disponible (Blendinger y Villegas 2011) y/o el contexto espacial en el que se encuentran las aves (Bierregard y Lovejoy 1989). Debido a que la fragmentación del bosque conlleva una mayor heterogeneidad en la calidad del hábitat (Franklin *et al.* 2002), las especies de aves responden a la fragmentación presentando cambios en la estructura de la comunidad (Blake y Loiselle 2001, Bojorges-Baños y Lopez-Mata 2006, Srinivasan *et al.* 2015). Mokross *et al.* (2014) evaluaron cómo afectó la fragmentación a las bandadas mixtas y encontraron que en fragmentos de bosques estas fueron menos diversas y tuvieron menor número de interacciones entre las especies. Adicionalmente, como consecuencia de la fragmentación, el tipo de recurso alimenticio cambia (Capítulo IV), los fragmentos son más cálidos y reciben mayor efecto del viento (Capítulo III) y las bandadas mixtas son más pequeñas. Por ende, ¿Podría la eficiencia de forrajeo verse afectada por la fragmentación? ¿Las aves decidirán formar bandadas mixtas en los fragmentos para incrementar su eficiencia de forrajeo?

Este capítulo se focaliza en evaluar la influencia de integrar bandadas mixtas en 1) la eficiencia de forrajeo de las aves integrantes, 2) la tasa de búsqueda de alimento y 3) modificaciones en el comportamiento de forrajeo. Se espera que las aves presenten una eficiencia de forrajeo mayor y que la relación cantidad de ataques/cantidad de búsquedas sea mayor al integrar bandadas mixtas que en solitario. Si las aves forman bandadas mixtas como estrategia para conseguir alimento que es difícil de encontrar, o que está limitado en el ambiente, se espera que cuando estas formen bandadas mixtas disminuyan la tasa de búsqueda (número de movimientos en busca de alimento/tiempo). Si las aves en bandada comparten información con el resto de los integrantes y su beneficio es mayor a los efectos de la competencia, se espera que bandadas más grandes resulten en una mayor eficiencia de forrajeo para los integrantes. Del mismo modo, en los fragmentos de bosque donde las bandadas fueron más pequeñas y menos diversas (Capítulo III), se espera que la eficiencia de forrajeo sea menor. Por otro lado, se espera que los beneficios sean diferenciales y especie-dependientes. Así, se espera

que las especies núcleo sean las especies que más incrementen su eficiencia de forrajeo en comparación a especies secundarias. De igual manera, se espera que las especies de diferentes gremios posean diferentes eficiencias de forrajeo en función de la capacidad de cada especie para modificar su comportamiento de forrajeo y/o aprovechar los diferentes mecanismos que pueden incrementar su eficiencia de forrajeo al participar en bandadas mixtas. Para testear esta predicción se evaluaron en particular cuatro especies representando diferentes gremios tróficos: un insectívoro de dosel (*Setophaga pitaiayumi*), una especie predominantemente frugívora de dosel (*Thraupis sayaca*), un insectívoro cazador en vuelo (*Myiarchus tyrannulus*) y una granívora-insectívora de sotobosque (*Arremon flavirostris*).

## MÉTODOS

**Comportamiento de forrajeo y mediciones**—Una vez localizada una bandada se registró con un grabador de mano Olympus WS400-S (Ordoñez 2008) el nombre de la transecta, composición de especies de la bandada mixta y número de individuos por especie. Mientras se tomaron los datos de composición y abundancia de las especies se siguió a la bandada mixta el mayor tiempo posible (para minimizar sesgos en la composición y número de individuos), registrando los comportamientos de forrajeo del mayor número posible de especies e individuos. Cuando un individuo fue detectado en solitario, se registró su secuencia de comportamiento de forrajeo hasta que era perdido de vista. Para registrar el comportamiento de forrajeo se utilizó la clasificación propuesta por Remsen y Robinson (1990) diferenciando las tácticas de forrajeo en tácticas de búsqueda y de ataque. En el momento en que se localizó por primera vez a un individuo, en solitario o en bandada mixta, se registraron cinco dimensiones básicas de su comportamiento de forrajeo (Remsen y Robinson 1990): 1. sustrato sobre el cual está forrajeando el individuo al primer contacto visual (en caso de ser un arbusto o árbol se identifica la especie del mismo); 2. altura a la que se encuentra al primer contacto visual (metros sobre el suelo); 3. si el individuo está ubicado en un árbol se registra su ubicación en el mismo (proximal o distal al tronco, ramas secundarias o terciarias y follaje) al primer contacto visual; 4. Secuencia de comportamiento de búsqueda (si se presenta) hasta

que era perdido de vista; 5. secuencia de comportamiento de ataque hasta que era perdido de vista.

**Comportamiento de forrajeo y roles de las especies**—Para determinar el rol de las especies dentro de una bandada mixta, se consideraron (1) el porcentaje de ocurrencia de una especie dentro de las bandadas mixtas en relación al total de bandadas mixtas observadas y (2) el orden de desplazamiento de acuerdo a la dirección de movimiento de la bandada (primero en irse, segundo en irse, etc). Solo se registró el orden de desplazamiento cuando fue claramente observado y hubo total certeza del orden de desplazamiento, las observaciones que fueron ambiguas o pertenecieron a especies a las cuales se pudo observar su orden de desplazamiento menos de 5 veces fueron descartadas. Por un lado, para tener total certeza del orden de desplazamiento y por otro para que la cantidad de muestras fueran representativas del comportamiento de la especie. En total se pudo determinar el orden de desplazamiento de 35 especies y 128 individuos, pero solo a 4 especies se pudo observar con precisión el orden de desplazamiento en más de 5 bandadas. Aquellas especies que participaron en más del 40% de las bandadas y/o fueron, en más del 10% de los casos, las primeras en irse y ser seguidas en relación a la cantidad de veces que fue detectada integrando bandadas, fueron consideradas *especies núcleo*, mientras que las que lo hacían en menor proporción y/o estuvieron presentes en menos del 40% de las bandadas observadas fueron consideradas *especies seguidoras* (Moynihan 1962, Dolby y Grubb 1999).

**Análisis de datos**— Para obtener un análisis representativo del comportamiento de forrajeo de las especies de aves que integraron bandadas mixtas, se analizaron las especies con mayor número de observaciones ( $n > 10$ ; Apéndice Tabla 1), así mismo se seleccionaron secuencias de comportamiento de más de 10 segundos, tiempo que resultó suficiente para contabilizar suficientes tácticas de ataque en las especies evaluadas, sin que la distribución resulte inflada en ceros por no haber registrado ninguna táctica de ataque.

Para el análisis de los datos se efectuaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis para evaluar la tasa de ataque y la tasa de búsqueda en relación al tipo de

configuración de bosque y el rol que asumieron las especies (núcleo o seguidoras). Asimismo, se efectuó este análisis para evaluar la altura de forrajeo en relación a la condición social de las especies (dentro o fuera de bandadas mixtas). Para evaluar la eficiencia de forrajeo y la tasa de búsqueda se realizaron modelos GLM con distribución *Poisson*. Las variables predictoras fueron condición social (dentro o fuera de bandada mixta), número de especies e individuos por bandada mixta cuando el individuo se registró dentro de una bandada, y tipo de configuración de bosque (fragmento de bosque o bosque continuo). Asimismo, con estos modelos se evaluó la interacción entre las variables condición social y tipo de configuración de bosque. Al comparar las cuatro especies seleccionadas para el análisis de la respuesta de los diferentes gremios tróficos, se analizó además como variable respuesta la *altura de forrajeo*. Dado que las observaciones se realizaron por diferentes períodos de tiempo (hasta que el ave focal era perdida de vista) se incorporó al predictor lineal de todos los modelos el logaritmo del tiempo (segundos) que duró la observación como un término offset (Zuur *et al.* 2007). Se realizó comprobación de los supuestos y cuando hubo sobredispersión se procedió a analizar los datos con distribución *Binomial Negativa*, se indica en cada caso como P: *poisson*, NB: binomial negativa. Los datos fueron analizados y los resultados graficados con los paquetes *MASS*, y *visreg* de R (R 3.4.1 development Core team 2015).

## RESULTADOS

Se registró el comportamiento en 699 encuentros de aves en bosques continuos y 646 en fragmentos de bosques. De los cuales 669 integraron bandadas mixtas y 660 se registraron fuera de bandadas (no se pudo confirmar si 16 individuos estaban formando parte de alguna bandada mixta y fueron excluidos de los análisis). De 1345 encuentros en los cuales se registró el comportamiento, se pudo confirmar el tipo de ítem alimenticio en 213 casos, los restantes probablemente hayan consumido artrópodos de muy pequeño tamaño como para ser visibles, 145 correspondieron a artrópodos de diversa índole, orugas, arañas y langostas principalmente y se registraron 68 interacciones entre aves y frutos. La mayoría de los consumos de frutos corresponden a *Fagara rhoifolia* (16 individuos), *Phoradendron* sp. (4), *Urera baccifera* (5 individuos), *Eugenia uniflora* (5), *Prockia crucis* (2) y *Schinus longicaudus* (1). Se registraron nueve individuos

consumiendo savia (*Setophaga pitiayumi*, *Thraupis sayaca*, *Picumnus cirratus*), 7 consumiendo brotes y flores, y 5 consumiendo semillas de *Phyllostylon rhamnoides* y *Petiveria alliacea*.

**Comportamiento de forrajeo: Ataque y Búsqueda—** La eficiencia de forrajeo (N°ataques / segs) mostró un incremento significativo cuando las aves integraron bandadas mixtas (Fig 1A; GLM NB  $X^2_{17}=75.6$ ,  $P < 0.01$ ), de igual manera lo hizo la tasa de búsqueda (Fig 1B; GLM NB  $X^2_{17} = 94.5$ ,  $P < 0.01$ ). En promedio los individuos dentro de bandadas mixtas aumentaron su eficiencia de forrajeo en un 40% (Fig 1 y Fig 2A;  $\bar{X}_{dentro} = 0.07 \pm 0.08/\text{segs}$ ,  $\bar{X}_{fuera} = 0.05 \pm 0.09/\text{segs}$ ). La eficiencia de forrajeo aumentó significativamente cuando las bandadas tuvieron mayor número de individuos en ellas (Fig 2C; GLM NB,  $X^2_{657} = 23.2$ ,  $P < 0.01$ ) y no mostró diferencias significativas en relación al número de especies (GLM NB,  $X^2_{657} = 0.09$ ,  $P = 0.76$ ). La tasa de búsqueda de los individuos incrementó un 13% al integrar bandadas mixtas (Fig 2B,  $\bar{X}_{dentro} = 0.25 \pm 0.18/\text{segs}$  y  $\bar{X}_{fuera} = 0.22 \pm 0.17 / \text{segs}$ ) y no presentó cambios significativos en relación al número de especies. La tasa de búsqueda aumentó cuando las bandadas tuvieron mayor número de individuos participando en bandadas mixtas, pero no hubo relación significativa con el número de especies (Fig 2D; GLM NB,  $X^2_1 = 0.82$ ,  $P = 0.36$  para número de especies y  $X^2_1 = 4.7$ ,  $P < 0.05$  para número de individuos).

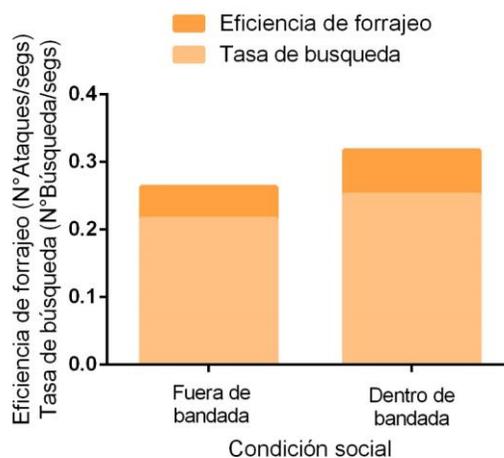


Fig 1. Proporción de incremento en las tácticas de ataque y búsqueda en función del tiempo en relación a la condición social.

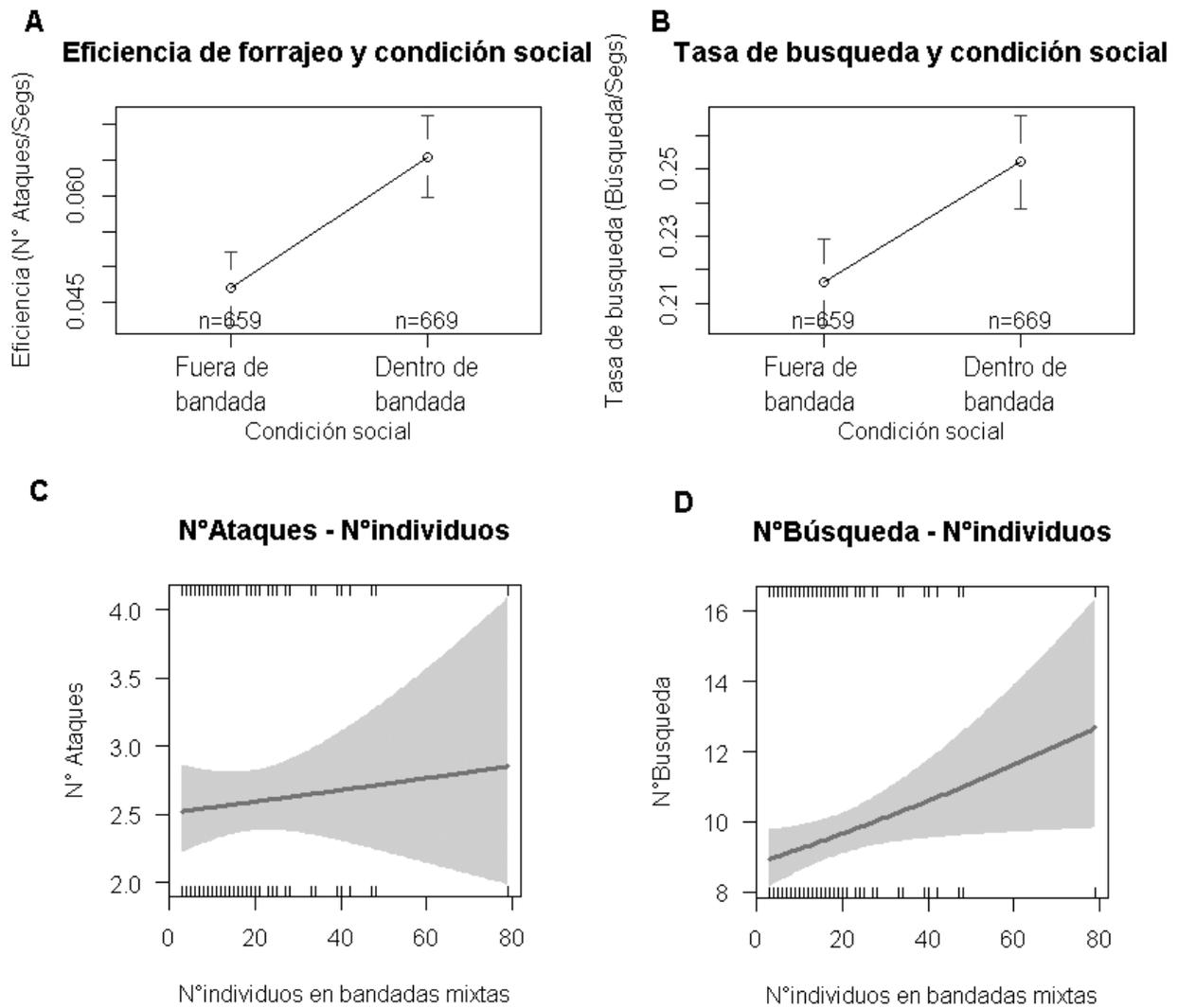


Fig 2. Eficiencia de forrajeo y tasa de búsqueda en relación a la condición social y al tamaño de las bandadas mixtas. A. Eficiencia de forrajeo en relación a la condición social. B. Tasa de búsqueda en relación a la condición social. C. N° de ataques en relación a la cantidad de individuos por bandada mixta. D. N° de comportamientos de búsqueda de alimento en relación a la cantidad de individuos por bandada mixta. Desde Junio 2014 - Marzo 2016 en Ea. Mollar y Ea. Miraflores.

**Comportamiento de forrajeo y fragmentación**—La eficiencia de forrajeo no mostró diferencias significativas en relación a la configuración del bosque (Kruskal-Wallis  $P=0.21$ ). La tasa de búsqueda fue mayor en bosques continuos que en fragmentos de bosque (Kruskal-Wallis  $P<0.05$ ). Al evaluar la interacción entre la configuración del bosque (continuo o fragmento) y condición social (dentro o fuera de bandada mixta), tanto la eficiencia de forrajeo como la tasa de búsqueda fueron mayores cuando las aves integraron bandadas mixtas en fragmentos de bosque (Fig 3A; GLM NB,  $X^2= 86.9$ ,  $P<0.01$  para la eficiencia de forrajeo y  $X^2= 99.8$ ,  $P<0.01$  para la tasa de búsqueda). Al analizar la proporción del incremento en la eficiencia de forrajeo y la tasa de búsqueda en cada configuración de bosque, se observa que la eficiencia de forrajeo aumenta un 20% en bosques continuos mientras que aumenta un 60% en fragmentos de bosques y la tasa de búsqueda aumenta un 8% en bosques continuos, y un 30% en fragmentos de bosques (Fig 3B).

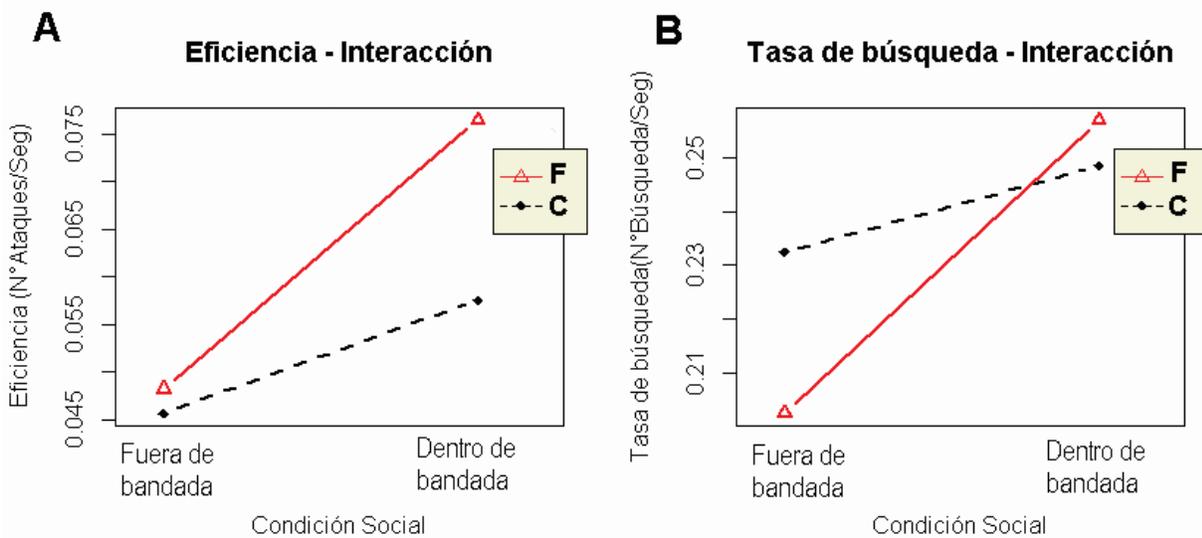


Fig 3. A. Eficiencia de forrajeo en relación a la interacción entre tipo de bosque y condición social. B. Tasa de búsqueda en relación a la interacción entre tipo de bosque y condición social. F: Fragmentos de bosques. C: Bosques continuos. Desde Junio 2014 a marzo 2016 en Ea. Miraflores y Ea. Mollar.

**Comportamiento de forrajeo y roles de las especies**—Las especies núcleo en el área de estudio fueron *Setophaga pitiayumi*, *Suiriri suiriri* y *Phylloscartes ventralis* (presentes en un 76%, 42% y 26% de las bandadas observadas, respectivamente). *Setophaga pitiayumi* se registró en 148 bandadas y fue la primera en irse y ser seguida en un 21% de las mismas. *Suiriri suiriri* se registró en 52 bandadas y fue la primera en irse y ser seguida en un 29% de las mismas y *Phylloscartes ventralis* se registró en 84 bandadas y fue la primera en irse y ser seguida en un 10% de las mismas. *Suiriri suiriri* resultó ser una especie migrante en el área que se registra desde otoño a invierno (Capítulo II), pero cuando estuvo presente en bandadas mixtas resultó ser una de las primeras en desplazarse y a la cual las otras especies seguían. Esta especie rara vez se encontró fuera de bandadas mixtas (Capítulo II) por lo que no se pudo analizar la eficiencia de forrajeo cuando estuvo fuera de bandadas mixtas. Tanto las especies núcleo como las especies seguidoras presentaron una mayor eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas (Fig 4; Kruskal-Wallis  $P < 0.05$  en ambos casos). El porcentaje de incremento en la eficiencia de forrajeo de las especies núcleo fue de 33% (de  $0.06 \pm 0.07$  ataques/segs a  $0.08 \pm 0.07$  ataques/segs) y en las especies seguidoras de un 50 % (de  $0.04 \pm 0.07$  ataques/segs a  $0.06 \pm 0.08$  ataques/segs; Fig 4A).

Las especies núcleo no mostraron diferencias significativas en su tasa de búsqueda al integrar o no bandadas mixtas (Fig 4B; Kruskal-Wallis  $P = 0.36$ ;  $0.25 \pm 0.15$  búsquedas/segs fuera de bandadas mixtas y  $0.27 \pm 0.15$  búsquedas/segs dentro de bandadas mixtas). Por el contrario, las especies seguidoras incrementaron su tasa de búsqueda al integrar bandadas mixtas (Fig 4B; Kruskal-Wallis  $P < 0.05$ ;  $0.21 \pm 0.17$  búsquedas/segs fuera de bandadas mixtas y  $0.24 \pm 0.20$  búsquedas/segs dentro de bandadas mixtas).

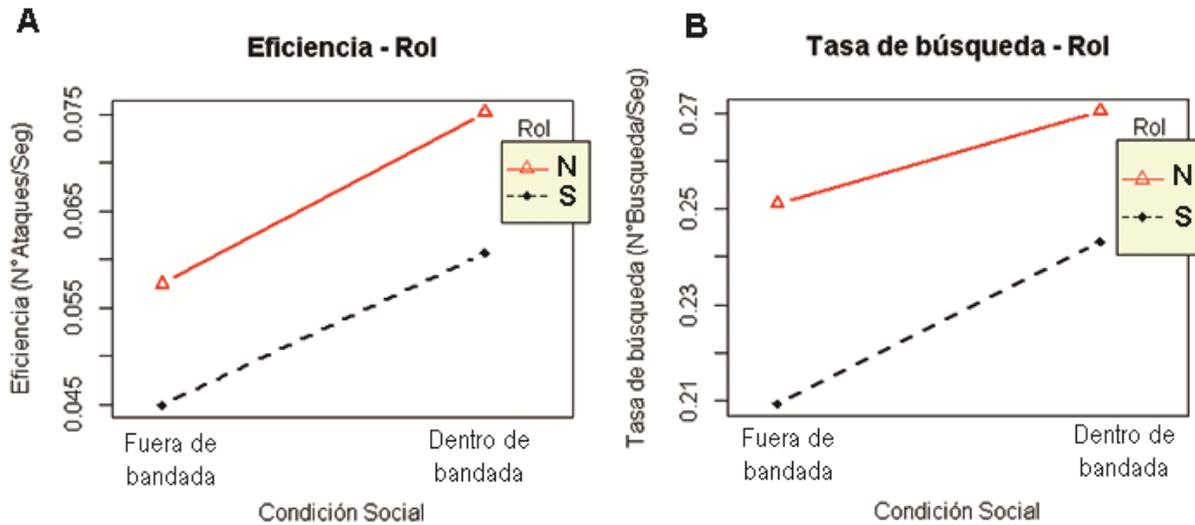


Fig 4. A. Eficiencia de forrajeo en relación al rol de las especies y a la condición social. B. Tasa de búsqueda en relación al rol de las especies y a la condición social. N: Especies núcleo, S: especies seguidoras.

**Gremios tróficos y comportamiento de forrajeo**—De las cuatro especies seleccionadas, *Setophaga pitiayumi* y *Thraupis sayaca*, registraron eficiencias de forrajeo mayores cuando integraron bandadas mixtas (Fig 5AD; GLM NB,  $X^2_1 = 30.7$ ,  $P < 0.01$  para *S. pitiayumi* y  $X^2_1 = 4.2$ ,  $P < 0.05$  para *T. sayaca*). *Arremon flavirostris* y *Myiarchus tyrannulus* no presentaron diferencias significativas en su eficiencia de forrajeo (Fig 5GJ; GLM NB,  $X^2_1 = 1.2$ ,  $P = 0.27$  para *A. flavirostris*;  $X^2_1 = 0.04$ ,  $P = 0.83$  para *M. tyrannulus*). *Setophaga pitiayumi* no presentó diferencias significativas en cuanto a la tasa de búsqueda cuando integró bandadas mixtas (Fig 5B; GLM NB,  $X^2_1 = 0.8$ ,  $P = 0.5$ ) y tampoco lo hicieron *Arremon flavirostris*, *Thraupis sayaca* y *Myiarchus tyrannulus* al integrar bandadas mixtas (Fig 5EHK; GLM NB,  $X^2_1 = 0.15$ ,  $P = 0.69$  para *A. flavirostris*;  $X^2_1 = 2.8$ ,  $P = 0.08$  para *T. sayaca* y  $X^2_1 = 1.39$ ,  $P = 0.23$  para *M. tyrannulus*). *Setophaga pitiayumi* forrajó en promedio 1.86 metros más bajo cuando integró bandadas mixtas (Fig 5C; Kruskal-Wallis  $P < 0.01$ ), mientras que *Thraupis sayaca*, *Myiarchus tyrannulus* y *Arremon flavirostris* no modificaron su altura de forrajeo significativamente al forrajear en bandadas mixtas (Fig 5FIL; Kruskal-Wallis  $P = 0.09$ ,  $P = 0.43$  y  $P = 0.35$  respectivamente).

EFICIENCIA DE FORRAJEO

TASA DE BÚSQUEDA

ALTURA DE FORRAJEO

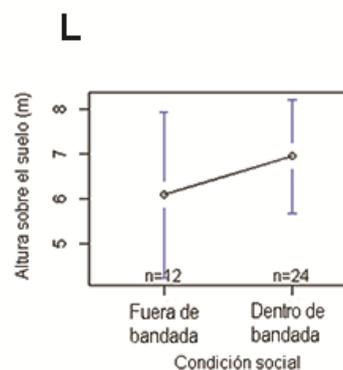
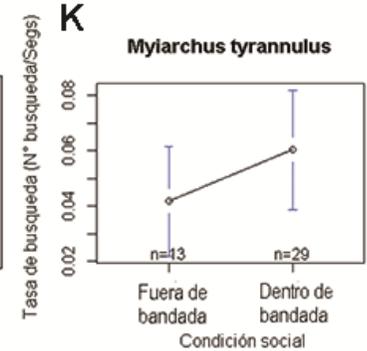
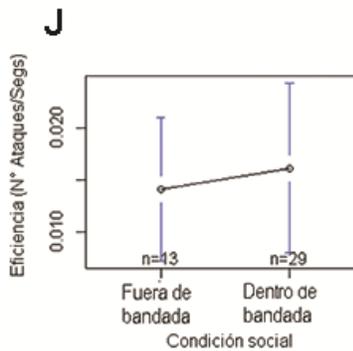
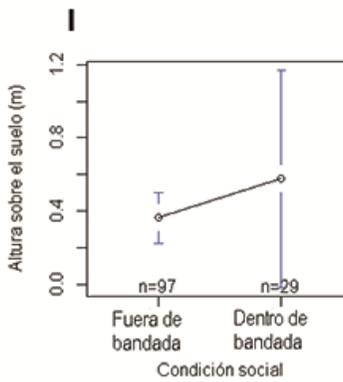
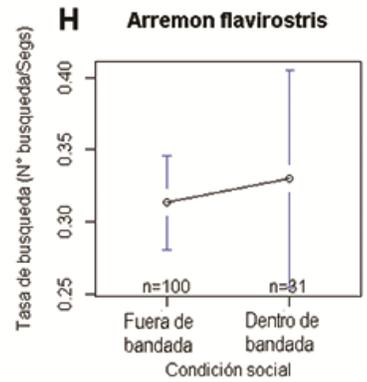
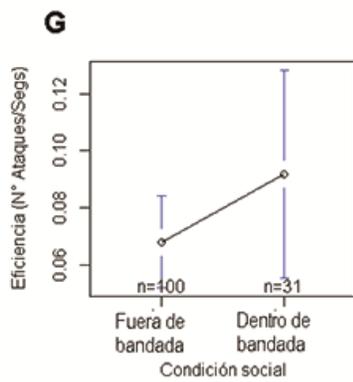
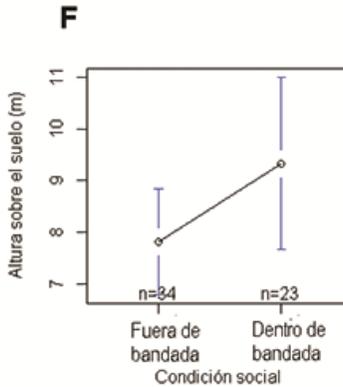
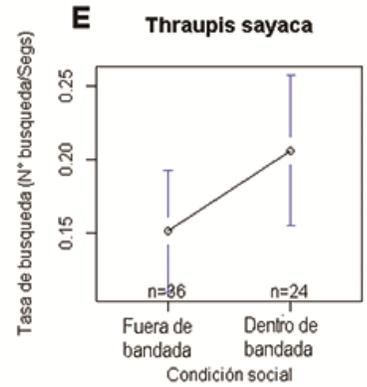
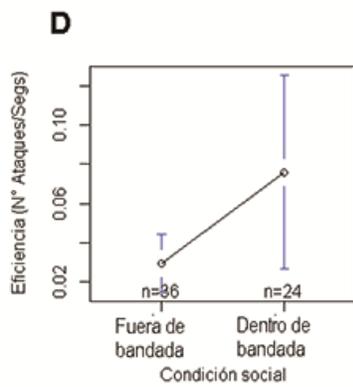
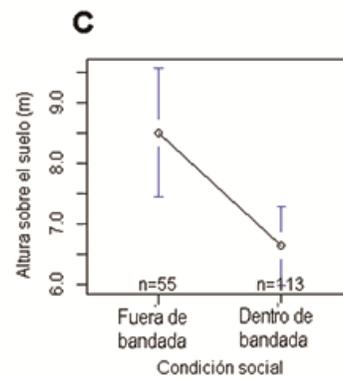
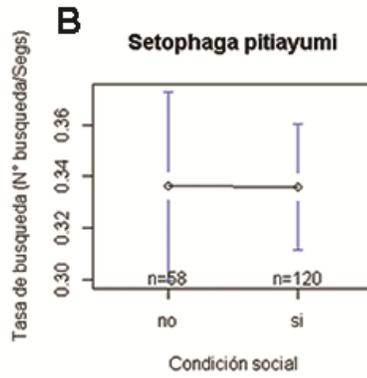
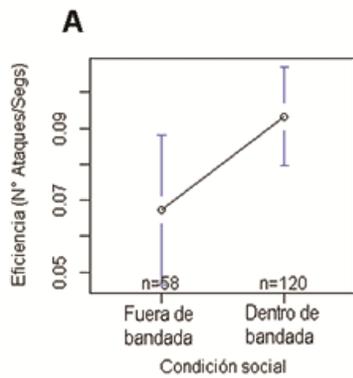


Fig 5. Comportamiento de forrajeo de cuatro especies integrantes de bandadas mixtas en relación a la condición social. A. Eficiencia de forrajeo según la condición social para *Setophaga pitiayumi*. B. Número de búsqueda según la condición social para *Setophaga pitiayumi*. C. Altura de forrajeo en relación a la condición social para *Setophaga pitiayumi*. D. Eficiencia de forrajeo según la condición social para *Thraupis sayaca*. E. Tasa de búsqueda según la condición social para *Thraupis sayaca*. F. Altura de forrajeo en relación a la condición social para *Thraupis sayaca*. G. Eficiencia de forrajeo según la condición social para *Arremon flavirostris*. H. Tasa de búsqueda según la condición social para *Arremon flavirostris*. I. Altura de forrajeo en relación a la condición social para *Arremon flavirostris*. J. Eficiencia de forrajeo según la condición social para *Myiarchus tyrannulus*. K. Tasa de búsqueda según la condición social para *Myiarchus tyrannulus*. L. Altura de forrajeo en relación a la condición social para *Myiarchus tyrannulus*.

## DISCUSIÓN

El comportamiento de forrajeo de las especies de aves en conjunción con el estudio detallado de las características ambientales representan una herramienta útil para comprender el forrajeo en grupo (Remsen y Robinson 1990). En este capítulo se evaluó si las aves al integrar bandadas mixtas obtienen una mayor eficiencia de forrajeo y/o disminuyen la tasa de búsqueda de alimento, si hay diferencias especie-específicas en los beneficios obtenidos en función del rol y gremio trófico y, si algunas especies modifican su comportamiento de forrajeo al integrar bandadas mixtas. Se comprobó que las especies de aves al integrar bandadas mixtas aumentan su eficiencia de forrajeo. Adicionalmente, se encontraron diferencias especie-específicas en cuanto al comportamiento de forrajeo de las aves que forman bandadas mixtas, tanto en relación al rol que ocupan las especies dentro de las bandadas mixtas como en relación al gremio trófico al que pertenecen. Tanto las especies núcleo como las especies seguidoras incrementaron su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas. Sin embargo, las especies secundarias incrementaron su eficiencia de forrajeo en mayor medida que las especies núcleo cuando integraron bandadas mixtas. *Setophaga pitiayumi*, un insectívoro de dosel y *Thraupis sayaca*, un frugívoro de dosel incrementaron su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas mientras que, *Arremon flavirostris*, un granívoro de sotobosque, no mostró diferencias en su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas y tampoco lo hizo *Myiarchus tyrannulus*, un insectívoro especializado en cazar

insectos en vuelo. Se encontró que al menos *S. pitiayumi* modificó su comportamiento de forrajeo disminuyendo su altura de forrajeo al alimentarse dentro de bandadas mixtas. En conjunto, todo indica que las aves obtienen ventajas al forrajear en bandadas mixtas y que algunas especies modificarían su comportamiento de forrajeo y se verían más beneficiadas que otras.

**Eficiencia de forrajeo y tasa de búsqueda—** En este estudio se comprobó que, como tendencia general, integrar bandadas mixtas les confiere a las aves una mayor eficiencia de forrajeo. Sin embargo, no todas las aves parecen obtener este beneficio en igual medida. En otros estudios se encontró que, incluso dentro de una misma especie, aquellos individuos con características morfológicas diferentes pueden presentar diferencias en el incremento de su eficiencia de forrajeo (Ekman y Askenmo 1984, Ekman 1987, Hino 2000). Hino (2000) encontró que individuos machos de *Terpsiphone mutata* con características sexuales más atractivas para las hembras, como poseer colas de mayor longitud, no presentaron evidencias de incrementar su eficiencia de forrajeo al participar en bandadas mixtas, mientras que sí lo hicieron individuos con colas más cortas. Esto indicaría que si bien muchas especies de aves deciden integrar bandadas mixtas, los beneficios que obtienen no son equivalentes ni siquiera entre individuos de la misma especie. El rol que cumple una especie dentro de la bandada mixta influye en los beneficios que obtienen (Fig. 4AB). En estudios experimentales realizados donde se removieron las especies núcleo del ambiente se observó un detrimento en la salud de las especies seguidoras y una mayor tendencia a forrajear en micro-hábitats más protegidos, de esta manera, se propuso que las especies núcleo son clave para las especies seguidoras quienes obtienen beneficios al unirse a las bandadas mixtas (Dolby y Grubb 1999). Adicionalmente, Sridhar *et al.* (2009) en un análisis a gran escala, encontraron que las especies seguidoras serían las especies receptoras de los beneficios de integrar una bandada mixta y no las especies núcleo. En este estudio, se encontró que tanto las especies núcleo como las especies secundarias incrementaron su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas. Las especies secundarias incrementaron su eficiencia de forrajeo en un 50% en contraste a un 33% las especies núcleo. Sin embargo, la tasa de búsqueda de las especies núcleo no sufrió cambios

significativos cuando integraron bandadas mixtas, mientras que la tasa de búsqueda de las especies secundarias si incrementó. Un incremento en la tasa de búsqueda de las especies secundarias parece indicar que al integrar bandadas mixtas son capaces de dedicar mayor tiempo a forrajear, ya sea buscando o consumiendo alimento (i.e. mayor eficiencia de forrajeo). En contraste, las especies núcleo no varían su tasa de búsqueda pero aun así incrementan su eficiencia de forrajeo. Probablemente, para las especies núcleo esté actuando algún mecanismo de facilitación de encuentro de alimento independiente de incrementar su tasa de búsqueda. Un mecanismo podría ser la facilitación de encuentro de artrópodos que son dislocados del follaje por las especies secundarias en su desplazamiento o quizás, imitar comportamientos de búsqueda exitosos que las especies secundarias parecen realizar en mayor medida (Buskirk 1972, 1976, Barnard y Sibly 1981, Powell 1985, Galef y Giraldeau 2001, Beauchamp y Ruxton 2005). Se propone entonces, una relación de mutualismo entre especies núcleo y especies seguidoras, donde las especies seguidoras obtienen un considerable incremento en su eficiencia de forrajeo mientras que las especies núcleo son capaces de incrementar su eficiencia de forrajeo sin cambiar la tasa de búsqueda de alimento.

Al participar en bandadas mixtas, las aves podrían percibir beneficios anti-depredador, si esto sucede, las aves podrían dedicar parte de su tiempo antes invertido en buscar depredadores a buscar alimento. De hecho, se demuestra aquí que las aves al participar en bandadas mixtas aumentan su comportamiento de búsqueda de alimento (Fig 2B). Lo que indica que las aves en bandadas mixtas tienen como principal actividad el forrajeo (Goodale *et al.* 2017). Thiollay (1988) cuantificó los comportamientos de búsqueda de depredadores asumiendo que cuando los individuos observaban de manera estática hacia arriba era en búsqueda de depredadores. Esta medición tiene numerosas contradicciones y es difícilmente comprobable. Sin embargo, sus hallazgos indican que las especies en bandadas mixtas realizaban en menor medida este comportamiento y apoyaría la idea de que las aves en bandadas mixtas pueden invertir mayor cantidad de tiempo en buscar alimento y consumirlo.

**Gremios y beneficios de integrar una bandada mixta**—Cada especie integrante de una bandada mixta puede obtener beneficios diferentes en función de las características especie-específicas que presente, por tal motivo se decidió evaluar a cuatro especies muy diferentes: *Thraupis sayaca*, *Setophaga pitiayumi*, *Myiarchus tyrannulus* y *Arremon flavirostris*. Particularmente *Thraupis sayaca* es una especie principalmente frugívora y gregaria (obs. pers.) que se desplaza en vuelos largos posando alto en el dosel o bajando al sotobosque para alimentarse de frutos, por ejemplo de *Celtis iguanae*. *Setophaga pitiayumi* es una especie que realiza vuelos cortos desplazándose por el dosel de manera inquieta y realizando frecuentes vocalizaciones y es principalmente insectívora (obs. pers.). *Myiarchus tyrannulus* es una especie que predominantemente se encuentra quieta, realizando vuelos para cambiar de percha, busca de manera estática insectos para, luego de localizar uno, realizar un vuelo elástico volviendo a la percha de origen (se observó que puede estar hasta 17 segs en promedio en una percha antes de desplazarse a otra u localizar un insecto; obs.pers.). Por último *Arremon flavirostris* es una especie que siempre fue observada en pareja (se anilló una pareja en el 2015 y fue observada hasta el 2017 siempre juntos en el mismo territorio) en el sotobosque desplazándose mediante saltos cortos y alimentándose de granos (o semillas de los frutos que caen al suelo de *Celtis iguanae*) que estaban en el suelo, o que aún estaban en pie (*Petieveria alliaceae*), de frutos (*Prockia crucis*) e incluso de insectos (principalmente mariposas) y caracoles. Así, es probable que para aquellas especies que se desplazan por el dosel la eficiencia de forrajeo aumenta cuando integran una bandada mixta, sin embargo, para las especie de sotobosque esto no resultaría. Thiollay (1999) encontró que en bandadas mixtas donde faltaban la especie de sotobosque (*Parus major*) las especies restantes aumentaban el comportamiento de búsqueda de depredadores, este hecho llevó a pensar que las especies de sotobosque tienen una capacidad intrínseca, por su hábito de forrajeo en el sustrato inferior del bosque, de siempre estar alerta en busca de depredadores que suelen atacar desde arriba (Thiollay 1999, Laurance 2004). Así, las especies de sotobosque probablemente no puedan desprenderse de su comportamiento de buscar depredadores aun cuando se encuentran integrando bandadas mixtas y explicaría porque *Arremon flavirostris* no aumentó su eficiencia de forrajeo al integrar bandadas mixtas. Por otro lado, *Myiarchus tyrannulus*

tampoco presenta cambios en su eficiencia de forrajeo. Munn (1986) describe un comportamiento particularmente interesante para dos especies que capturan insectos de manera similar a *Myiarchus tyrannulus*, él observó que *Lanio versicolor* y *Thamnomanes schistogynus* habían desarrollado falsas alarmas de alerta (también emitían alarmas certeras) que emitían para dispersar a los integrantes de la bandada y aprovechar los insectos dislocados por ellos. En el caso de *Myiarchus tyrannulus*, no se observó ningún comportamiento similar, y los resultados encontrados indican que no obtiene beneficios en su eficiencia de forrajeo al participar en bandadas mixtas. Este resultado indicaría que a diferencia de otras especies que cazan insectos en vuelo como *Lanio versicolor* o *Thamnomanes schistogynus*, no es capaz de aprovechar los insectos dislocados por otros integrantes dentro de una misma bandada y, al mismo tiempo, que tal hipótesis no es aplicable para todas las especies de aves que cazan insectos en vuelo. Futuros estudios experimentales podrían arrojar luz sobre esta hipótesis, donde se evalúe en qué medida los insectos son dislocados y realmente aprovechados por otros integrantes.

**Comportamiento de forrajeo y fragmentación**—Tanto la eficiencia de forrajeo como la tasa de búsqueda fueron mayores cuando las aves integraron bandadas mixtas en ambas configuraciones de bosque. Sin embargo, la eficiencia de forrajeo fue mayor para las aves cuando integraron bandadas mixtas en fragmentos de bosques. Esto puede relacionarse con el hecho de que en los fragmentos de bosques las bandadas son más pequeñas (Mokross *et al.* 2014, Capítulo III), tanto en número de especies como de individuos de cada especie, pudiendo en última instancia reducir la competencia entre individuos de una misma especie dentro de una bandada. Asimismo, todo parecería indicar que los beneficios en el forrajeo que obtienen las aves en bandadas, incrementan en relación a las habilidades complementarias para localizar el alimento y que los posibles costos por la competencia deben ser evaluados en profundidad en futuros estudios.

En un estudio similar (ver Pomara *et al.* 2003) donde compararon el comportamiento de forrajeo de 4 especies (*Myioborus miniatus*, *Basileuterus culicivorus*, *Wilsonia pusilla* y *Mniotilta varia*) en plantaciones de café vs. bosques bien conservados y en relación a la condición social, no encontraron diferencias en la eficiencia de forrajeo

como tampoco en la tasa de búsqueda para las especies estudiadas ya sea dentro o fuera de bandadas mixtas o en relación al tipo de bosque (Pomara *et al.* 2003). Contrario a los resultados aquí encontrados, es llamativo que las especies no presentaran diferencias significativas en su comportamiento de forrajeo en relación a la condición social o al tipo de bosque. A pesar de que los autores no describen los hábitos de comportamiento de forrajeo para las especies, se podría inferir en base a otros estudios de estas especies (Curson 2017, Curson y de Juana 2017), que son principalmente de sotobosque, salvo por *M. varia* que se alimentaría además en el estrato medio y altos. Así, las diferencias entre los resultados presentados por Pomara *et al.* (2003) y los reportados en este capítulo pueden deberse al comportamiento de forrajeo intrínseco de las especies que seleccionaron. Si esto es así, sus resultados serían comparables a los encontrados para *Arremon flavirostris*, una especie claramente de sotobosque y que no modifica su comportamiento de forrajeo en relación a la condición social. Futuros estudios deberían ser cuidadosos a la hora de elegir las especies focales para inferir a gran escala sobre las repercusiones de integrar una bandada mixta en la eficiencia de forrajeo de las aves. Las bandadas mixtas son asociaciones inter-específicas y como tales, los estudios deben manifestar claramente esta intrincada relación.

La eficiencia de forrajeo de las aves fuera de bandadas mixtas es similar para las dos configuraciones de bosques, incrementándose cuándo estas integran bandadas mixtas. Sin embargo, la tasa de búsqueda para las aves fuera de bandadas mixtas fue mayor en bosques continuos. Este patrón puede relacionarse con el alimento disponible para las aves en cada tipo de bosque (Capítulo IV). Por un lado, el alimento en el bosque continuo podría estar distribuido de manera dispersa en la gran cantidad de superficie y estar congregado en una pequeña superficie en los pequeños fragmentos de bosques, lo cual lo haría más difícil de encontrar en los bosques continuos. Por otro lado, los bosques continuos registraron mayor cantidad de artrópodos en estadios larvales, lo cual representa alimento de menor detectabilidad para las aves (Capítulo IV). Adicionalmente, los bosques continuos fueron más fríos que los fragmentos de bosques (Capítulo III), lo cual disminuiría en mayor medida la movilidad de los artrópodos (Avery y Krebs 1984). Así, los bosques continuos presentan mejores características estructurales de la vegetación y una mayor diversidad de aves (Capítulo II y III) pero el alimento es más

difícil de encontrar, ya sea por una menor movilidad de los ítems presa (estadíos o temperatura) o por una distribución dispersa de los mismos. Esto ocasionaría que las aves en solitario tengan una mayor tasa de búsqueda en el bosque continuo. Sin embargo, esta dificultad para encontrar el alimento, evidenciada por una mayor tasa de búsqueda en los boques continuos, parece ser subsanada cuando las aves integran bandadas mixtas. Resultando en que las aves al integrar bandadas mixtas en bosques continuos, donde hay más alimento disponible, presenten una menor tasa de búsqueda en comparación a las aves que integran bandadas mixtas en fragmentos de bosques.

**Conclusión—** El presente estudio demuestra que forrajear en bandadas mixtas es más eficiente que forrajear en solitario. Sin embargo, la eficiencia de forrajeo no incrementó de igual manera para las diferentes especies. Esto podría tener su justificativo en la historia evolutiva de cada especie, donde algunas características comportamentales y morfológicas de algunas especies podrían haber evolucionado basadas en el forrajeo en grupo mientras que en otras especie no. Específicamente las especies núcleo, quienes promueven activamente la formación de bandadas mixtas y obtienen una mayor eficiencia de forrajeo sin aumentar su tasa de búsqueda. Estos resultados hacen evidente un delicado balance entre el tiempo que una especie invierte en buscar alimento (tasa de búsqueda) y encontrarlo (eficiencia de forrajeo), siendo que el beneficio óptimo, de reducir la tasa de búsqueda (o que no presente variaciones) y al mismo tiempo aumentar la eficiencia de forrajeo, solo se manifiesta en bosques continuos y para las especies núcleos. En conjunto, todo indica que las ventajas que obtienen las aves al integrar bandadas mixtas residen en las interacciones no recíprocas y probablemente complementarias de las especies integrantes. Aún faltaría establecer el vínculo entre el comportamiento especie-específico y la organización de la comunidad y cuáles son los mecanismos subyacentes a la mayor eficiencia de forrajeo que obtienen algunas aves al integrar bandadas mixtas.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALEIXO A. 1997. Composition of mixed-species bird flocks and abundance of flocking species in a semideciduous forest of southeastern Brazil. *Ararajuba* 5: 11-18.
- AUSTIN G. T. Y SMITH, E. L. 1972. Winter foraging ecology of mixed insectivorous bird flocks in oak woodland in southern Arizona. *The Condor* 74: 17-24.
- AVERY M. I., AND J. R. KREBS. 1984. Temperature and foraging success of Great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126: 33-38.
- BARNARD C. J. Y SIBLY R. M. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal behaviour* 29:543-550.
- BEAUCHAMP G Y G. D. RUXTON. 2005. Harvesting resources in groups or alone: the case of renewing patches. *Behavioral Ecology*. 989-993.
- BIERREGARD JR. R. O. Y LOVEJOY T. E. 1989. Effects of forest fragmentation on amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19:215-241.
- BLAKE J. G. Y LOISELLE B. A. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *The Auk* 118: 304-326.
- BLENDINGER P. G. Y VILLEGAS M. 2011. Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology* 212: 889-899.
- BOJORGES-BAÑOS J. C. Y MATA L. L. 2001. Abundancia y distribución temporal de aves en la selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología* 72:259-283.
- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- BUSKIRK W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293-310.
- CARACO T. Y L. L. WOLF. 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *The American Naturalist*, 109: 343-352.
- CODY M. L. 1971. Finch flocks in the Mohave Desert. *Theoretical population biology* 2: 142-158.

CURSON J. 2017. Stripe-crowned Warbler (*Basileuterus culicivorus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

CURSON J. 2017. Black-and-white Warbler (*Mniotilta varia*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

CURSON J. Y DE JUANA E. 2017. Slate-throated Whitestart (*Myioborus miniatus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

CURSON J. Y DE JUANA E. 2017. Wilson's Warbler (*Cardellina pusilla*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

DARRAH A. J. Y SMITH K. G. 2014. Ecological and behavioral correlates of individual flocking propensity of a tropical songbird. *Behavioral Ecology* doi:10.1093/beheco/aru086.

DESROCHERS A. 1989. Sex, Dominance, and Microhabitat use in Wintering Black-Capped Chickadees: A Field Experiment. *Ecology* 70: 636-645.

DOLBY A. S., Y T. C. GRUBB JR. 1998. Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal behaviour* 56: 501-509.

DOLBY A. S, Y T. C. GRUBB JR. 1999. Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *The Auk* 116: 557-559.

EKMAN J. B. Y ASKENMO C. E. 1984. Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour* 32: 508-514.

EKMAN J. 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Animal Behaviour* 35: 445-452.

FRANKLIN J. F., SPIES T. A., VAN PELT R., CAREY A. B., THORNBURGH D. A., BERG, D. R., LINDENMAYER D.B, HARMON M.K., KEETON W.S., SHAW D.C., BIBLE K. Y CHEN J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423.

GALEF B. G. Y GIRALDEAU L. A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour* 61:3-15.

- GOODALE E., BEAUCHAMP G., MAGRATH R. D., NIEH J. C. Y G.D. RUXTON. 2010. Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in ecology & evolution*, 25: 354-361.
- GOODALE E., BEAUCHAMP G. Y G. RUXTON. 2017. *Mixed-species groups of animals*. Academic Press.
- GREENBERG R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. *In* S. Boinski, P.A. Garber. (Eds.) *On the move: How and why animals travel in groups*, pp. 521-558. Illinois. University of Chicago Press.
- GUSTAFSSON L. 1988. Foraging behaviour of individual coal tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex and morphology. *Animal Behavior* 36: 696–704.
- HINO T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology* 31: 441-446.
- HOGSTAD O. 1988. Advantages of social foraging of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 275-283.
- HOWELL N. 1979. *Demography of the Dove! Kung*. Vol. 35. New York: Academic Press.
- HUTTO R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor* 96:105-118.
- KRAUSE J. Y G. D. RUXTON. 2002. *Living in groups*. Oxford series in Ecology and Evolution. Oxford University press. United States
- KREBS C. J. 1972. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Ecology. New York: Harper and Row.
- LAURANCE S. G. 2004. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecological Applications* 14: 1344-1357.
- MARIN-GÓMEZ O.H. Y ARBELÁEZ –CÓRTEZ E. 2015. Variation on species composition and richness in mixed bird flocks along an altitudinal gradient in the central andes of Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2015.1057024>.
- MCCLURE H. E. 1967. The composition of mixed-species flocks in lowland and sub-montane forests of Malaya. *Wilson Bull.* 79:131-154.
- MILLIKAN G. C., GADDIS P. Y PULLIAM H. R. 1985. Interspecific dominance and the foraging behaviour of juncos. *Animal behaviour* 33: 428-435.

- MOKROSS K., RYDER T. B., CÔRTEZ M. C., WOLFE J. D. Y STOUFFER P. C. 2014. Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20132599.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- MORSE D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27: 332-339.
- MOYNIHAN M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 143.
- MUNN C.A. Y J. W. TERBORGH. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor* 81: 338-347.
- MUNN C. A. 1986. Birds that “cry wolf”. *Nature* 319: 143-145.
- ORDOÑEZ R.H. 2008. Composición de especies y variación estacional de bandadas mixtas de aves en dos tipos de bosques en la cordillera oriental de Colombia. Tesis de grado, Universidad industrial de Santander. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Bucaramanga.
- PITCHER T., HART P. J. Y PAUL J. B. 1982. *Fisheries ecology* 597: 504-4 PIT.
- POMARA L.Y., COOPER R. J., PETIT L. J. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four neotropical warblers in Panamian shade coffee fields and forest. *The Auk* 120: 1000-1012.
- POWELL G. V. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- PRICE T. 1987. Diet variation in a population of Darwin’s finches. *Ecology* 68: 1015–1028.
- PULLIAM H. R. Y CARACO T. 1984. *Living in groups: is there an optimal size. Behavioural ecology.* Sinauer, Sunderland, MA.
- REMSEN J. V. Y S. K. ROBINSON. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in avian biology* 13:144-160
- ROBINSON S. K. Y HOLMES R. T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63:1918-1931.
- SCHALLER, G. B. 1967. *The deer and the tiger.* Univ. of Chicago Press, Chicago, New York. 370p.

- SRIDHAR H., BEAUCHAMP G. Y K. SHANKER. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78: 337-347.
- SRIDHAR H., SRINIVASAN U., ASKINS R. A., CANALES-DELGADILLO J. C., CHEN C. C., EWERT D. N., GALE G.A., GOODALE E., GRAM W.K., HART P.J. HOBSON K. A., HUTTO R.A., KOTAGAMA S.W., KNOWTOLN J.L., LEE T.M., MUNN C.A., NIMNUAN S., NIZAM B.Z., PERÓN G., ROBIN V.V., RODEWALD A.D., RODEWAD P.G., THOMSON R.L., TRIVEDI P., VAN WILGENBURG S.L., Y K. SHANKER. 2012. Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. *The American naturalist* 180: 777-790.
- SRIDHAR H. Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.
- SRINIVASAN U. Y S. QUADER. 2012. Toe at and not be eaten: Modelling resources and safety in multi-species animal groups. *PlosOne* 7: 1-9.
- SRINIVASAN U., HINES J. E. Y QUADER S. 2015. Demographic superiority with increased logging in tropical understorey insectivorous birds. *Journal of applied ecology* 52: 1374-1380.
- THIOLLAY J. M. 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forest: ecological implications. *Oikos* 53:17-30.
- THIOLLAY J. M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 8: 513-534.
- TOLMAN C. W. Y WILSON G. F. 1965. Social feeding in domestic chicks. *Animal Behaviour* 13: 134-142.
- WINTERBOTTOM J. M. 1943. On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis*, 85: 437-442.
- ZUUR A.F., IENO E.N. Y SMITH G.M. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer. United States of America.

## APÉNDICE

Tabla 1. Lista de especies incluidas en los análisis con más de 10 observaciones de comportamiento, mostrando el número de encuentros en los cuales se pudo obtener comportamientos de forrajeo de más de 10 segundos.

<b>Especie</b>	<b>N° de encuentros</b>
<i>Setophaga pitiayumi</i>	186
<i>Arremon flavirostris</i>	136
<i>Phylloscartes ventralis</i>	120
<i>Thraupis sayaca</i>	63
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	49
<i>Serpophaga munda</i>	46
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	43
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	43
<i>Syndactila rufosupercillata</i>	43
<i>Suiriri suiriri</i>	36
<i>Basileuterus bivittatus</i>	25
<i>Cyanocompsa brisoni</i>	24
<i>Contopus cinereus</i>	23
<i>Myiopagis viridicata</i>	23
<i>Zonotrichia capensis</i>	23
<i>Turdus rufiventris</i>	22
<i>Xenops rutilans</i>	20
<i>Phyllomyias sclateri</i>	19
<i>Hemitriccus margaritaceiventer</i>	18
<i>Poospiza melanoleuca</i>	18
<i>Picumnus cirratus</i>	17
<i>Saltator aurantirostris</i>	15
<i>Tolmomyas sulphurescens</i>	15
<i>Turdus amaurochalinus</i>	15
<i>Campephilus leucopogon</i>	14
<i>Coryphospingus cuculatus</i>	14
<i>Myiodinastes maculatus</i>	13
<i>Cranioleuca pyrrophia</i>	12
<i>Elaenia parvirostris</i>	12
<i>Thlypopsis sordida</i>	12
<i>Myioborus brunniceps</i>	11
<i>Xiphocolaptes major</i>	11
<i>Vireo olivaceus</i>	10

# CONCLUSIONES Y DISCUSIONES FINALES

## LAS BANDADAS MIXTAS COMO ESTRATEGIA E IMPLICANCIAS EN LA CONSERVACIÓN

*“Una desconcertante variedad de disturbios ecológicos pueden extenderse en los hábitats fragmentados, para los biólogos es todo un reto identificar aquellos de mayor importancia.”  
(Laurance et al. 2011)*

## **Conclusiones**

En este estudio se resolvió, desde diferentes perspectivas entrelazadas, la siguiente hipótesis: “Las bandadas mixtas constituyen una estrategia de las aves para superar condiciones difíciles a través de los beneficios que estas obtienen al integrarlas”.

Se registraron un total de 198 bandadas mixtas. Estas presentaron un patrón de formación estacional, siendo la mayor abundancia de bandadas mixtas registradas durante las estaciones secas y frías y la menor durante estaciones húmedas y cálidas. Las bandadas mixtas en el área de estudio tuvieron un promedio de  $7.15 \pm 5.5$  especies por bandada, con un mínimo de dos especies y un máximo de 29. El promedio de individuos fue de  $12.7 \pm 11.5$  individuos por bandada, el mínimo en una bandada mixta fue de 3 individuos y el máximo de 79 individuos. Se encontró que, las aves integran bandadas mixtas y estas se forman con mayor frecuencia bajo condiciones difíciles, ya sean, climáticas, de fragmentación y en relación al alimento disponible. Los integrantes de bandadas incrementaron la cantidad de movimientos de forrajeo, tanto de ataque como de búsqueda en comparación a cuando estuvieron solitarios y en general se evidenció un incremento en la eficiencia de forrajeo.

## **Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a condiciones climáticas**

Las aves en bandadas mixtas deben asignar esfuerzos en forrajear y en evitar depredadores (Buskirk 1972, 1976). Así, los beneficios de integrar bandadas mixtas varían estacionalmente a lo largo del ciclo anual y en el corto plazo dependiendo de la ocurrencia de determinadas condiciones que actúen como disparadores comportamentales para las especies de aves incitándolas a formar e integrar bandadas mixtas. A lo largo de esta tesis se discutieron las dos hipótesis más utilizadas para explicar la existencia de las bandadas mixtas, la hipótesis de prevención de depredación y la hipótesis de eficiencia de forrajeo (Miller 1922, Krebs 1973, Goldman 1980, Beauchamp 2005). En los ambientes boscosos con condiciones estacionales contrastantes, donde las aves quedan más expuestas frente a depredadores durante el otoño-invierno por la pérdida del follaje y tienen una mayor demanda energética consecuencia de bajas temperaturas, ambas hipótesis predicen que las especies de aves

presentarán una mayor tendencia a integrar bandadas mixtas y que las bandadas mixtas ocurrirán con mayor frecuencia durante las estaciones más rigurosas (otoño-invierno) aprovechando los beneficios que obtienen al integrar bandadas. Sin embargo, dentro de cada estación, es posible afirmar que las predicciones de las dos hipótesis difieren; dado que, dentro de una misma estación la presión de depredación puede considerarse constante. Esto significa que no hay factores obvios que puedan llevar a grandes cambios en las presiones de depredación en el corto plazo e.g. un incremento en el término de horas o días en el número de depredadores. Sin embargo, la disponibilidad de alimento para las aves puede cambiar de un modo extremo dentro de una estación, e.g. una baja de la temperatura en días consecutivos o incluso en horas, provoca una disminución en el movimiento de los artrópodos (Avery y Krebs 1984).

En esta tesis se presenta evidencia sólida sobre el incremento estacional del número de bandadas mixtas y la tendencia a formar éstas por parte de las especies de aves, durante los períodos de mayor demanda energética que caracterizaron las estaciones más frías y secas en la selva pedemontana. Además, se confirma una respuesta en el corto plazo por parte de las aves a formar bandadas mixtas, pequeños cambios en la temperatura dentro de una estación y entre días consecutivos funcionarían como disparadores comportamentales para las aves, incitándolas a integrar bandadas mixtas en días más fríos. Así, los cambios en la formación y actividad de las bandadas mixtas dentro de una estación, en concordancia con las respuestas encontradas frente a cambios en el corto plazo de las condiciones climáticas, apoyarían la hipótesis de eficiencia de forrajeo y no tanto la de prevención de depredadores.

### **Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a la fragmentación**

Los fragmentos de bosques resultaron más calientes y recibieron un mayor efecto del viento en comparación a los bosques continuos, resultando en un ambiente con menor humedad. Estas características influyeron negativamente en las bandadas mixtas de los fragmentos de bosques, tanto en la cantidad de especies que podrían formar bandadas mixtas, como en la frecuencia de encuentros de bandadas mixtas. Entonces, contrario a lo esperado no se registraron más bandadas mixtas en los fragmentos de bosques, así como tampoco tuvieron más especies e individuos en ellas. Probablemente, si la

conectividad de los fragmentos fuera mayor y las tasas de supervivencia de los individuos fueran similares a la de los bosques continuos, las condiciones climáticas de los fragmentos hubieran resultado en una mayor frecuencia de formación de bandadas mixtas en los mismos. Sin embargo, si bien en números absolutos los fragmentos no tuvieron más bandadas, ni más especies o individuos, se encontró que una mayor proporción de la avifauna registrada en un momento dado participaba en bandadas mixtas en comparación a un bosque continuo. Esto indica, a pesar de que las especies entre fragmentos de bosques y bosques continuos fueron aproximadamente las mismas, existe una mayor preferencia por parte de los individuos que habitan los fragmentos de bosques a formar bandadas mixtas.

Mokross *et al.* (2014) encontraron diferentes frecuencias de asociación entre diferentes especies de aves en función de las características del bosque, indicando que las interacciones entre las diferentes especies de aves dentro de una bandada mixta son producto de un complejo proceso de decisión que realizan las aves sobre cuando integrar y formar estas agrupaciones y con qué especies se asocian. En estudios a futuro, será interesante poder combinar los efectos de las variables ambientales y de abundancia de alimento encontrados a lo largo de esta tesis, en un marco analítico de redes de interacción donde se puedan observar los resultados de estas variables a nivel de especie. De esta manera, muchos de los resultados encontrados tomarán fuerza para indagar en la evolución de los complejos vínculos que se manifiestan entre las diferentes especies.

### **Formación de bandadas mixtas y la respuesta de las aves frente a la disponibilidad de alimento**

En esta tesis se comprueba una intrínseca relación entre la abundancia de alimento, tipo de alimento, la probabilidad de presencia de bandadas mixtas y el gremio trófico al que pertenecen las especies integrantes de las mismas. Por un lado, la abundancia de artrópodos a escala local influye en la probabilidad de presencia de una bandada mixta, cuando las aves se desplazan por sectores del bosque con menos alimento, la probabilidad de que estas formen una bandada mixta aumenta. Por otro, la formación de bandadas mixtas responde a nivel estacional al tipo de alimento disponible y no a la

abundancia. Durante las estaciones secas se observa el pico de actividad de las aves dentro de bandadas mixtas que se condice con una mayor abundancia de artrópodos. Sin embargo, durante las estaciones secas, los artrópodos son de pequeño tamaño y se encuentran en estadíos no-adultos. Los estadíos no-adultos presentan menor tamaño y menor movilidad (carecen de alas) en comparación a estadíos adultos, lo cual dificultaría el encuentro de estos por parte de las aves. Sumado a esto, las bajas temperaturas de las estaciones secas influyen negativamente la movilidad de los artrópodos que son ectotermos (Avery y Krebs 1984). Así, la detectabilidad reducida de los artrópodos a lo largo de las estaciones más frías y secas resulta en el encuentro frecuente de bandadas mixtas durante estas estaciones mientras que, determinadas características climáticas, como un detrimento en la temperatura diaria, durante las estaciones más cálidas y húmedas podrían provocar de manera esporádica, una baja en la detectabilidad de los artrópodos adultos, disparando el comportamiento de integrar bandadas mixtas dentro de estas estaciones. Así, en este estudio se comprueba que la detectabilidad del alimento, más que la abundancia de alimento en el ambiente, es una de las causas subyacente de la formación de las bandadas mixtas.

### **Ventajas de integrar una bandada mixta**

Como tendencia general en este estudio se comprobó que integrar bandadas mixtas les confiere a las aves una mayor eficiencia de forrajeo. Sin embargo, no todas las aves parecen obtener este beneficio en igual proporción. Numerosos estudios han demostrado que la morfología influencia las variaciones inter e intra-específicas en los patrones de alimentación de las aves (Price 1987, Gustafsson 1988, Hino 2000). Así, algunas características comportamentales y morfológicas de algunas especies podrían haber evolucionado basadas en el forrajeo en bandadas mixtas. Específicamente las especies núcleo, quienes promueven activamente la formación de bandadas mixtas y obtienen una mayor eficiencia de forrajeo sin aumentar su tasa de búsqueda. En conjunto, todo indica que las ventajas que obtienen las aves al integrar bandadas mixtas residen en las interacciones no recíprocas de las especies integrantes. Aún falta establecer cuáles son los mecanismos subyacentes a la mayor eficiencia de forrajeo que obtienen algunas aves

al integrar bandadas mixtas y estos deberían ser estudiados en el contexto evolutivo y de la historia de vida de las especies en cada área determinada.

### **Bandadas mixtas, interacciones e implicancias en la conservación**

Barnosky *et al.* (2011) plantean que han sucedido cinco extinciones masivas en la historia del planeta Tierra y actualmente, a causa de la creciente población humana, se estaría frente a la sexta. Precisamente, se reconoce que los cambios antropogénicos son una fuerza mayor de cambio geológico y ambiental, tan o más importantes que las fuerzas naturales (Corlett 2015). El gran tamaño de la población humana implica la pérdida de hábitat de otros organismos y se convierte en un problema mayor que ejerce presión sobre ellos obligándolos al hacinamiento en las pocas áreas remanentes (Bierregaard *et al.* 1992) y, más aún, la poca superficie intacta remanente se encuentra bajo presión de fragmentación y degradación (Sridhar y Shankar 2008, Laurance *et al.* 2011, Laurance *et al.* 2014). A medida que se entiende la complejidad de los sistemas naturales, se vuelve más claro que la pérdida de diversidad no es sólo la desaparición de una especie tras otra, sino también la pérdida de las interacciones entre ellas (Tylianakis 2009). Son estas interacciones las que probablemente sean más susceptibles a las presiones humanas que las especies en sí mismas (Valiente-Banuet *et al.* 2015), y es posible que los vínculos entre especies estén tan especializados que sucedan co-extinciones (Dunn *et al.* 2009). Un ejemplo claro de la dependencia de las especies de aves a las interacciones entre ellas es el de Mammides *et al.* (2015), quienes encontraron resultados similares a los expuestos en el capítulo III de esta tesis. Sintetizando, en este trabajo encontraron que las bandadas mixtas en áreas degradadas, fuera de áreas protegidas, eran más pequeñas en comparación a las de áreas protegidas. Sin embargo, la proporción de veces que las especies se asociaron a bandadas mixtas en las áreas degradadas fue mayor a la esperada por azar, evidenciando una gran tendencia de las aves a integrar bandadas mixtas en áreas degradadas.

En esta tesis se comprueba que, la cantidad de especies en una bandada mixta es el resultado de las especies registradas en un área. Por ende, se considera fundamental conservar la diversidad de especies en un área para evitar el efecto de extinción en *cascada*, en el cual si una especie que resultaba fundamental para la

cohesión de las bandadas mixtas en un área, se vuelve escasa o ausente, los grupos se disuelven perdiendo todas las interacciones que podrían suceder entre las diferentes especies (Dolby y Grubb 1999 a y b, Maldonado-Coelho y Marini 2003, Sridhar y Shanker 2008, Zhang *et al.* 2013). Interacciones que, hasta la fecha desconocemos con exactitud cómo se establecen o que significan para las especies e individuos que las realizan. Asimismo, los ambientes con una mayor cantidad de especies que puedan mantener la cohesión de las bandadas mixtas, serán ambientes más robustos frente a posibles disturbios naturales. De tal modo, los esfuerzos de conservación deben orientarse a conservar la mayor diversidad de especies posibles y principalmente a conservar los procesos ecológicos claves para el establecimiento y supervivencia de las especies. Aun cuando las interacciones entre las especies representan un proceso ecológico de difícil cuantificación, son el proceso principal por el cual se sostienen los ecosistemas naturales. Por ello, resulta fundamental comprender la complejidad de las interacciones que ocurren entre las especies que forman bandadas mixtas (Goodale *et al.* 2017) y esta tesis representa uno de los primeros pasos para lograrlo.

### **¿Funcionan las bandadas mixtas como estrategia de vida para lidiar con condiciones difíciles?**

Los resultados de esta tesis muestran que las bandadas mixtas de aves se organizan como estrategia para superar condiciones difíciles. Específicamente, se presentaron más bandadas mixtas en la estación más seca y fría, cuando hubo alimento más difícil de detectar en el ambiente y se demostró que, al menos para la mayoría de las especies, participar en bandadas mixtas resultó en una eficiencia de forrajeo mayor que cuando forrajearon en solitario. Estos resultados sugieren una prevalencia de formación de bandadas mixtas por sobre el efecto de competencia que podría afectar de manera negativa a las especies participantes y demuestra lo propuesto antaño por Morse (1970).

La hipótesis de que las aves en bandadas mixtas reducen su riesgo de depredación tiene su punto fuerte en el mecanismo de selección natural. Básicamente, si a lo largo de la historia evolutiva del comportamiento de forrajeo en grupo, aquellos individuos que forrajearon en solitario eran depredados con mayor frecuencia que los individuos que forrajearon en bandadas, la presión de selección actuó sobre los

individuos que forrajeaban en solitario. Sin embargo, los depredadores cuando encuentran una bandada mixta solo se alimentan de un individuo a la vez y la tasa de encuentro de bandadas mixtas por parte de los depredadores es mucho menor que la tasa de captura resultante (Turner y Pitcher 1986). Así, siempre y cuando no todos los individuos de una misma bandada sean capturados a la vez, este proceso de selección se mantiene inherente a las especies que participan en ellas. Por esto, todo parecería indicar que quizás en algún momento evolutivo la balanza podría haberse inclinado hacia la hipótesis de prevención de depredadores. Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que probablemente los beneficios se hayan desviado de solo evitar depredadores favoreciendo además, la hipótesis de eficiencia de forrajeo.

Es necesario considerar aquí que el intento holístico de la comprensión de la funcionalidad de las bandadas mixtas como estrategia, no permitió vislumbrar detalles minuciosos de los efectos especie-específicos que resultan para las aves de interactuar en bandadas mixtas. Finalmente, se considera que los beneficios de participar en bandadas mixtas deben ser evaluados en diferentes ambientes, ya que las complejas interacciones que se generan dentro de las bandadas podrían resultar en diferentes beneficios dependiendo del contexto en el cual se hayan desarrollado las mismas con su historia evolutiva particular. Esto alienta a desarrollar, mediante un esfuerzo conjunto con otros investigadores, futuros estudios para obtener respuestas pertinentes a la evolución de las bandadas mixtas.

## BIBLIOGRAFÍA

- AVERY M. I., AND J. R. KREBS. 1984. Temperature and foraging success of Great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126: 33-38.
- BARNOSKY A. D, MATZKE N., TOMIYA S., WOGAN G. O. U., SWARTZ B., QUENTAL T. B., MARSHALL C., MCGUIRE J. L., LINDSEY E. L., MAGUIRE K. C., MERSEY B. Y E. A. FERRER. 2011. Has the earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.
- BEAUCHAMP G. 2005. Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos* 111: 403-407.
- BIERREGAARD JR. R. O., LOVEJOY T. E., KAPOV V., DOS SANTOS A. A., Y R. W. HUTCHINGS. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- BUSKIRK W. H. 1972. Foraging ecology of birds flocks in a tropical forest. PhD Dissertation. University of California.
- BUSKIRK W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* 110: 293-310.
- CORLETT R. T. 2015. The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 36-41.
- DOLBY A. S., Y T.C. GRUBB. 1999. Effects of winter weather on horizontal and vertical use of isolated forest fragments by bark-foraging birds. *Condor* 101: 408-412.
- DOLBY A. S, AND T. C. GRUBB JR. 1999. Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *The Auk* 116: 557-559.
- DUNN R. R., HARRIS N. C., COLWELL R. K., KOH L. P. Y N. S. SODHI. 2009. The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? *Proceedings of the royal of London B: Biological sciences* 276: 3037-3045.
- GOLDMAN P. 1980. Flocking as a predator defense in dark-eyed juncos. *Wilson Bulletin* 92: 88-95.
- GOODALE E., BEAUCHAMP G. Y G. RUXTON. 2017. *Mixed-species groups of animals*. Academic Press.
- GUSTAFSSON L. 1988. Foraging behaviour of individual coal tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex and morphology. *Animal Behavior* 36: 696-704.
- HINO T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology* 31: 441-446.
- JULLIEN M., Y J. M. THIOLLAY. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252.
- KREBS J. R. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 51: 1275-1288.
- LAURANCE W. F., CAMARGO J. L., LUIZÃO R. C., LAURANCE S. G., PIMM S. L., BRUNA E. M., STOUFFER P.C., WILLIAMSON G.B., BENITEZ-MALVIDO J., VASCONCELOS H.L., VAN HOUTAN K. S., ZARTMAN C.E., BOYLE S.A., DIDHAM R.K., ANDRADE A. Y T.E. LOVEJOY. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-65.

- LAURANCE W. F., SAYER, J., Y K. G. CASSMAN. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution* 29:107-116.
- MALDONADO-COELHO M., Y M. A. MARINI. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 43: 31-54.
- MAMMIDES C., CHEN J., GOODALE U. M., KOTAGAMA S. W., SIDHU S. Y E. GOODALE. 2015. Does mixed-species flocking influence how birds respond to land-use intensity? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20151118.
- MILLER R. C. 1922. The significance of the gregarious habit. *Ecology* 3: 122-126.
- MOKROSS K., RYDER T. B., CÔRTEZ M. C., WOLFE J. D. Y STOUFFER P. C. 2014. Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20132599.
- MORSE D. H. 1970. Ecological aspects of some Mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168.
- PRICE T. 1987. Diet variation in a population of Darwin's finches. *Ecology* 68: 1015–1028.
- SRIDHAR H. Y K. SANKAR. 2008. Effects of habitat degradation on mixed-species bird flocks in Indian rain forest. *Journal of tropical Ecology* 24: 135-147.
- SRIDHAR H., Y K. SHANKER. 2014. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 185-196.
- TURNER G. F. Y T. J. PITCHER. 1986. Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution. *The American naturalist* 128: 228-240.
- TYLIANAKIS J. M. 2009. Warming up food webs. *Science* 323: 1300-1301
- VALIENTE-BANUET A., AIZEN M. A., ALCÁNTARA J. M., ARROYO J., COCUCCI A., GALETTI M., GARCÍA M.B., GARCÍA D., GÓMEZ J.M., Y P. JORDANO. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- ZHANG Q., HAN R., HUANG Z., Y F. ZOU. 2013. Linking vegetation structure and bird organization: response of mixed-species bird flocks to forest succession in subtropical China. *Biodiversity and Conservation* 22: 1965-1989.



