

**COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE BANDADAS  
MIXTAS DE AVES EN DOS TIPOS DE BOSQUES EN LA CORDILLERA  
ORIENTAL DE COLOMBIA**

**RICARDO HERRERA ORDÓÑEZ**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA  
2008**

**COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE BANDADAS  
MIXTAS DE AVES EN DOS TIPOS DE BOSQUES EN LA CORDILLERA  
ORIENTAL DE COLOMBIA**

**RICARDO HERRERA ORDÓÑEZ**

**Trabajo de grado para optar al título de  
Biólogo**

**Director  
Víctor Hugo Serrano Cardozo  
Profesor UIS**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA  
BUCARAMANGA  
2008**

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis padres y hermanos por su entrañable paciencia y apoyo en el transcurso de este trabajo.

A Eliseo Osorio Suárez gerente de planeación y proyectos del Acueducto Metropolitano de Bucaramanga por el permiso para la realización de este estudio y colaboración en la parte logística de las salidas de campo.

A Raúl Andrés Rodríguez por ser asistente de campo.

A Licet Rocio Duran por la determinación del material botánico.

A María Carolina Santos Heredia y Susana Ortiz Báez con sus comentarios y críticas constructivas.

A los dos evaluadores anónimos por los comentarios hechos al borrador de este documento.

A los profesores Martha Patricia Ramírez, Yamile Granados y Carlos Gabriel Herrera Ordóñez que contribuyeron significativamente a mejorar la versión de este manuscrito.

## CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	10
2. OBJETIVOS	13
3. MÉTODOS	14
3.1. Área de Estudio	14
3.2. Muestro de bandadas mixtas	15
3.3. Comportamiento de forrajeo	16
3.4. Variables estructurales de la vegetación	18
3.5. Muestro de insectos	18
3.6. Análisis de los datos	19
4. RESULTADOS	21
4.1. Composición de las bandadas mixtas	21
4.2. Comportamiento de forrajeo	23
4.3. Efecto del tipo de bosque y la estación	25
4.3.1. Comportamiento de Forrajeo	29
5. DISCUSIÓN	31
6. LITERATURA CITADA	36
7. APÉNDICES	43

## LISTA DE TABLAS

	<b>Pág.</b>
TABLA 1. Especies de aves participantes en las bandadas mixtas del bosque natural y el bosque de pinos. Número de individuos (IND), porcentaje (%).	43
Tabla 2. Índices de diversidad de especies por estación (seca y húmeda) en cada hábitat.	26
Tabla 3. Comparación de los tamaños de las bandadas entre los dos tipos bosques y entre las temporadas seca y húmeda.	28

## LISTA DE FIGURAS

	<b>Pág.</b>
Figura 1. Promedios mensuales de precipitación y temperatura para la finca El Brasil.	15
Figura 2. Métodos de forrajeo de las especies regulares que participan en ambos hábitats, especies en bosque natural (mayúsculas) y especies en pinos (minúsculas). <i>A. striaticollis</i> (AS), <i>D. fusca</i> (DF), <i>M. miniatus</i> (MM), <i>P. rubiginosus</i> (PCR), <i>T. arthus</i> (TA), <i>T. gyrola</i> (TGY). Métodos de forrajeo: Espigar (□), Buscar (■), Colgar (□), Picotear (▣), Salida de ataque (▣), Salida con aleteo (▣), Saltar (▣), persecución con aleteo (■).	24
Figura 3. Curvas de rarefacción del número de especies de aves que participaron en las bandadas en función del número de individuos del bosque natural (triángulo) y la plantación de pinos (cuadrado). La línea que atraviesa las dos curvas representa el nivel de corte; y las barbas de cada punto representan su desviación estándar.	27
Figura 4. Biomasa de artrópodos en peso seco (g), para el bosque natural (triángulo) y las plantaciones de pino (cuadrado).	31

## RESUMEN

**TITULO:** COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE BANDADAS MIXTAS DE AVES EN DOS TIPOS DE BOSQUES EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA.\*

**AUTOR:** HERRERA ORDÓÑEZ RICARDO\*\*

**PALABRAS CLAVE:** Bandadas mixtas, riqueza, composición, comportamiento de forrajeo, hábitat, estacionalidad.

### RESUMEN:

El principal objetivo del presente estudio consistió en analizar la riqueza, el tamaño, la composición y los métodos de forrajeo de bandadas mixtas de aves en relación con la estructura vegetal y la estacionalidad, mediante muestreos mensuales durante un periodo de seis meses en un bosque natural y plantaciones de pino en la Cordillera Oriental de Colombia.

Se encontró que las bandadas mixtas de aves fueron afectadas en su composición y diversidad por la estructura vegetal y la estacionalidad, mientras que el tamaño fue afectado por las características del hábitat. Además, no se encontraron diferencias significativas en la diversidad de especies en las bandadas de las plantaciones de pino entre las estaciones seca y húmeda, pero si en las bandadas del bosque natural.

De igual manera, se observó que características de la vegetación como la cobertura y el diámetro a la altura de pecho (DAP) afectan la riqueza y abundancia de las especies que participan en las bandadas mixtas. Por otra parte, la biomasa de artrópodos no es un factor que determine la riqueza y abundancia de especies de las bandadas mixtas. Así mismo, el comportamiento de forrajeo no fue significativamente diferente entre el bosque natural y la plantación de pinos, aunque la estación afectó significativamente el comportamiento de forrajeo de algunas especies.

---

\*Trabajo de Investigación

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo

## ABSTRACT

**TITLE:** COMPOSITION AND SEASONAL VARIATION OF MIXED-SPECIES BIRD FLOCKS IN TWO FOREST TYPES FROM THE COLOMBIAN CORDILLERA ORIENTAL\*

**AUTHOR:** HERRERA ORDÓÑEZ RICARDO\*\*

**KEY WORDS:** Mixed-species bird flocks, richness, composition, foraging behavior, habitat, seasonality.

**Abstract:**

The present study we examined richness, size, composition and foraging methods, with regard to the structure of the vegetation and seasonality, during six months in both in natural forest and pine plantations in Cordillera Oriental of Colombia.

It was found that the mixed bird flocks for both forests are affected in their composition and diversity by the structure of the vegetation and the seasonality, while their size is affected by habitat features. In pine plantations significant differences in the diversity of species in the flocks between dry and wet seasons were not found, whereas they were significantly different in the natural forest. We observed that vegetation features as coverage and diameter breast height, affected the richness and abundance of species involved in the mixed flocks also. Additionally, the biomass of arthropods was not a factor that determines the richness and abundance of bird species in the mixed flocks. Furthermore, no significant differences were found in the foraging behavior of the bird flocks between natural forest and pine plantation; however, season significantly affected the foraging behavior of some species.

---

\* Research

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo

## INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas están formadas en su mayor parte por especies de hábitos insectívoros las cuales se asocian para obtener mayor eficiencia de forrajeo y reducción en el riesgo de depredación (McClure 1967, Partridge y Asmcraft 1976, Gaddis 1980, Hutto 1994). La proporción de especies insectívoras es mayor en zonas altas que en zonas bajas, donde en ambos casos, las bandadas permanecen durante todo el año manteniendo un territorio definido e interactuando entre individuos sin competir por los recursos (Austin y Smith 1972, Munn y Terborgh 1979, Hutto 1987, Hutto 1994).

Las diferentes especies de aves que conforman una bandada se denominan nucleares, regulares y ocasionales, según el papel que desempeñen dentro de la bandada (Munn y Terborgh 1979, Hutto 1994, Maldonado-Coelho y Marini 2000). Aunque para la formación de las bandadas no se requiere la presencia de la especie núcleo, ésta es importante para que las bandadas se mantengan por largos periodos de tiempo (Hutto 1994, Stouffer y Bierregaard 1995, Dolby y Grubb 1999, Maldonado-Coelho y Marini 2004).

Se ha visto que las bandadas mixtas varían en estructura y en algunos casos en su comportamiento de forrajeo dependiendo del tipo de hábitat, incluyendo una variedad de factores que condicionan su formación y composición (McClure 1967, Morse 1977 en Sridhar 2005, Gaddis 1980, Hutto 1987, Gram 1998, Pomara *et al.* 2003, Lee *et al.* 2005). Por otra parte, se sabe que la riqueza y frecuencia de las especies de aves que conforman las bandadas mixtas es un reflejo de las especies presentes en el hábitat, sugiriendo que las bandadas están limitadas por la riqueza y abundancia de las especies de aves presentes en el hábitat que ocupan; por tanto,

la frecuencia de encuentro de una especie dentro de la bandada, refleja su abundancia relativa en el hábitat correspondiente (Partridge y Ashcroft 1976, Latta y Wunderle 1996, Maldonado-Coelho y Marini 2004).

En recientes estudios se ha encontrado que los componentes estructurales de las bandadas mixtas, tales como la riqueza, tamaño, composición y estabilidad, pueden cambiar como consecuencia de la fragmentación del hábitat, características medioambientales, actividad reproductiva y la calidad de los fragmentos (Maldonado-Coelho y Marini 2000); por consiguiente, se considera que la riqueza de especies de las bandadas resulta ser un buen indicador ecológico del estado de alteración de los bosques (Maldonado-Coelho y Marini 2004, Lee *et al.* 2005).

No obstante, en bosques tropicales la riqueza de especies de las bandadas tiende a variar de acuerdo con la especie y la estación, siendo mayor el número de especies en la estación seca que en la estación húmeda (McClure 1967, Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Maldonado-Coelho y Marini 2004). Dichos cambios estacionales en la riqueza y tamaño de las bandadas podría deberse a varios factores como la unión de especies residentes durante la estación seca, al uso estacional de los fragmentos por especies no residentes, y por ultimo, atribuible a cambios estacionales en la disponibilidad de alimento debido a que en la temporada de lluvias este es más abundante, lo que afectaría el calendario reproductivo de la avifauna y de esta manera su participación en las bandadas (Develey y Peres 2000, Maldonado Coelho y Marini 2004).

Como se ha reportado en algunos estudios, características del ambiente como la estructura vegetal, el área del fragmento, el clima, y la disponibilidad de alimento representan factores que afectan la selección del hábitat, la composición y estructura de la comunidades de aves (James y Wamer 1982, Ambuel y Temple 1983, Smith y

Shugart 1987, Naranjo y Chacón 1997, Burke y Nol 1998, Robinson 1998, Chouteau 2006). De igual manera, algunos aspectos del hábitat como la estructura, fisonomía y suplemento alimenticio, o la combinación de factores espaciales, temporales, climáticos y comportamentales, juegan un papel importante en la formación de la bandada (Powell 1979, Hutto 1987, Morrison *et al.* 1987, Borges y Stouffer 1999, Lee *et al.* 2005).

Adicionalmente el comportamiento de forrajeo de algunas especies de las bandadas cambia en diferentes hábitats o de acuerdo con estado sucesional vegetal en que se encuentre el bosque (Maurer y Whitmore 1981, Wiedenfeld 1989, Gram 1998). Asimismo, se ha registrado que el comportamiento de forrajeo ya sea de la especie nuclear o de las otras especies que participan en las bandadas, es modificado como una forma de incrementar la compatibilidad entre las aves que conforman las bandadas, y la competencia es eliminada por la utilización de diferentes sustratos o diferencias en el tamaño y forma del pico, y técnicas de forrajeo (Vuilleumier 1967, Austin y Smith 1972, Munn y Terborgh 1979, Powell 1979, Latta y Wunderle 1996, Pravosudov y Grubb 1999, Chouteau 2006, Naoki 2007).

## **2. OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Establecer si el tipo de bosque y la estacionalidad afectan las bandadas mixtas de aves y su comportamiento de forrajeo.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Evaluar el efecto del tipo de bosque (bosque natural y plantación de pinos) sobre la composición y abundancia de especies de las bandadas mixtas en los dos tipos de bosque.

Determinar las diferencias en los tamaños de las bandadas mixtas en cada bosque.

Establecer si las estaciones climáticas afectan la composición, tamaño y riqueza de las bandadas mixtas en cada bosque.

Describir si las estrategias de forrajeo de las especies participantes cambian con el tipo de bosque y las estaciones climáticas.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1. ÁREA DE ESTUDIO

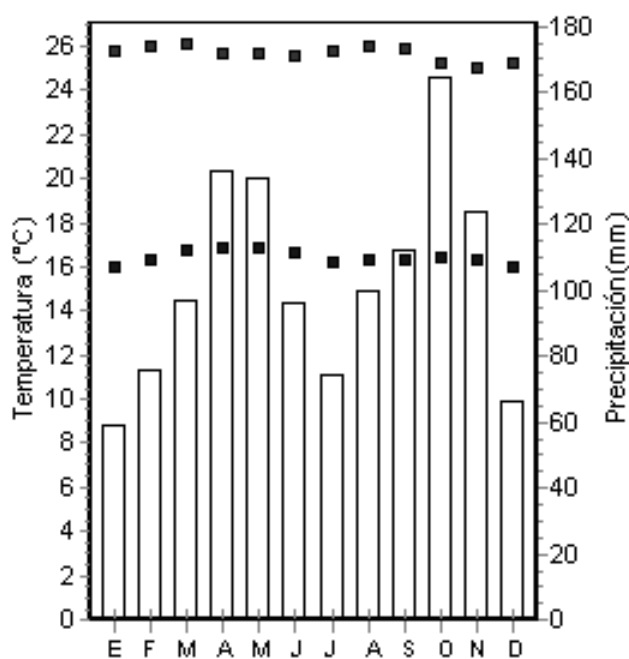
El estudio se realizó en la finca “Núcleo El Brasil” perteneciente al Acueducto Metropolitano de Bucaramanga, ubicada a una altitud que oscila entre los 1600 a 2200 m.s.n.m en el kilómetro 3 vía al municipio de Tona (07°08'33.2" Norte 73°03'15.4" Oeste) en la Cordillera Oriental Colombiana. El predio cuenta con 1303.47 hectáreas de superficie, de las cuales 1228.25 son de bosque natural y 75.22 son reforestadas con plantaciones de pino.

El bosque natural es un parche boscoso subandino en estado sucesional secundario avanzado, lo cual se evidencia por la mezcla de pocos árboles mayores a 30 m de altura y dominancia de árboles bajos (20 m) y delgados, con un sotobosque poco denso, excepto en los claros (Avendaño-C 2006). De acuerdo con Barajas-M (2006), las familias con mayor representatividad en la Finca El Brasil son Lauraceae con 17 especies, Sapotaceae con ocho especies y Clusiaceae, Euphorbiaceae y Piperaceae con cinco especies cada una. Las especies con mayor número de individuos son *Macrolobium* sp, *Nectandra* sp y *Ocotea* sp, seguidos de *Chrysochlamys dependens*, *Ocotea* sp y *Tococa platyphylla*.

Los pinos están repartidos en tres plantaciones de la siguiente manera, dos están sembradas con *Cupressus sempervirens* de aproximadamente 12 metros de altura, en estas plantaciones hay un sotobosque que alcanza 1.5 m de alto. La tercer plantación está compuesta por *Retrophyllum rospigliosii* de 16 metros de altura con pocos individuos de *Pinus patula* y *Cupressus sempervirens*, esta plantación no

posee claros con una cobertura vegetal continua y se observa un sotobosque de unos 2 metros.

El clima es de carácter bimodal en el cual se presentan dos temporadas de sequía y de lluvias que se intercalan en el transcurso del año y que tienen una duración aproximada de tres meses cada una (Figura 1) (una aplicación dentro del programa DIVA-GIS: Hijmans *et al.*, 2004).



**Figura 1.** Promedios mensuales de precipitación y temperatura para la finca El Brasil.

### 3.2. MUESTRO DE BANDADAS MIXTAS

Se hizo seguimiento mensual a las bandadas, tanto en bosque natural como en plantación de pino desde febrero hasta julio de 2007, dedicando cuatro días de campo a cada tipo de bosque. En cada visita se efectuaron recorridos de

observación y seguimiento entre las 06:00 a las 17:30 horas a través de caminos y senderos. Dichas observaciones de bandadas mixtas se realizaron con binoculares de 7 x 35 mm, y el uso de una grabadora para facilitar el registro de datos y observaciones.

Una vez localizadas las bandadas se registró su composición, comportamiento de forrajeo, número de individuos por especies y tamaño de las bandadas, al igual que la distribución espacial de cada especie (entendida como altura y posición ocupada en los árboles) como lo proponen Austin y Smith (1972). Las especies de aves fueron identificadas con base en la guía de campo de aves de Colombia de Hilty y Brown (1986).

### **3.3. COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO**

Para los datos de comportamiento de forrajeo se siguieron los siguientes parámetros: (1) Método de forrajeo (táctica usada para capturar las presas); (2) posición vertical (altura a la cual se encuentra el ave); (3) posición horizontal y (4) sustrato del cual toma el alimento (hoja, rama, tronco, fruta o flor), de acuerdo con lo propuesto por Remsen y Robinson (1990). En las observaciones de forrajeo se tuvo en cuenta el primer evento de forrajeo cinco segundos después que un individuo fue detectado, y se registró solamente un evento de forrajeo por especie participante en cada bandada.

Los métodos de forrajeo que fueron tenidos en cuenta en el presente estudio fueron propuestos por Remsen y Robinson (1990), y se presentan a continuación:

ESPIGAR. El ave toma el alimento de un sustrato cercano sin la completa extensión de las patas o del cuello y sin movimientos acrobáticos.

BUSCAR. Usada para atrapar las presas de las ramas y hojas cercanas, la cual requiere la extensión completa de las patas o el cuello hacia arriba, abajo o los lados.

COLGAR. Uso de las patas y los dedos para suspender el cuerpo, para acceder al alimento que no puede ser alcanzado de otra manera.

PICOTEAR. Técnica utilizada por los carpinteros, en la cual el pico es clavado contra el sustrato para remover el exterior del mismo y de esta manera exponer la presas que se encuentran ocultas.

DESCASCARAR. Requiere de golpes oblicuos del pico que desprenden el sustrato de lado, y la punta del pico es usada para raspar un lado del sustrato que luego es agarrado brevemente entre las mandíbulas y posteriormente es arrojado.

ARRANCAR. Halar, desgarrar y con esto remover o arrojar secciones del sustrato con el pico.

SALTAR. Lanzarse al aire para atrapar el alimento. Embiste hacia arriba principalmente por impulso de las piernas más que por movimientos de las alas.

SALIDA DE ATAQUE. Lanzarse en un movimiento fluido produciéndose un aleteo al momento de capturar las presas que pueden estar en el aire o en un sustrato estacionario.

SALIDA CON ALETEO. Táctica usada principalmente por los colibríes, en la cual el ave aletea sobre el sustrato con el objeto de buscar el alimento que no puede ser visto desde la percha.

PERSECUCIÓN CON ALETEO. Sacar o arrojar la presa de un sustrato y entonces cazar la presa. Usada regularmente por especies que espigan el follaje que aletean después que cae o vuela la presa.

### **3.4. VARIABLES ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN**

Se realizaron nueve parcelas circulares de cinco metros de radio en cada tipo de bosque con el fin de determinar el efecto de las variables estructurales sobre el número de individuos y especies de aves que participan en las bandadas mixtas, estimando el porcentaje de cobertura del dosel mediante un densímetro cóncavo y registros fotográficos tomados a un metro de altura desde el suelo, las cuales fueron modificadas a lente cóncavo con el programa Adobe Photoshop y luego analizadas con el programa Winphot version 5.0 (Steege 1996).

Así mismo, se registraron dentro de la parcela los árboles con un diámetro mayor a dos centímetros a la altura del pecho (DAP), con ayuda de una cinta métrica. Además, la heterogeneidad vertical dentro del hábitat se cuantificó usando una varilla de seis metros de longitud, dividida en seis secciones de un metro cada una, y cada sección en cinco porciones iguales, con lo cual se registraron las intersecciones de la vegetación hasta una distancia de diez centímetros perpendiculares a ambos lados. Estas últimas medidas fueron tomadas sobre los cuatro puntos cardinales en cada una de las nueve parcelas; siguiendo la metodología de Lee *et al.* (2005).

### **3.5. MUESTRO DE INSECTOS**

Con el fin de evaluar de manera indirecta los recursos alimenticios disponibles para las aves en cada bosque y en el transcurso de las temporadas de sequía y de lluvias, se colocó en cada bosque una trampa para insectos tipo Malaise por un lapso de ocho días durante las seis visitas de campo. Los insectos capturados fueron preservados en alcohol al 70%, secados en una estufa a 50°C por dos días y luego se pesaron en una balanza analítica (Acualab 0.001 g). Se realizó una regresión múltiple para observar si el número de especies de aves y de individuos estaban correlacionadas con la biomasa de artrópodos de cada mes y en cada tipo de bosques.

### **3.6. ANÁLISIS DE LOS DATOS**

Para la realización del análisis de los datos obtenidos a lo largo del presente estudio se utilizó una prueba de  $U$  de Mann Whitney para determinar si existen diferencias significativas en los tamaños de las bandadas mixtas según el número de especies e individuos que la componen, y en la altura a la cual forrajearon las especies de aves entre los dos bosques y en las temporadas de sequía y de lluvias.

De manera similar, aplicando el índice de Shannon y el alfa de Fisher se halló la diversidad de las bandadas en los dos bosques y en cada bosque según la estación. Adicionalmente, se efectuó una prueba de  $t$  para determinar si existían diferencias en la diversidad entre los tipos de bosques y en cada bosque según la estación. Se construyeron curvas de rarefacción para comparar el número de especies de aves en el bosque natural y la plantación de pinos a un mismo nivel de individuos observados, con el programa EstimateS 8 (Cowell 2006).

Para evaluar las diferencias en la composición de especies de aves dentro y entre los bosques, se realizó una matriz de similitud entre los dos bosques usando el índice de Bray-Curtis con datos transformados bajo la función  $\text{Log}(X+1)$ . Con esta matriz se realizó un análisis de similitud (ANOSIM). La contribución relativa de las diferentes especies a la similitud de los bosques y a la disimilitud entre los bosques fue determinada usando el porcentaje de similitud (SIMPER). Los análisis de ANOSIM y SIMPER fueron realizados con software PRIMER v. 5.0 (Clarke y Warwick 1994).

Con la aplicación de Chi-cuadrado se analizó si los métodos de forrajeo cambiaban entre los bosques y entre las estaciones climáticas, y si los métodos de forrajeo dependían del tipo de bosque y la estación. Para establecer el efecto de la estructura vegetal en la riqueza y la abundancia de especies de las bandadas mixtas se hizo un análisis de correlación canónica para lo cual se transformaron los datos por medio de un logaritmo de base 10.

La frecuencia de asociación de las especies a las bandadas se estimó como el porcentaje de bandadas en las cuales las especies fueron registradas; las especies se clasificaron como nucleares cuando su presencia fue más del 50 % de la bandada y demostraron las características de comportamiento de las especies nucleares, como vocalizaciones frecuentes y llamados de alarma (descrito por Moynihan 1962, en Maldonado-Coelho y Marini 2000).

Se consideraron especies regulares aquellas cuya presencia oscilaba entre un 10-49% de participación en la bandada; y como especies ocasionales, a aquellas que se unen raramente o por cortos periodos con una presencia menor al 10%. Una especie fue considerada como centinela cuando emitía llamados de alerta, y como

líder cuando era la primera especie en cruzar un espacio abierto siendo seguida por las otras especies, como lo describen Maldonado-Coelho y Marini (2000).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. COMPOSICIÓN DE LAS BANDADAS MIXTAS

**Bosque Natural.** Se registraron 100 bandadas mixtas con 1096 individuos pertenecientes a 60 especies. Las bandadas estuvieron conformadas por 10 a 13 especies de aves que por lo general contaron con dos a cuatro individuos participantes. De las aves involucradas en la conformación de las bandadas, las especies migratorias se presentaron en forma activa, particularmente durante los primeros meses del año. Se comportaron como regulares las especies *Dendroica fusca*, *Mniotilta varia*, *Vermivora chrysoptera* y *Wilsonia canadensis*; siendo *D. fusca* la especie migratoria participante más frecuente en las bandadas con un 24.8%.

Por el contrario, la especie residente que se comportó como nuclear fue *Myioborus miniatus* con un 66.3% de participación en las bandadas, sin observarse más de dos individuos asociados a las bandadas. Esta especie fue muy activa moviéndose constantemente por la vegetación y vocalizando frecuentemente cuando las especies que participan en las bandadas se encontraban alejadas de ella.

Por otra parte, la especie que se desempeñó como centinela en la bandada fue *Anabacerthia striaticollis*, con un porcentaje de participación del 62.4%, emitiendo llamados de alerta frente a posibles depredadores, a lo cual las demás especies respondieron bajando al sotobosque o dirigiéndose a los lugares donde la

vegetación era más densa en la mayoría de los casos, aunque en otros casos no se observó respuesta alguna.

Dentro de las especies denominadas regulares, con una frecuencia de participación del 10 al 49%, encontramos a *Chlorospingus canigularis*, *D. fusca*, *Lepidocolaptes affinis*, *Mionectes striaticollis*, *Myiodynastes chrysocephalus*, *Piculus rubiginosus*, *Piranga leucoptera*, *Tangara arthus*, *T. gyrola*, *T. guttata*, y *W. canadensis*. Las 47 especies restantes presentan una frecuencia menor del 10% y por tanto fueron consideradas como especies ocasionales en las bandadas (Tabla 1).

**Plantaciones de Pino.** En las plantaciones de pino se registraron 45 bandadas mixtas con 547 individuos pertenecientes a 43 especies de aves, conformadas por ocho a 11 especies con uno a siete individuos participantes. Por lo general estas aves provienen del bosque natural que se encuentra junto a las plantaciones de pino. Las especies migratorias que participaron en las bandadas se presentaron en los primeros meses del año y se consideraron como especies regulares en las bandadas *D. fusca* con el 46.7%, *D. castanea* y *M. varia* con el 15.6% de participación en las bandadas.

Aunque en este lugar *M. miniatus* se comportó como especie nuclear al igual que en el bosque natural, su permanencia se limitó a un corto lapso de tiempo en las plantaciones de pino con una frecuencia del 35.6%. Sin embargo, algunas especies permanecieron por más tiempo en los pinos, al parecer influenciadas por especies de tángaras como *T. arthus* y *T. gyrola* que son individuos muy activos y numerosos.

Aquí las especies consideradas como regulares fueron *A. striaticollis*, *Basileuterus tristriatus*, *L. affinis*, *M. striaticollis*, *P. rubiginosus*, *T. arthus*, *T. guttata*,

*T. gyrola*, *T. heinei*, *Thraupis episcopus*, *Vireo leucophrys* y *Zimmerius viridiflavus*; y entre las especies ocasionales que se registraron en los pinos se encuentran aves que frecuentan los bordes de los bosques y rastrojos como *Lophotriccus pileatus* y *Synallaxis cinnamomea*. Estas dos especies se unen a las bandadas por cortos periodos de tiempo y permanecen en la periferia de las plantaciones cerca al borde del bosque natural (Tabla 1).

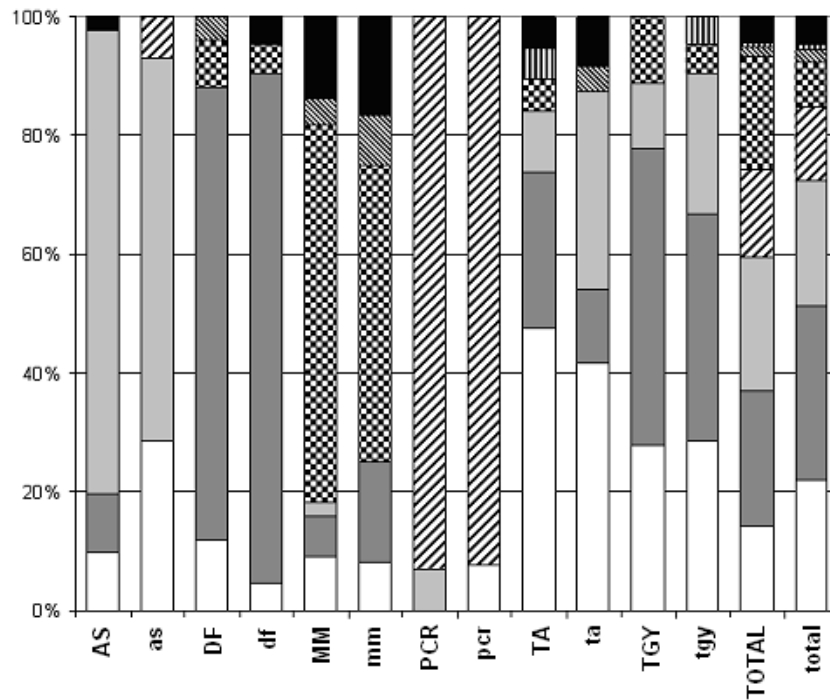
## 4.2. COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO

**Bosque natural.** En el bosque natural, la mayoría de especies de aves forrajean principalmente por los métodos de búsqueda, colgarse y salida (Figura 2).

Las bandadas mixtas se desplazaron por la vegetación de una manera uniforme; sin embargo, dependiendo de la altura de la vegetación se encontraban más separadas o más cercanas unas de otras en relación con los estratos verticales ocupados. Generalmente en el interior del bosque donde la vegetación alcanza 30 metros de altura, las aves pertenecientes a la familia Tyrannidae, así como las especies *A. striaticollis* y *M. miniatus* se distribuyen en el estrato medio (10-20 m), mientras que las demás especies participantes usualmente se observan en el dosel (20-30 m).

**Plantación de pinos.** En este lugar, las aves participantes en las bandadas mixtas que ingresan a las plantaciones forrajean principalmente por los métodos de espigar y búsqueda, aunque colgarse de las ramas también es un comportamiento muy frecuente (figura 2).

A pesar que la altura de la bosque de pinos fue de 16 m de altura, las bandadas ocupan en su mayoría un estrato comprendido entre los 6 a 10 metros de altura, y en menor proporción entre 11 a 15 metros; el rastrojo es usado sólo en los casos en que la vegetación tiene más de 1.5 metros. Por su parte, especies de trepatroncos y carpinteros recorren casi todo el tronco en busca de insectos, mientras las tángaras son más usuales en el estrato alto puesto que ellas se mueven rápidamente por los pinos y retornan periódicamente al bosque contiguo a la plantación.



**Figura 2.** Métodos de forrajeo de las especies regulares que participan en ambos hábitats, especies en bosque natural (mayúsculas) y especies en pinos (minúsculas). *A. striaticollis* (AS), *D. fusca* (DF), *M. miniatus* (MM), *P. rubiginosus* (PCR), *T. arthus* (TA), *T. gyrola* (TGY). Métodos de forrajeo: Espigar (□), Buscar (■), Colgar (▒), Picotear (▨), Salida de ataque (▣), Salida con aleteo (▩), Saltar (▧), persecución con aleteo (■).

### 4.3. EFECTO DEL TIPO DE BOSQUE Y LA ESTACIÓN

Las bandadas mixtas que se formaron en ambos bosques fueron afectadas en sus componentes estructurales tanto por las características del bosque como de la estacionalidad climática del sitio de estudio.

En la diversidad de las especies de aves se encontraron diferencias significativas entre los bosques ( $t = 4.7467$ ,  $gl = 100$ ,  $P < 0.0001$ ), al igual que entre las temporadas de sequía y lluvias en el bosque natural ( $t = -3.393$ ,  $gl = 92$ ,  $P < 0.001$ ) y en su comparación con la diversidad de las plantaciones de pino durante las dos temporadas (temporada seca  $t = 0.003$ ,  $gl = 61$ ,  $P < 0.001$ ; y temporada de lluvias  $t = 0.002$ ,  $gl = 90$ ,  $P < 0.0001$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la diversidad de aves en el bosque de pino entre las temporadas de sequía y lluvia ( $t = -1.2346$ ,  $gl = 59$ ,  $P = 0,2177$ ).

Asimismo, el índice de Shannon mostró que el bosque natural fue más diverso que la plantación de pinos, siendo la temporada húmeda la que presenta mayor diversidad de especies en el bosque natural, caso no observado en la plantación de pinos. Por su parte, el índice de Fisher, como herramienta útil para estimar la diversidad cuando el área y la abundancia son heterogéneas, mostró que la temporada húmeda es más diversa que la temporada seca, y que el bosque natural es más diverso que los pinos en cualquier temporada (Tabla 2).

**Tabla 2.** Índices de diversidad de especies por estación (seca y húmeda) en cada hábitat.

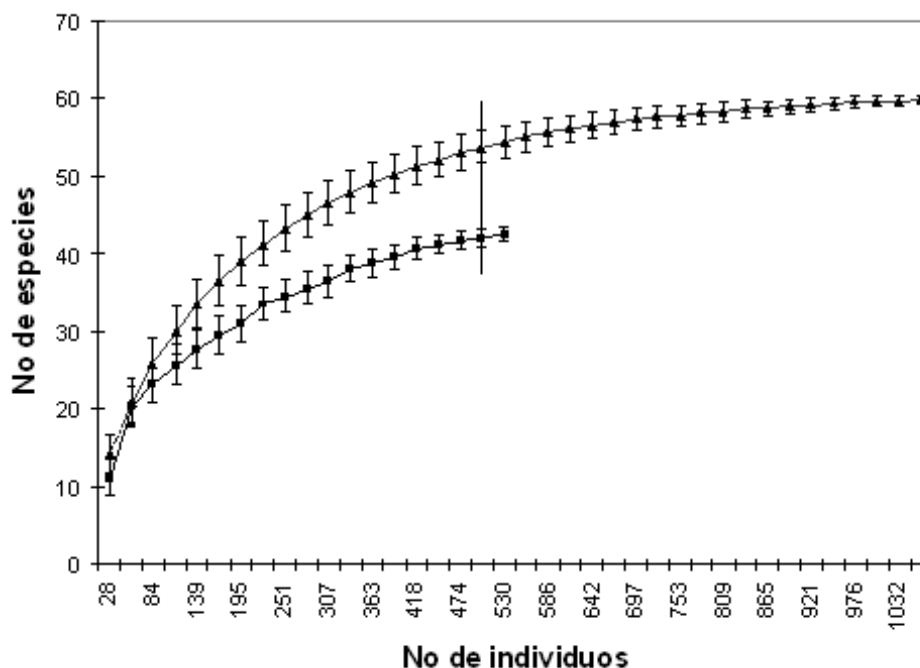
	Índice de Shannon	Índice de Fisher alpha
<b>HÁBITAT</b>		
Bosque natural	3,035	13,65
Plantación de pino	2,713	10,62
<b>ESTACIÓN</b>		
Bosque natural - Seca	2,808	11,01
Bosque natural - Húmeda	3,069	13,64
Plantación de pino - Seca	2,565	6,908
Plantación de pino - Húmeda	2,679	10,98

Estos resultados reflejan que el bosque natural posee mayor riqueza de especies, número de individuos y de bandadas mixtas que la plantación de pinos. Sin embargo, varias de las especies regulares que participan en las bandadas conformadas en la plantación de pinos lo hacen en mayor número de individuos que en el bosque natural (Tabla 1).

Las curvas de rarefacción muestran comparativamente la riqueza de especies en el bosque natural y la plantación de pinos; en estas las desviaciones estándar no se superponen, demostrando de esta manera que existen diferencias significativas en el número de especies de aves que participan en las bandadas de ambos bosques y que el bosque natural presenta una mayor riqueza de especies (Figura 3).

Asimismo, estas diferencias en la riqueza de especies entre los dos tipos de bosque pueden deberse a la sensibilidad de las especies de aves a la alteración del bosque, debido a que de las aves que participan en las bandadas 23 especies están restringidas a hábitats con bosques conservados; 37 especies son compartidas por el bosque natural y las plantaciones de pino, las cuales son frecuentes en bordes de bosques y bosques secundarios y su requisito principal es la presencia de árboles

(ver Stiles y Bohórquez 2000); y seis especies asociadas a áreas abiertas y rastrojo que participan únicamente en los pinos.



**Figura 3.** Curvas de rarefacción del número de especies de aves que participaron en las bandadas en función del número de individuos del bosque natural (triángulo) y la plantación de pinos (cuadrado). La línea que atraviesa las dos curvas representa el nivel de corte; y las barbas de cada punto representan su desviación estándar.

Por su parte, el análisis de similitud reflejó diferencias estadísticamente significativas en la composición de especies de las bandadas que participan en ambos bosques (ANOSIM Global  $R = 0.311$ ,  $P = 0.013$ ); por lo que las bandadas observadas durante el periodo de estudio presentaron un promedio de similitud de 53.67% en el bosque natural y de 51.69% en las plantaciones de pinos. Las especie que más contribuyen a la similitud en el bosque natural son *A. striaticollis* (16.11%), *T. arthus* (13.85%), *T. gyrola* (10.39%), *M. miniatus* (9.64%) y *T guttata* (7.84%), así como en las plantaciones de pino las especies que más contribuyen son *T. arthus* (21.78%), *T. gyrola* (20.03%), *A. striaticollis* (15.51%) y *M. miniatus* (10.91%). Por

otro lado, 19 especies de aves aportan el mayor porcentaje de disimilitud entre los bosques, ya sea por que son más abundantes o se presentan únicamente en alguno de los dos tipos de bosque (Apéndice 1).

Asimismo, el tamaño de las bandadas en su número de especies y de individuos fue afectado por las características del tipo de bosque. Éstas fueron diferentes en los dos tipos de bosque, siendo de mayor tamaño las bandadas del bosque natural. Sin embargo, el tamaño de las bandadas no fue afectado por las temporadas de sequía y de lluvias en ambos bosques, pero si con diferencias significativas en el número de especies entre los bosques en la temporada de lluvias y en el número de individuos en la temporada seca entre los dos tipos de bosque (Tabla 3).

**Tabla 3.** Comparación de los tamaños de las bandadas entre los dos tipos bosques y entre las temporadas seca y húmeda.

	Prueba de Mann Whitney	de Probabilidad
<b>ESPECIES</b>		
Bosque natural vs. Plantación de pino	887,5	0,0135*
Bosque natural (Seca vs. Húmeda)	381	0,5842
Plantación de pino (Seca vs. Húmeda)	221	0,9232
Seca (Bosque natural vs. Plantación de pino)	136	0,1102
Húmeda (Bosque natural vs. Plantación de pino)	318,5	0,0229*
<b>INDIVIDUOS</b>		
Bosque natural vs. Plantación de pino	883	0,0099*
Bosque natural (Seca vs. Húmeda)	1203,5	0,9664
Plantación de pino (Seca vs. Húmeda)	201	0,5633
Seca (Bosque natural vs. Plantación de pino)	99	0,0281*
Húmeda (Bosque natural vs. Plantación de pino)	374,5	0,0972

\* muestra los valores significativos.

Lo anterior corresponde a que algunas características del bosque natural influyen en el número de especies y de individuos que participan en las bandadas ( $R$  Canónico = 0.45738,  $\chi^2 = 23.72$ ,  $P < 0.05$ ). Por ejemplo, la cobertura vegetal, la

heterogeneidad horizontal y vertical están positivamente correlacionadas con la riqueza y la abundancias de las aves que participan en las bandadas; y negativamente con los DAPs de los árboles. Es decir, que participan más especies de aves e individuos en bandadas que se mueven a través de las áreas de mayor cobertura vegetal, estratos verticales y de árboles no muy gruesos; posiblemente por que estos árboles son los más comunes en el bosque y les ofrecen lugares donde esconderse y protegerse de los depredadores. Por el contrario, se alejan de los árboles más gruesos donde generalmente hay claros formados por árboles caídos.

Por otra parte, en la plantación de pinos las aves también se ven afectadas por las características del bosque ( $R$  Canónico= 0.60027,  $\chi^2 = 24.718$ ,  $P < 0.05$ ), como el DAP y el número de árboles con diámetro mayor a 12 cm, las cuales se encuentran positivamente asociados a la riqueza de especies en las bandadas. Por el contrario, la cobertura vegetal está relacionada negativamente con el número de individuos presentes en las bandadas, lo cual puede deberse a que en las plantaciones de pino se observaron aves rapaces como *Accipiter striatus*, *Buteo leucorrhous* y *Micrastur semitorquatus*, perchando ocultos en las ramas de los pinos con mayor cobertura generando que las bandadas en este bosque prefirieran las áreas de cobertura media, puesto que no se observaron bandadas mixtas desplazándose por los sitios de baja cobertura.

#### **4.3.1. Comportamiento de Forrajeo.**

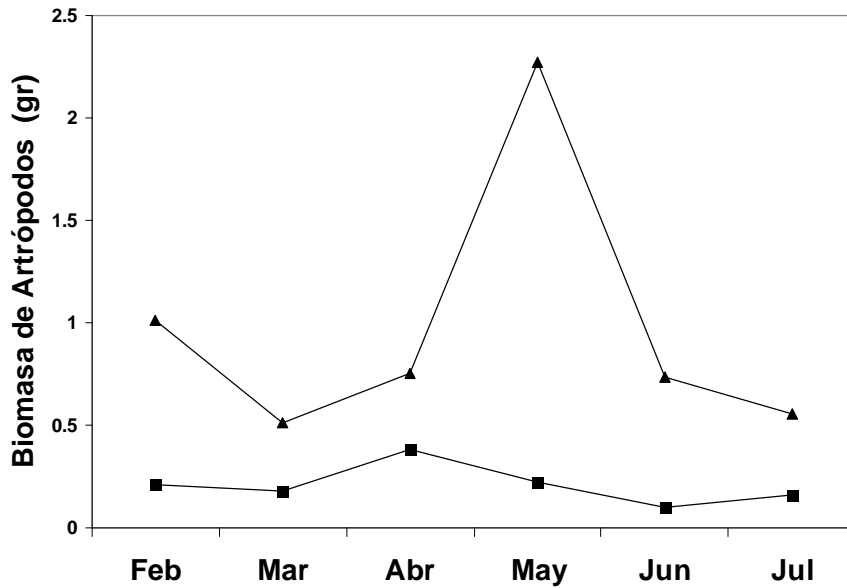
El efecto del tipo de bosque en el comportamiento de forrajeo fue analizado con seis especies de aves que participaron regularmente en las bandadas mixtas del bosque natural y las plantaciones de pino (ver Tabla 1).

De las especies con mayor participación en las bandadas como *M. miniatus* (especie núcleo) y *A. striaticollis* (especie centinela), y la especie migratoria *D. fusca* se observó que su comportamiento de forrajeo depende del tipo de bosque y la estación en la que se encuentren ( $\chi^2 = 33.078$ , gl = 18,  $P > 0.01$ ;  $\chi^2 = 33.678$ , gl = 21,  $P < 0.25$ ;  $\chi^2 = 39.853$ , gl = 18,  $P > 0.001$ , respectivamente), indicando que las tácticas de forrajeo de estas especies se ven influenciadas por el tipo de bosque y por la temporada climática, y de acuerdo con estas características emplean diferentes estrategias de forrajeo o cambian su proporción para poder capturar las presas que existan en es momento.

No obstante, la estación afectó los métodos de forrajeo de *D. fusca* en el bosque natural ( $\chi^2 = 13.95$ , gl = 4,  $P > 0.005$ ) y las plantaciones de pinos ( $\chi^2 = 13.26$ , gl = 5,  $P > 0.01$ ), y de *M. miniatus* en el bosque natural ( $\chi^2 = 14.66$ , gl = 5,  $P > 0.01$ ); y el comportamiento de forrajeo de *A. striaticollis* fue diferente en la temporada de sequía entre los dos tipos de bosque ( $\chi^2 = 12.65$ , gl = 6,  $P > 0.025$ ).

Por otro lado, los métodos de forrajeo utilizados por las especies regulares *P. rubiginosus*, *T. arthus*, y *T. gyrola* son independientes del tipo de bosque y la estación ( $\chi^2 = 7.348$ , gl = 6,  $P > 0.25$ ;  $\chi^2 = 20.715$ , gl = 24,  $P > 0.5$ ;  $\chi^2 = 33.630$ , gl = 24,  $P > 0.05$ , respectivamente), aunque *T. gyrola* presentó diferencias en el comportamiento de forrajeo en el bosque natural entre las temporadas de sequía y de lluvias ( $\chi^2 = 11.83$ , gl = 5,  $P < 0.025$ ). Asimismo, las especies de tángaras, *T. arthus*, y *T. gyrola*, difieren significativamente en la altura a la cual forrajean ( $U = 504,5$ ,  $P < 0.01$ ;  $U = 300,5$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente), probablemente debido a discrepancia en la altura de los doseles entre los bosques.

La biomasa de artrópodos fue mayor en el bosque natural que en las plantaciones de pino (Figura 4).



**Figura 4.** Biomasa de artrópodos en peso seco (g), para el bosque natural (triángulo) y las plantaciones de pino (cuadrado).

Sin embargo, la biomasa de artrópodos en cada bosque en el transcurso de este estudio no se relacionó con el número de individuos y de especies que participaban en las bandadas, del bosque natural ( $R^2 = 0.0162$ ,  $gl = 1.4$ ,  $P = 0.809$ ;  $R^2 = 0.0007$ ,  $gl = 1.4$ ,  $P = 0.958$ , respectivamente) y de la plantación de pinos ( $R^2 = 0.3815$ ,  $gl = 1.4$ ,  $P = 0.191$ ;  $R^2 = 0.0005$ ,  $gl = 1.4$ ,  $P = 0.965$ , respectivamente).

## 5. DISCUSIÓN

Es posible que diversos factores influyeran en que varias especies de aves no participaron en las bandadas de la plantación de pinos, entre las que se encuentran características propias de cada tipo de bosques como la mayor cobertura vegetal en el bosque natural, o a la menor disponibilidad de alimento en las plantaciones respecto al bosque natural, aunque esta posibilidad no fue evaluada en este estudio

y es factible que como se dijo anteriormente en cada tipo de bosque, la biomasa de artrópodos no afecte la participación de las aves en las bandadas. Por tanto, las especies que participaron frecuentemente en las bandadas de ambos bosques son especies de comportamiento plástico que no son afectadas por las características del tipo de bosque.

Además, las diferencias en la composición de especies entre los dos tipos de bosques puede deberse al uso estacional de los pinos por las aves que participan en las bandadas del bosque natural. Sin embargo, se han propuesto varias explicaciones a la variación en la composición entre diferentes hábitats, por ejemplo, Hutto (1987) y Morrison *et al.* (1987) sugieren una asociación entre las aves que participan y el tipo de hábitat, asimismo Lee *et al.* (2005) encontró que las especies de aves que se han especializado en hábitats no alterados no están presentes en las bandadas donde los bosques han sufrido alteraciones. Por otra parte, Canaday (1997) hace referencia que las especies insectívoras pueden ser más especializadas que otros grupos tróficos y por eso más sensibles a los cambios poblacionales de las presas que consumen.

De igual forma, se ha observado que el estado sucesional de los fragmentos boscosos influye sobre la composición, riqueza y tamaño de las bandadas (Maldonado-Coelo y Marini 2000); si se tiene en cuenta que la fisonomía del bosque natural es más compleja que la de la plantación de pinos, esto podría explicar la mayor riqueza y el número de individuos en el bosque natural que en la plantación de pinos. Con respecto a esto último, Lee *et al.* (2005) encontró que la riqueza de especies es mayor en el interior del bosque y bordes de bosque que los hábitats urbanos, debido a que los hábitats boscosos pueden proveer una mayor complejidad fisonómica y mayor diversidad de microhábitats.

La participación de las especies de aves en las bandadas está influenciada por características de la vegetación (cobertura, DAP) y su efecto puede variar de acuerdo al tipo de bosque, puesto que las bandadas del bosque natural siguen rutas de vegetación densa permaneciendo por menor tiempo en las áreas de baja cobertura; resultados similares fueron encontrados en los estudios de Austin y Smith (1972) y Lee *et al.* (2005). Sin embargo, en las plantaciones de pino las bandadas siguieron un patrón diferente, moviéndose a través de la vegetación de cobertura media, probablemente porque es más fácil detectar a los depredadores que se intentan ocultar en la vegetación y les ofrece la suficiente protección de aquellos que sobrevuelan el área.

El tipo de bosque parece afectar el comportamiento de forrajeo de las aves, ya que en el sitio de estudio la especie *A. striaticollis* fue la única que presentó cambios en los métodos de forrajeo para capturar los insectos en la misma temporada entre los dos tipos de bosque, y según Maurer y Whitmore (1981) estas diferencias pueden deberse a la alteración de los recursos, y en parte a cambios en la estructura de los hábitats. Por el contrario, especies como *T. arthus*, y *T. gyrola* cambiaron la altura en la cual forrajeaban pero no el método, que de acuerdo con Wiedenfeld (1989) es una característica indirectamente relacionada con la captura de presas y particularmente dependiente de la estructura del hábitat y de las especies de árboles.

Por otro lado, la estacionalidad en el sitio de estudio no demarca una época reproductiva de las aves, debido a que fueron observadas diferentes especies anidando en distintos meses y esta actividad no afectó la formación de las bandadas. Aunque la participación de las aves si está influenciada por la época reproductiva de cada especie, pues las especies que se observaron anidando como

*Z. viridiflavus* y *P. albogriceus* participaron por cortos periodos de tiempo en las bandadas que pasaban cerca a su sitio de anidación. Resultados similares fueron hallados por Munn y Terborgh (1979) quienes encontraron que las bandadas se formaban durante todo el año, indiferentes a la tasa reproductiva que existía en el momento. Por otra parte, en los resultados de Ippi y Trejo (2003) se observa que cuando en una región hay una época reproductiva demarcada por las estaciones, esta actividad impide la formación de las bandadas hasta la época no reproductiva.

En el sitio de estudio, las temporadas seca y húmeda afectaron la abundancia de las especies de las bandadas en el bosque natural, permaneciendo constantes la composición y el tamaño de las bandadas en la plantación de pinos y el bosque natural entre las temporadas. Sin embargo, la riqueza y la abundancia de las especies es mayor en la estación de lluvias que en la estación seca. Por el contrario, los resultados hallados en estudios realizados en Perú (Munn y Terborgh 1979), Costa Rica (Powell 1979) y Brasil (Maldonado Coelho y Marini 2004) reportan que la riqueza y el tamaño de las bandadas son mayores durante la estación seca que durante la estación húmeda. Estas discrepancias en los resultados pueden corresponder a que el patrón climático en el sitio de estudio es de carácter bimodal, en el que las estaciones de sequía y de lluvia se presentan en periodos de tres meses en el transcurso del año, a diferencia de estudios anteriormente nombrados donde la estación seca y la estación húmeda duran seis meses cada una, y por tanto es probable que operen diferentes factores que conlleven a los resultados observados.

Aunque no hay relación entre la disponibilidad de alimento con el número de individuos y de especies que participaron en las bandadas durante el transcurso de este estudio, se desconoce si esta variable tenga algún tipo de impacto en el

comportamiento de forrajeo de las especies entre la estación seca y húmeda; puesto que se observaron diferencias en los métodos de forrajeo usados por *D. fusca*, *M. miniatus* y *T. gyrola* entre las dos temporadas. Como ha sido observado por Choteau (2006) esto puede atribuirse a diferencias en el tamaño de las presas y a la variación en la composición de artrópodos en la dieta acorde con la estación.

Aunque podría pensarse que la metodología empleada en este estudio para la captura de insectos y posterior evaluación de los recursos no es adecuada o presenta sesgos en la información obtenida, ya se ha probado que el número de insectos capturados con las trampas Malaise se correlacionan significativamente con la abundancia de estos animales derivada de los muestreos manuales (Chacón y Naranjo 1996, en Naranjo y Chacón 1997), por tanto los resultados observados en este estudio representan la disponibilidad de alimento existente en cada hábitat y no un efecto del trapeo.

Los resultados del presente estudio sugieren que las bandadas se ven afectadas de diferentes formas por las características del hábitat, siendo la riqueza de especies un indicador ecológico del grado de alteración de los bosques debido a los requerimientos ecológicos de las especies de aves que integran las bandadas.

Además, la existencia de las bandadas en áreas alteradas como los pinos dentro de El Brasil depende de la cercanía a los bosques naturales, puesto que de ellos provienen las bandadas que se observaron en las plantaciones de pino, y aunque están compuestas por especies tolerantes a la alteración del hábitat, no se encontraron bandadas en las partes de las plantaciones en las cuales había una baja cobertura vegetal y aquellas áreas que se encontraban alejadas del bosque natural. De acuerdo con Develey y Peres (2000) es probable que este comportamiento se deba a factores relacionados con la fragmentación de los

hábitats o a la ausencia de una especie en el hábitat que pueda tener un efecto de cascada sobre las bandadas.

En conclusión se encontró que la composición de especies de las bandadas depende de las aves existentes en cada hábitat y a la tolerancia a la alteración de los bosques o de los requerimientos ecológicos particulares de cada especie. Además, la estructura de los bosques afecta la composición y el comportamiento de las bandadas, aunque su efecto sobre las aves depende de diversos factores dentro de cada hábitat. La riqueza de especies en las bandadas se ve afectada por el tipo de bosque; y la estacionalidad y disponibilidad de alimento de los bosques son características dependientes de la posición geográfica y por ende sus efectos varían entre distintas localidades.

## **6. LITERATURA CITADA**

AMBUEL, B. y S. A. TEMPLE. 1983. Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology* 64: 1057-1068.

AUSTIN, G. T. y E. L. SMITH. 1972. Winter foraging ecology of mixed insectivorous birds flocks in oak woodland in Southern Arizona. *The Condor* 74: 17-24.

AVENDAÑO-C, JE. 2006. AVIFAUNA PRELIMINAR DE LAS COBERTURAS BOSCOSAS MÁS COMPLEJAS DE LA SUBCUENCA SURATÁ ALTO, SANTANDER, COLOMBIA. Informe Técnico. Corporación Autónoma Regional para la defensa de la Meseta de Bucaramanga CDMB, Colombia.

BARAJAS-M. F. 2006. Inventario Florístico Preliminar de la Vegetación de las Coberturas Vegetales más Complejas en la Subcuenca Suratá. Informe Técnico. Corporación Autónoma Regional para la defensa de la Meseta de Bucaramanga CDMB, Colombia.

BORGES, S. H. y P. C. STOUFFER. 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *The Condor* 101: 529-536.

BURKE, D. M. y E. NOL. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk* 115: 96-104.

CHOUTEAU, P. 2006. Influences of the season and the habitat structure on the foraging ecology of two coua species in the western dry forest of Madagascar. *C. R. Biologies* 329: 691–701.

CLARKE, K. R. y R. M. WARWICK. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.

COWELL, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL < [purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.

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. 1999. Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *The Auk* 116: 557-559.

GADDIS, P. 1980. Mixed flocks, accipiters, and antipredator behavior. *The Condor* 82: 348-349.

GRAM, W. K. 1998. Winter participation by Neotropical migrant and resident birds in mixed-species flocks in Northeastern México. *The Condor* 100:4853.

HIJMANS, R.J., GUARINO, L., JARVIS, A., O'BRIEN, R. y MATHUR, P., 2004. DIVAGIS. *Versión 5.2.0.2*. Sistema de Información geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Manual. <http://www.diva-gis.org>

HILTY, S. L. y W. H. BROWN. 1986. *A guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

HUTTO, R. L. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *The Condor* 89: 282-292.

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.

IPPI, S. y A. TREJO. 2003. Dinámica y estructura de bandadas mixtas de aves en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del Noroeste de la Patagonia argentina. *Ornitología Neotropical* 14: 353–362.

JAMES, F. C., y N. O. WAMER. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-171.

LATTA, S. C., y J. M. WUNDERLE, JR. 1996. The composition and foraging ecology of mixed-species flocks in pine forests of Hispaniola. *The Condor* 98: 595-607.

LEE, T. M., M. C. K. SOH, N. SODHI, L. KOH, S. y L. H. LIM. 2005. Effects of habitat disturbance on mixed species bird flocks in a tropical sub-montane rainforest. *Biological Conservation* 122: 193-204.

MALDONADO-COELHO, M. y M. MARINI. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *The Condor* 102: 585-594.

MALDONADO-COELHO, M. y M. MARINI. 2004. 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.

MAURER, B. A. y R. C. WHITMORE. 1981. Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure. *Wilson Bulletin* 93: 478-490.

McCLURE, H. E. 1967. The composition of mixed species flocks in lowland and sub-montane forests of Malaya. *Wilson Bulletin* 79: 131-154.

MORRISON, M. L., A. WITH K., I. C. TIMOSSO y K. A. MILNE. 1987. Composition and temporal variation of flocks in the Sierra Nevada. *The Condor* 89: 739-745.

MUNN, C. A., y J. W. TERBORGH. 1979. Multi-species territoriality in neotropical foraging flocks. *The Condor* 81: 338-347.

NAOKI, K. 2007. Arthropod resource partitioning among omnivorous Tanagers (*Tangara* spp.) in western Ecuador. *The Auk* 124: 197-209.

NARANJO, L. G. y P. CHACÓN. 1997. Diversidad de insectos y aves insectívoras de sotobosque en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical. *Caldasia* 19: 507-520.

PARTRIDGE, L. y R. ASHCROFT. 1976. Mixed-species flocks of birds in hill forest in Ceylon. *The Condor* 78: 449-453.

POMARA, L. Y., R. J. COOPER, y L. J. PETIT. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four neotropical warblers in panamanian shade coffee fields and forests. *The Auk* 120: 1000-1012.

POWELL, G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid-elevation forest. *The Auk* 96: 375-390.

PRAVOSUDOV, V. V. y T. C. GRUBB. 1999. Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *The Auk* 116: 241-246.

REMSEN J. V., y S. K. ROBINSON. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats, in: M.L. Morrison, C.J. Ralph, J. Verner, J.R. Jehl (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.

ROBINSON S. K. 1998. Another threat posed by forest fragmentation: reduced food supply. *The Auk* 115: 1-3.

SMITH T. M. y H. H. SHUGART. 1987. Territory size variation in the ovenbird: the role of habitat structure. *Ecology* 68: 695-704.

SRIDHAR, H. 2005. Patterns in mixed-species flocking of birds in rainforest fragments of the southern Western Ghats. Master's Degree in Wildlife Science, Saurashtra University, Rajkot

STEEGE, H. T. 1996. Winphot 5: a programme to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs. *Tropenbos Guyana Reports* 95-2, Tropenbos Guyana programme, Georgetown Guyana.

STOUFFER, P. C. y R. O. BIERREGAARD. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.

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

WIEDENFELD, A. D. 1989. Foraging in temperate and tropical-breeding and wintering male Yellow Warblers. *Manomet Symposium*.

## 7. APÉNDICES

**TABLA 1.** Especies de aves participantes en las bandadas mixtas del bosque natural y el bosque de pinos. Número de individuos (IND), porcentaje (%).

ESPECIES	BOSQUE DE PINOS		BOSQUE NATURAL	
	IND	% de participación	IND	% de participación
<i>Myioborus minatus</i> * †	31	35,6	134	67,0
<i>Anabacerthia striaticollis</i> *	40	48,9	186	63,0
<i>Tangara arthus</i> *	129	80	167	45,0
<i>Piculus rubiginosus</i> *	14	26,7	31	29,0
<i>Tangara gyrola</i> *	107	68,9	95	28,0
<i>Dendroica fusca</i> *○	51	46,7	56	25,0
<i>Chlorospingus canigularis</i>	2	2,2	48	24,0
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	8	15,6	22	21,0
<i>Tangara guttata</i>	14	13,3	55	18,0
<i>Mionectes striaticollis</i>	6	13,3	13	13,0
<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	0	0	15	12,0
<i>Wilsonia canadensis</i> ○	2	4,4	21	12,0
<i>Piranga leucoptera</i>	0	0,0	22	11,0
<i>Basileuterus tristriatus</i>	5	11,1	10	9,0
<i>Veniliornis fumigatus</i>	3	6,7	16	9,0
<i>Vireo leucophrys</i>	18	31,1	11	9,0
<i>Mniotilta varia</i> ○	7	15,6	15	8,0
<i>Pachyramphus albogriseus</i>	4	8,9	10	6,0
<i>Hylophilus semibrunneus</i>	1	2,2	5	5,0
<i>Lophotriccus pileatus</i>	1	2,2	5	5,0
<i>Ocreatus underwoodii</i>	3	6,7	6	5,0
<i>Parula pitayumi</i>	0	0	8	5,0
<i>Phaethornis guy</i>	2	4,4	4	5,0
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	0	0	8	4,0
<i>Coeligena coeligena</i>	0	0	5	4,0
<i>Euphonia laniirostris</i>	6	6,7	6	4,0
<i>Vermivora chrysoptera</i> ○	0	0	8	4,0
<i>Xiphorhynchus triangularis</i>	0	0	5	4,0
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	11	20	7	4,0
<i>Dysithamnus mentalis</i>	4	4,4	5	3,0
<i>Henicorhina leucophrys</i>	0	0	6	3,0
<i>Myiarchus cephalotes</i>	1	2,2	3	3,0
<i>Pogonotriccus poecilotis</i>	0	0	3	3,0
<i>Syndactyla subalaris</i>	0	0	4	3,0
<i>Tangara cyanicollis</i>	11	8,9	6	3,0
<i>Xiphocolaptes</i>				
<i>promeropirhynchus</i>	0	0	3	3,0
<i>Agelaiocercus kingi</i>	0	0	3	2,0
<i>Chlorophonia cyanea</i>	0	0	4	2,0

<i>Dendrocincla tyrannina</i>	0	0	4	2,0
<i>Picumnus olivaceus</i>	1	2,2	3	2,0
<i>Piranga rubra</i>	1	2,2	8	2,0
<i>Pyrrhomyias cinnamomea</i>	0	0	2	2,0
<i>Synallaxis azarae</i>	0	0	4	2,0
<i>Synallaxis cinnamomea</i>	4	4,4	4	2,0
<i>Tangara heinei</i>	9	13,3	4	2,0
<i>Tangara vitriolina</i>	2	2,2	4	2,0
<i>Tangara xanthocephala</i>	0	0	4	2,0
<i>Vermivora peregrina</i> ○	2	4,4	4	2,0
<i>Xenops rutilans</i>	0	0	4	2,0
<i>Atlapetes albofrenatus</i>	2	4,4	2	1,0
<i>Spinus psaltria</i>	1	2,2	2	1,0
<i>Contopus fumigatus</i>	5	6,7	1	1,0
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	0	0	1	1,0
<i>Dendroica cerulea</i> ○	0	0	1	1,0
<i>Euphonia trinitatis</i>	0	0	2	1,0
<i>Euphonia xanthogaster</i>	1	2,2	2	1,0
<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	0	0	2	1,0
<i>Setophaga ruticilla</i> ○	0	0	1	1,0
<i>Tangara nigroviridis</i>	3	4,4	3	1,0
<i>Thraupis episcopus</i>	16	15,6	3	1,0
<i>Atlapetes schistaceus</i>	2	2,2	0	0
<i>Dendroica castanea</i> ○	8	15,6	0	0
<i>Euphonia musica</i>	2	2,2	0	0
<i>Piaya cayana</i>	4	2,2	0	0
<i>Tangara ruficervix</i>	1	2,2	0	0
<i>Tangara vassorii</i>	1	2,2	0	0

\* Especies regulares que se encuentran en ambos hábitats tenidas en cuenta para diferentes análisis, † Especie nuclear, ○ Especies migratorias.

**APÉNDICE 1.** Especies de aves que contribuyen en mayor medida a las diferencias entre los hábitats. Valores de los promedios de las abundancias en cada hábitat, el promedio de disimilitud y su desviación estándar, además del porcentaje de disimilitud aportado por cada especie entre los dos tipos de bosques. Promedio de disimilitud entre los hábitats = 52.72. Porcentaje (%).

Especies	Abundancia Promedio		Disimilitud			
	Bosque Natural	Bosque de Pinos	Promedio	Desviación Estándar	% de Contribución	% Acumulado
<i>Dendroica fusca</i>	9,33	8,5	2,54	1,17	4,83	4,83
<i>Tangara guttata</i>	9,67	2,33	2,31	1,93	4,39	9,22
<i>Chlorospingus canigularis</i>	8	0,33	2,21	1,57	4,19	13,4
<i>Myioborus minatus</i>	22,33	5,17	1,75	1,21	3,32	16,72
<i>Tangara gyrola</i>	15,33	17,83	1,73	1,86	3,28	20
<i>Thraupis episcopus</i>	0,5	2,67	1,63	1,01	3,1	23,1
<i>Piranga leucoptera</i>	3,67	0	1,63	1,23	3,09	26,19
<i>Vireo leucophrys</i>	1,83	3	1,54	1,51	2,92	29,11
<i>Tangara heinei</i>	0,67	1,5	1,53	1,19	2,9	32
<i>Wilsonia canadaensis</i>	3,5	0,33	1,38	0,96	2,62	34,63
<i>Mniotilta varia</i>	2,5	1,17	1,28	0,93	2,43	37,06
<i>Anabacertia striaticollis</i>	31	6,83	1,24	1,97	2,36	39,42
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	1,17	1,83	1,23	1,34	2,33	41,75
<i>Tangara cyanicollis</i>	1	1,83	1,22	1,14	2,32	44,06
<i>Dendroica castanea</i>	0	1,33	1,18	0,65	2,23	46,3
<i>Pachyrampus albogriseus</i>	1,67	0,67	1,17	1,15	2,22	48,51
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	3,67	0,33	1,16	1,31	2,2	50,71
<i>Myiodinastes chrysocephalus</i>	2,5	0	1,1	1,3	2,09	52,81
<i>Piculus rubiginosus</i>	5,17	2,33	1,06	1,3	2	54,81