

**Composición y estructura de bandadas mixtas de aves en bosque altoandino en la región de Palacio,
Chingaza.**

Juan Manuel Acosta Vergara

Pontificia Universidad Javeriana

Carrera de Biología

Facultad de Ciencias

2016

**Composición y estructura de bandadas mixtas de aves en bosque altoandino en la región de Palacio,
Chingaza.**

Juan Manuel Acosta Vergara

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para aspirar al título de Biólogo

Pontificia Universidad Javeriana

Carrera de Biología

Facultad de Ciencias

2016

**Composición y estructura de bandadas mixtas de aves en bosque altoandino en la región de Palacio,
Chingaza.**

Juan Manuel Acosta Vergara

Concepción Judith Puerta Bula

Decano académico

Jorge Hernán Jácome Reyes

Director de carrera

Pontificia Universidad Javeriana

Carrera de Biología

Facultad de Ciencias

2016

**Composición y estructura de bandadas mixtas de aves en bosque altoandino en la región de Palacio,
Chingaza.**

Juan Manuel Acosta Vergara

Oscar Alberto Laverde Rodríguez

Director

María Ángela Echeverry Galvis

Jurado

Pontificia Universidad Javeriana

Biología

Facultad de Ciencias

2016

ARTÍCULO 23, RESOLUCIÓN #13 DE 1946.

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Sólo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vean en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primera instancia a mi familia, pues es por ellos que tengo la oportunidad de presentar este trabajo de grado. Sin su apoyo nada de esto hubiera sido posible. Quiero agradecer al personal de PNN Chingaza en general y a los funcionarios del puesto de control de Palacio, por su colaboración, cordialidad y amabilidad, que hicieron que la estadía en el Parque fuera muy grata y enriquecedora. También quiero agradecer a los futuros Biólogos que me brindaron su colaboración y compañía en las salidas de campo, a Juan David Andrade, Santiago Rosado, Juliana Cajiao, Samadhi Amezquita y Estefanía Guzmán. Quiero agradecer también a la profesora María Ángela Echeverry, cuya orientación fue fundamental para poder encauzar la dirección del proyecto. Finalmente quiero agradecer Oscar Laverde, por acompañarme y aconsejarme en esta labor tan importante que es el trabajo de grado y, por sobretodo, por brindarme su amistad, que es el fruto más valioso que se puede recoger en este proceso.

CONTENIDO

1. Resumen	8
2. Introducción	8
3. Justificación y planteamiento del problema	9
4. Marco teórico	10
4.1. Bandadas mixtas.....	10
4.2. Beneficios y costos.....	11
4.3. Comunicación.....	12
5. Objetivos	13
5.1. Objetivo general.....	13
5.2. Objetivos específicos.....	13
6. Metodología	13
6.1. Área de estudio.....	13
6.2. Identificación de las bandadas mixtas.....	13
6.3. Composición.....	14
6.4. Estructura.....	15
6.5 Experimento de Playback.....	15
7. Resultados	16
7.1. Composición.....	16
7.2. Estructura.....	17
7.3. Experimento de Playback.....	17
8. Discusión	18
9. Bibliografía	22
10. Tablas y figuras	25

1. Resumen

Las bandadas mixtas son asociaciones de dos o más especies que forrajean y se desplazan juntas (Suzuki, 2011), el cual es considerado como un sistema social (Colorado & Rodewald, 2015). El beneficio a participar en bandadas mixtas está relacionado con una ventaja antipredatoria y un aumento en la eficiencia de forrajeo (Sridhar et al., 2009), mientras los costos están relacionados con una mayor competencia por los recursos (Arbeláez et al., 2011). Se diferencian dos categorías dentro de las bandadas según su papel en la cohesión de la bandada en: (i) especies nucleares y (i) especies satelitales (Amaral & Ragusa-Neto, 2008). Éste ha sido un fenómeno poco estudiado en tierras altas (Herzog et al., 2002). El estudio busca determinar la composición y estructura de las bandadas mixtas presentes en la región de Palacio, en el PNN Chingaza. Se registraron 104 observaciones de bandadas mixtas en las que participaban 24 especies. Se encontraron de tres tipos de bandadas: dosel, sotobosque y combinadas, que se dividen a su vez según la proporción de especies de dosel/sotobosque presente. El tipo de bandada más abundante fue la combinada con predominancia de dosel, seguida de la bandada de dosel exclusivamente. Se propuso un modelo en matriz para visualizar la forma en que se ensamblan las especies en las bandadas mixtas y como éste ensamble está relacionado con los beneficios y funciones de una especie. Finalmente se realizó un experimento de playback para evaluar el papel de la comunicación vocal en la dirección y cohesión de la bandada.

2. Introducción

Los grupos de especies mixtas son asociaciones efímeras o permanentes de individuos de especies diferentes, comunes en la mayoría de los hábitats y que han sido observados principalmente en mamíferos, peces y aves (Dolby & Grubb, 1998; Murdoch, 2012). Este fenómeno es común en muchas familias de aves terrestres (Bohórquez, 2003; Suzuki, 2011) especialmente en especies del orden Passeriformes, donde se han reportado varias especies participando en grupos interespecíficos (Pomara et al., 2003). Las especies dentro de las bandadas se clasifican en dos grupos: especies nucleares o satelitales, según su influencia en la cohesión del grupo (Amaral & Ragusa-Neto, 2008). Las ventajas que obtienen las aves de participar en las bandadas mixtas son un aumento en la eficiencia de forrajeo y la disminución del riesgo de ser predadas (Árbeláez et al., 2011; Sridhar et al., 2009; Suzuki, 2011; Teruaki, 1998).

Las bandadas mixtas son un componente importante de la estructura de las comunidades de aves en bosques neotropicales. En la Amazonía, las bandadas pueden tener grupos o parejas de hasta 20 especies que están permanentemente asociadas a las bandadas mixtas y que no se observan fuera de éstas asociaciones (Powell 1986, Jullien & Thiollay, 1998). Muchas de estas especies mantienen territorios que

corresponden exactamente con el territorio de la bandada mixta y que defienden activa y agresivamente de sus congéneres, lo que lleva a pensar que pueden defender también su pertenencia a una bandada específica. Las especies pequeñas que serían las subordinadas y que participan en bandadas mixtas tienden a tener territorios que puede abarcar mayor área (Powell, 1986). En tierras bajas es común encontrar bandadas de dosel y de sotobosque muy definidas, las cuales en algunas ocasiones pueden reunirse y forrajear juntas, pero estos eventos son un fenómeno azaroso (Jullien & Thiollay 1998). En altas elevaciones, especies que habitan diferentes estratos (i.e. dosel y sotobosque) se reúnen en las mismas bandadas, y parece que este tipo de asociaciones son un poco más dinámicas que en las bandadas de tierras bajas (Poulsen 1996).

Las condiciones ambientales estables en el trópico (en relación con las zonas templadas) que conducen a una disponibilidad de alimentos constante, promueven la estabilidad de las comunidades biológicas y organizaciones sociales (Martínez & Gomez, 2013). No obstante, el estudio de bandadas mixtas en el neotrópico se ha centrado en tierras bajas, principalmente en la Amazonia y algunos bosques de América Central, y en menor medida en tierras altas, como las presentes en algunas regiones de los Andes (Herzog et al., 2002).

5. Justificación y planteamiento del problema

El estudio de las bandadas mixtas se ha centrado principalmente en bosques de tierras bajas como la Amazonía (Davis 1946, Morse 1970, Powell 1985, Jullien & Thiollay 1998, Martínez & Gómez 2013). Estos trabajos han descrito la territorialidad, organización social y la composición de especies de las bandadas, encontrando que muchas bandadas de tierras bajas tienen territorios estables que defienden a lo largo del tiempo (Jullien & Thiollay 1998, Martínez & Gómez, 2013) y al parecer la composición de estos grupos también parece mantenerse estable en el tiempo. Estudios de bandadas mixtas en elevaciones medias o altas son menos comunes (Poulsen 1996, Bohorquez 2003).

Teniendo en cuenta que las características de las bandadas mixtas y su actividad dependen, en primer lugar, del hábitat en que se establecen y, en segundo lugar, la probabilidad de ser depredadas de las especies que la componen (Sridhar et al., 2009), las características y los patrones observados en bandadas mixtas de zonas bajas podrían ser diferentes a los observados en zonas altas (Poulsen, 1996). Este trabajo busca describir la composición y organización de las bandadas mixtas en un bosque alto andino en el sector de Palacio, en el Parque Nacional Natural Chingaza, categorizando las especies según su función o rol dentro de la bandada. De igual forma, no es claro el mecanismo que atrae las especies satelitales, dirige el movimiento de las bandadas y mantiene la cohesión de la bandada, por lo cual se propuso evaluar la

influencia de las vocalizaciones de una especie definida como nuclear y muy activa vocalmente en las bandadas (*Mecocerculus stictopterus*) a través de un experimento de playback.

4. Marco Teórico

4.1. Bandadas mixtas

Las bandadas mixtas (BM) se forman cuando dos o más especies de aves se desplazan y forrajean juntas (Sridhar et al., 2009; Suzuki, 2011), un fenómeno considerado como un sistema social, el cual es común en la mayoría de los bosques tropicales (Colorado & Rodewald, 2015). La participación de las aves en las BM es el resultado de la atracción de unas especies nucleares por señales visuales y acústicas (Botero, 2002), o por comportamientos gregarios y no por factores externos a las bandadas, como sería la presencia de alimento (Árbelaez et al., 2011; Ragusa, 2002). Sin embargo, aún poco se sabe sobre la naturaleza de estas relaciones y los mecanismos que permiten que dichas relaciones se den y se mantengan (Sridhar et al., 2009; Suzuki, 2011). Se ha sugerido como mecanismo de atracción entre las especies, que la conspicuidad de algunas señales visuales solas, tiene un papel importante en la cohesión. Sin embargo, en un experimento que evaluó la importancia de las señales visuales de una especie nuclear de las BM de tierras bajas (*Myrmotherula axillaris*) en el mantenimiento de la bandada no tuvo ningún efecto (Botero, 2002). Esto sugiere que las señales visuales por sí solas no estarían cumpliendo la función del mantenimiento de la cohesión de las BM, al menos en tierras bajas. De igual manera, se ha sugerido que las vocalizaciones cumplen un rol fundamental dentro de las BM (Goodale & Kotagama, 2006; Murdoch, 2012), pero este efecto no ha sido evaluado experimentalmente.

Se reconocen dos tipos de roles de las especies que se asocian en las BM según su influencia en la cohesión de la bandada: las especies nucleares y las especies satelitales (Amaral & Ragusa-Neto, 2008). Las especies nucleares permiten la formación y mantenimiento de las BM, tienen una alta participación y permanencia dentro de las BM y rara vez se encuentran fuera de ellas; la mayoría son gregarias y se mueven en grupos monoespecíficos, lo que las lleva a tener unas mayores cualidades sociales, tener una regularidad en sus llamados de contacto y a presentar un comportamiento agresivo reducido. Adicionalmente, algunas tienen un plumaje colorido y un movimiento conspicuo (Amaral & Ragusa-Neto, 2008; Arbeláez et al., 2011). Dentro de las especies nucleares hay dos roles definidos: algunas especies se encargan de dirigir el movimiento de la bandada y suelen ubicarse en la posición frontal o delantera respecto a la bandada; otras especies, las centinelas del grupo, son aquellas que debido a su comportamiento pueden detectar más fácilmente depredadores, suelen capturar insectos al vuelo desde perchas de sitios algo expuestos, lo que les permite tener un mayor campo de visión (Goodale & Kotagama, 2005).

Las funciones de cohesión y alerta se distribuyen entre las especies nucleares, debido a que las especies satelitales aportan poco más que su presencia en la bandada (Goodale & Kotagama, 2005). Éstas suelen ser menos conspicuas, forrajear solas o en parejas y enfocadas en la vegetación, lo que conlleva a que dediquen menos tiempo en vigilar potenciales depredadores (Amaral & Ragusa-Neto, 2008). Las especies satelitales son las que más se benefician de participar en las BM, puesto que su tasa de forrajeo aumenta cuando participan en ellas en comparación a cuando están solas o en grupos monoespecíficos (Sridhar et al., 2009). De igual manera, se considera que las especies de un tamaño pequeño, que presentan una dieta insectívora y que forrajean a nivel arbóreo, tienen un mayor riesgo de ser predadas, lo cual las lleva a presentar una mayor propensión a participar en las BM para obtener ventajas antipredatorias (Sridhar et al., 2009).

4.2. Beneficios y costos

Las especies que participan en las BM reciben dos beneficios, el primero y más importante es una reducción en el riesgo de depredación y el segundo es un aumento en la tasa de forrajeo (Dolby & Grubb, 1998; Ragusa, 2002). La ventaja antipredatoria es el resultado de la agregación de varios individuos debido a que reduce la probabilidad individual de ser capturados a partir de cuatro efectos: (i) el efecto de dilución disminuye la probabilidad de que un individuo dentro del grupo sea seleccionado como objetivo (singularizado), (ii) el efecto de encuentro disminuye la probabilidad de encontrarse con el depredador en el momento de un ataque, (iii) el efecto de confusión disminuye la capacidad del depredador de concentrarse en un objetivo específico y (iv) el efecto egoísta de manada disminuye el riesgo de ser capturado en relación a la ubicación que tenga en un individuo en la bandada, puesto que existen otros individuos que se pueden interponer entre él y el depredador (Sridhar, Beauchamp, & Shanker, 2009).

Otro factor que aumenta la ventaja antipredatoria es el papel que juegan los centinelas dentro del grupo, debido a que ellos por su comportamiento detectan fácilmente posibles depredadores y utilizan llamados de alarma que alertan a todos los participantes de la BM (Sridhar et al., 2009). La división de roles dentro de las BM, como el papel de centinela, permite que otras especies del grupo dediquen menos tiempo en vigilar potenciales depredadores, tiempo que pueden invertir en buscar y consumir su alimento, lo que deriva en el segundo beneficio: Una ventaja alimenticia dada por una mayor tasa de forrajeo (Pomara et al., 2003, Sridhar et al., 2009). Otro efecto positivo dentro de las bandadas se da por la mayor disponibilidad de alimento debido a que el movimiento de los integrantes de las bandadas espantan insectos que son fácilmente detectados y capturados (Sridhar et al., 2009). Adicionalmente, las aves aprenden de las otras mediante la observación, por lo que el estar en contacto con varios individuos de otras especies facilita el aprendizaje sobre los alimentos disponibles, las técnicas y sitios de forrajeo y las zonas que ya han sido explotadas (Sasvári & Hegyi, 1998).

Participar en BM puede tener unos costos asociados para algunas especies, como el incremento en la competencia por los recursos, ya que cuando varios individuos explotan una misma zona pueden generar un aumento en la agresividad, y la necesidad de cambiar los patrones de forrajeo según el hábitat y el recurso explotado (Arbeláez et al, 2011, Tenuaki, 1998). El moverse en grupo hace que sus miembros sean más conspicuos, tanto por el tamaño de la bandada como los sonidos que emiten las especies que participan en él (Árbeláez et al., 2011). Sin embargo, esta relación costo-beneficio lleva a pensar que los beneficios obtenidos son mayores a los costos implicados.

4.3. Comunicación

Las vocalizaciones son una herramienta importante para las aves, ya que son utilizadas para diversas funciones como mantener un territorio, atraer una pareja, realizar señales de contacto o emitir llamadas de alarma ante depredadores (Marler & Slabbekoom, 2004). En ese sentido, las aves obtienen beneficios al vocalizar según el objetivo del mismo. Sin embargo, las vocalizaciones también generan un costo, como ser más fáciles de localizar por los predadores (Murdoch, 2012). Estos llamados se emiten en condiciones determinadas, como al detectar un depredador o al encontrar alimento (Goodale & Kotagama, 2008; Suzuki, 2011). Un llamado se define como una vocalización corta y simple que esta desligada de la reproducción (McKay, 2001). Los llamados más importantes dentro de una BM son los llamados de contacto y los llamados de alarma, que se pueden dividir en dos: “seet calls” y “mobbing calls”. Los llamados de contacto se dan entre miembros de un grupo, intra o interespecífico, cuya principal función es mantener a los individuos juntos, especialmente cuando hay poca visibilidad y para asegurar que se encuentran en buen estado (McKay, 2001). Las llamadas de alarma sirven para alertar a los demás miembros del grupo ante la presencia de un posible depredador y se caracterizan por tener un rango de frecuencia reducido (generalmente sonidos agudos) y ser más prolongados que los llamados de contacto (Marler, 1955, Klump et al, 1986). Los “mobbing call” se emiten al detectar un depredador y sirven para atraer a otras aves al punto de emisión con el fin de distraerlo e intimidarlo; son vocalizaciones constantes y repetitivas (McKay, 2001).

La presión selectiva que afecta la vida en comunidades influye en el desarrollo de sistemas comunicativos complejos dentro del grupo (Krams et al., 2012). En las BM, la comunicación permite transmitir información sobre los depredadores (Dolby & Grubb, 2000). Además, las vocalizaciones tienen efectos antipredatorios directos (Murdoch, 2012; Satischandra et al., 2010). No obstante esta ventaja comunicativa, las aves pueden emitir llamados de alarma falso, por lo cual los individuos, a través de la experiencia, aprenden a distinguir las aves de mayor confianza (Satischandra et al, 2010).

5. Objetivos

5.1. Objetivo General

- Identificar las especies que componen las bandadas mixtas de aves en el sector de Palacio en el PNN Chingaza, definiendo cuales son las especies nucleares y satelitales.

5.2. Objetivos Específicos

- Determinar la composición de especies de las bandadas mixtas de aves.
- Establecer el tipo participación de cada especie dentro de las bandadas mixtas de aves.
- Describir los patrones de comportamiento de las especies que participan en las bandas mixtas.

6. Metodología

6.1. Área de Estudio

El PNN Chingaza está ubicado en la parte este de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos, dentro de los departamentos de Cundinamarca y Meta, a 40 kilómetros al noreste de Bogotá. Está compuesta por ecosistemas de páramo y bosque alto-andino. Tiene una precipitación promedio anual de 1800 mm, lo cual lo hace un ambiente predominantemente húmedo. Cuenta con aproximadamente 190 especies de aves, clasificadas dentro de 40 familias (Vargas & Pedraza 2004). El estudio se realizó en la región de Palacio a una altura entre los 2940 y 3030 msnm. Los bosques de la zona presentan una vegetación espesa, con abundantes arbustos y plantas epífitas, y donde la altura del dosel alcanza entre 15 y 20 metros (Stiles & Rosselli, 1998). El chusque ó bambú (*Chusquea* sp.) es una especie de arbusto abundante en el bosque altoandino (Vargas & Pedraza, 2004) que está muy ligado a especies de aves de sotobosque, como *Cinnicerthia unirufa* y *Myiothlypis nigrocristata*. Las condiciones de la vegetación hacen difícil atravesar los bosques al igual que dificulta en buena medida el avistamiento de aves, por lo cual se decidió recorrer los caminos que atraviesan el bosque y en donde las aves son más visibles.

6.1. Identificación de las bandadas mixtas

Se hicieron recorridos a lo largo de los caminos escogidos durante 160 horas, por un periodo de 24 días entre los meses de Agosto y Noviembre, durante la época lluviosa (Vargas & Pedraza, 2004). Se seleccionó un camino principal que consta de al menos 12 km de largo y se recorrió por una distancia promedio de 5 km diarios. También, se recorrieron otros dos caminos de menor longitud (menores que 1km). Los periodos de muestreo fueron de 6:00 a.m. a 11:00 a.m. y de 1:00 p.m. a 6:00 p.m., variando ocasionalmente los horarios según las condiciones propias del día, pero procurando conservar las 10 horas de muestreo por día. Las bandadas fueron descritas cuando se encontraban 2 o más especies juntas, según la definición general de BM (Suzuki, 2011), y siguiendo las características que evidencian cohesión dentro

el grupo según Arbeláez et al. (2011), las cuales son: la bandada en general se desplaza en una misma dirección, los miembros de la misma están constantemente en movimiento y es evidente que se están comunicando constantemente mediante vocalizaciones. Una vez el grupo era identificado como bandada mixta, se identificaron y registraron las especies que la componían y el número de individuos por especie. La localización del primer avistamiento de cada bandada se registró mediante un GPS para tratar de determinar el número de bandadas que se estaban observando debido a que no se marcaron individuos y la dificultad que representaba seguir las bandadas por el terreno.

6.2. Composición

Se evaluó la preferencia de las especies registradas a ser parte de las BM de forma general teniendo en cuenta las 104 observaciones (Tabla 1). Sin embargo, debido a que se observaron diferentes tipos de asociaciones, las bandadas registradas fueron clasificadas a partir de la altura de forrajeo (i.e. dosel y sotobosque) de sus miembros, que fueron definidas con base en observaciones personales y complementadas con la información publicada en la Guía de Aves de Colombia (Hilty & Brown, 1986). Las especies que presentaron un hábito arbóreo (dosel y subdosel) se incluyeron en una misma categoría (dosel) para la clasificación de los tipos de bandadas. Con base en esta información, las bandadas fueron clasificadas en cuatro tipos (Tabla 2): BC-D= bandada combinada con predominancia en especies de dosel, BC-S=bandada combinada con predominancia en especies de sotobosque, BD= bandada de dosel (i.e. compuesta por especies exclusivas del dosel) y BS=bandada de sotobosque (i.e. compuesta por especies de sotobosque). El tipo de bandada BS apuntaba a una asociación entre dos especies, por lo cual el estudio se centró en los tipos BC-D, BC-S y BD como los más importantes.

Se calculó la frecuencia de cada especie de participar en cada tipo de bandada, como el número de veces que se registraba una especie dentro de cada tipo de bandada dividido por el número total de bandadas observada (Machado 1999, Arbeláez 2011). Se clasificó cada especie como regular (si se encuentra presente en 25% o más de las bandadas), común (presente de un 10% a un 24,9% de las bandadas), poco común (presente en un 3% a un 9.9% de las bandadas) y rara (presente en menos de un 2.9% de las bandadas). Aquellas especies clasificadas como regulares (con una frecuencia igual o superior a 25%) para cada tipo de bandada son las postuladas para ejercer un rol de especie nuclear. Posteriormente, se elaboró una tabla (Tabla 3) relacionando el vínculo intraespecífico de cada especie con la asociación a BM. Para el comportamiento se tomaron tres valores: gregario, en parejas y solitario. La asociación a BM se evaluó a partir de la información de la Guía de Aves de Colombia (Hilty & Brown, 1986), en tres categorías: (i) alta, cuando son consideradas especies nucleares o están fuertemente vinculadas a BM, (ii) media, cuando suelen verse participando en BM pero no están fuertemente vinculadas a ellas y (iii) baja, cuando ocasionalmente siguen a las BM (por ejemplo, cuando el grupo pasa por o cerca al territorio de estas

especies) pero no participan de ellas. Se realizó una prueba exacta de Fischer para evaluar si había asociación entre el vínculo intraespecífico con el nivel de asociación a BM (ver Tabla 4). Las especies con un valor de frecuencia igual o superior a 25% ejercen el rol de especies nucleares en cada tipo de BM, en relación a la información obtenida en la Tabla 3. Las especies nucleares para los tipos más importantes de BM se representan en la Tabla 5. Finalmente, se realizó una gráfica (Figura 1) para contrastar las especies más relevantes en cada bandada.

6.3. Estructura

Se clasificaron las especies según la altura del estrato de forrajeo dentro de tres categorías: dosel, subdosel y sotobosque. Posteriormente, se propone el nivel de exposición de las especies ante depredadores como una medida útil para reconocer el tipo de beneficios que una especie obtiene al participar de una BM. Al calcular el nivel de exposición de las especies a depredadores, las especies se clasifican en tres categorías: (i) conspicuos, los cuales son los individuos más fáciles de detectar, (ii) visibles, representa un valor intermedio y (iii) crípticos, aquellos individuos difíciles de detectar para los depredadores. Para esta clasificación, se tuvieron en cuenta cuatro características ecológicas las especies, las cuales son: altura de forrajeo, coloración, cobertura vegetal a la que la especie suele forrajear y la técnica de forrajeo que utiliza. Para evaluar a cada especie, las variables cualitativas se transformaron en variables cuantitativas, en donde a cada una de las cuatro características ecológicas se les asignó un valor entre 0 y 2 (ver Tabla 6). Por último, las cuatro variables se suman para tener un valor global de conspicuidad. Las especies que obtuvieron valores totales entre 0 y 2 fueron clasificadas como crípticas, las que obtuvieron valores entre 3 y 5 fueron clasificadas como visibles y las que obtuvieron valores entre 6 y 9 fueron clasificadas como conspicuas (ver Tabla 7.)

Para conocer la forma en que el ensamble de especies se ubica especialmente en el bosque, se propone un modelo en forma de matriz, el cual contrasta la altura de forrajeo con el nivel de exposición ante depredadores (Tabla 6), representado en la Figura 2. A partir de éste modelo, es posible relacionar las características propias de cada especie con el comportamiento dentro de la BM y, por ende, con las funciones y beneficios que pueda ofrecer y obtener al participar en la misma. La posición que ocupa cada especie dentro de la matriz se representa en la Tabla 8.

6.4. Experimento de Playback

Se utilizaron dos llamados pertenecientes a la especie *Mecocerculus stictopterus*, una de las especies más comunes e importantes dentro de las BM, para evaluar si sus vocalizaciones podrían atraer y mantener la cohesión de los miembros de las BM. Se escogió ésta especie por la frecuencia en las bandadas y por

ocupar una posición frontal respecto al grupo durante el movimiento de la bandada. El primer llamado corresponde a una vocalización corta, similar a un llamado de contacto, el cual es emitido cuando el ave se desplaza de un árbol a otro; se consideró que dicha vocalización era el estímulo que permitía guiar a toda la bandada manteniendo su cohesión. El segundo llamado es otra vocalización común de *M. stictopterus* pero cuya naturaleza es desconocida y se utilizó como comparación para el llamado 1.

Los llamados se reprodujeron cuando se encontraba una BM. La fuente de sonido se ubicó entre 70° y 110°, principalmente a 90°, en relación al vector de dirección de desplazamiento de la bandada. Se realizaron un total de 32 pruebas para el llamado 1 y 35 pruebas para el llamado 2. Cada prueba consistía de 10 reproducciones, separadas cada una por un tiempo de 20 segundos para evaluar la respuesta. Se evaluaron tres posibles respuestas (a) acercamiento, cuando alguno de los miembros de la bandada se acercara a menos de 10 metros de distancia de la fuente de sonido, (b) canto cuando un individuo vocalizara, de forma casi inmediata, en respuesta al estímulo y (c) si no se presenta ninguna respuesta al estímulo.

7. Resultados

Se observaron 104 veces BM durante el muestreo. En total registraron 24 especies que participaban en las BM (Tabla 1). La familia Thraupidae fue la más importante dentro de las bandadas, con un total de 9 especies, seguido por las familias Tyrannidae y Emberizidae, con 4 especies cada una. Del total, 19 especies pertenecen al suborden Passeri, conocido también como Oscines o aves cantoras, mientras 5 especies pertenecen a la clasificación de los Suboscines (Suborden Tyranni).

7.1. Composición

Hay una relación entre la organización social de las especies y su frecuencia en las bandadas (Fisher test, $p=0.01$). Ocho especies de las diez con una alta afinidad por las BM son gregarias. Las otras cuatro especies con un comportamiento gregario presentan una afinidad menor con las BM (Tabla 3).

Se definieron cuatro tipos de bandadas (Tabla 2). El tipo de bandada más abundante fue la BC-D, con un total de 57 observaciones, seguida por la BD con un total de 32. Las bandadas combinadas (BC-D y BC-S) fueron las que presentaron un mayor número de especies y un mayor número de individuos en promedio (12,54 y 9,22 respectivamente), mientras que la BS presentó el menor valor en estos datos (Tabla 2).

De los tres tipos de bandadas más importantes las BC-D fueron las que mayor número de especies nucleares presentaron, con un total de 7, seguida por la BD con 5 especies y por último el tipo BC-S con 4. Las 8 especies nucleares en los tres tipos de BM más importantes: *Mecocerculus stictopterus*, *Myioborus ornatus*, *Mecocerculus leucophrys*, *Margarornis squamiger*, *Hemispingus superciliaris*, *Conirostrum sitticolor*, *Cinnycerthia unirufa*, *Atlapetes schistaceus* (Tabla 5). Las especies *M. stictopterus* y *M. leucophrys* son las más frecuentes y por ende importantes al ejercer como especies nucleares en los tres tipos de BM. En los tipos de bandadas combinadas (BC-D y BC-S), que incluyen especies de sotobosque, *C. unirufa* se evidencia como especie nuclear. En los tipos BC-D y BD, que presentan una predominancia o exclusividad de especies de dosel o subdosel, *M. ornatus* y *M. squamiger* también juegan un rol importante como especies nucleares. Al calcular la frecuencia de las especies en cada tipo de bandada definida se obtuvo que para las bandadas de sotobosque (BS), sólo las especies *A. pallidinucha* y *Z. capensis* obtuvieron un porcentaje mayor al 25%, con un valor del 83,33% cada una, siendo éstas especies con una vinculación a BM media y baja, respectivamente, por lo cual requiere un análisis distinto.

7.2. Estructura

Al clasificar las especies que participan de las bandadas según el nivel de exposición a depredadores, 8 se ubicaron en la categoría de “conspicuos”, 9 dentro de la categoría de “visibles” y 7 dentro de la categoría de “crípticos”. La categoría más importante fue la de “visible”, que representa un valor intermedio, de las cuales tres aparecen como especies nucleares en los tres tipos de bandadas más importantes (*M. stictopterus*, *M. leucophrys* y *A. schistaceus*). Las categorías “conspicuo” y “críptico” presentan dos especies nucleares cada una: *M. ornatus* y *C. sitticolor* para la primera y *M. squamiger* y *H. superciliaris* para la segunda.

Dentro del modelo de matriz, la única posición que no es ocupada por ninguna especie es la de críptico-dosel. Las posiciones con mayor número de especies son conspicuo-dosel, visible-subdosel, críptico-sotobosque. Un mayor número de especies por posición significa una mayor competencia por los recursos.

7.3. Experimento de Playback

Al realizar el experimento de playback se esperaba tener respuesta por parte de los individuos que pertenecían a las BM, sin embargo, sólo los individuos de la especie *M. stictopterus* respondían a los estímulos. Se evaluó entonces la respuesta de dicha especie a los dos llamados utilizados (Figura 3). Se esperaba que las aves respondieran más al llamado 1 que al llamado 2, debido a que éste era emitido cada vez que el animal se desplazaba de una rama a otra y podía estar atrayendo a las demás, pero la respuesta fue mayor con el llamado 2. Únicamente en dos ocasiones (6,25%), el llamado 1 atrajo a *M. stictopterus* a

una distancia menor a 10 metros y se obtuvo una respuesta vocal en nueve ocasiones (28,125%). En contraste, el llamado 2 atrajo a *M. stictopterus* en quince ocasiones (42,86%) y se obtuvo una respuesta vocal del mismo en veintidós ocasiones (62,86%). Con el llamado 2, cada vez que se acercaba un individuo de *M. stictopterus* a la fuente del estímulo, de igual manera vocalizaba, replicando el mismo llamado que se emitía. Al acercarse, se perchaban sobre una rama cercana para vigilar y al vocalizar sacudía su cuerpo y agitaba sus alas.

8. Discusión

De las 24 especies registradas, 8 juegan un rol de especie nuclear en alguno de los 3 tipos de bandada más importantes y todas ellas presentan un comportamiento gregario. Se ha sugerido que varias especies de la familia Thraupidae desempeñan un rol nuclear dentro de las BM (Arbeláez et al., 2011), para la bandadas de Chingaza dos especies de dicha familia ejercieron un rol de especie nuclear. De igual manera, Thraupidae es la familia con más especies dentro de las BM registradas (Tabla 1), con un total de nueve especies, lo que sugiere que ésta familia tiene un fuerte vínculo con las BM, bien sea por su coloración o por sus hábitos gregarios (Arbeláez et al., 2011; Sridhar et al., 2009). En bosques andinos en Ecuador, un hábitat muy similar al que se encuentra en Chingaza, se han reportado también a *M. stictopterus* y *M. squamiger* como especies nucleares (Poulsen, 1996). Así mismo, en dicho estudio se incluyen 11 especies que se registraron en las bandadas presentes en Chingaza (*M. leucophrys*, *O. rufipectoralis*, *P. cinnamomea*, *C. chrysonotus*, *M. nigrocristata*, *C. sitticolor*, *D. cyanea*, *B. montana*, *H. atropileus*, *A. brunneinucha* y *Z. capensis*), lo que sugiere un vínculo entre éstas especies y las BM (Poulsen, 1996). Contrario a los resultados de Poulsen (1996), las especies *M. leucophrys* y *C. sitticolor* sí parecen ejercer un rol de especies nucleares en el PNN Chingaza en los tipos de bandadas donde predominan las especies de dosel.

A partir de los tipos de bandada (ver Tabla 2), se puede reconocer que existen BM independientes a nivel de dosel y sotobosque que se sobrelapan y se combinan en una sola, al igual que se ha reportado en tierras bajas (Jullien & Thiollay, 1998) y en tierras altas, siendo en éstas últimas más común (Poulsen, 1996). La unión de bandadas también parece ser común en el PNN Chingaza, debido a que el 85,58% del total registradas pertenecen a bandadas combinadas. Las bandadas combinadas fueron las más grandes en número de individuos y número de especies. Debido al método utilizado, no fue posible determinar por cuánto tiempo se mantenía ésta cohesión de bandadas de dosel con bandadas de sotobosque como tampoco el tiempo y la distancia en que las especies de sotobosque se adherían a las de dosel, lo que se observaría con mayor facilidad anillando los individuos que participan en ellas. Éstas asociaciones se dan posiblemente cuando las bandadas de dosel atraviesan el territorio de las especies de sotobosque, las cuales presentan un comportamiento altamente territorial (Poulsen 1996).

Del total de especies registradas, 17 se desplazan en el dosel, por lo cual podría esperarse una predominancia de éstas especies en las bandadas, reflejado por el número de BC-D y BD observadas. La predominancia de especies de dosel se puede explicar debido a que es una característica que aumenta su riesgo de ser predadas, lo que las hace más propensas a participar de BM (Sridhar et al., 2009). La identidad de bandada BS muestra una asociación entre las especies *A. pallidinucha* y *Z. capensis*, en donde la mayoría de las bandadas registradas para esta identidad (4 de 6) estaban compuestas por estas dos especies. En Ecuador también se han reportado otras bandadas compuestas por únicamente dos especies: *Cyanolyca turcosa* y *Cacicus chrysonotus* (Poulsen, 1996).

Entre los tres tipos de bandadas más importantes (BC-D, BC-S y BD) se observan diferencias claras dentro de la composición (ver Figura 1). En las bandas con predominancia de especies de dosel (BC-D y BD), *M. stictopterus*, *M. leucophrys* y *M. ornatus* aparecen como las especies más importantes (con valores superiores al 80%), mientras que en el tipo de bandada BC-S su participación se ve reducida, siendo *C. unirufa* la más importante. Sin embargo, en comparación con las otras especies (en BC-S), *M. stictopterus* y *M. leucophrys* siguen jugando un papel importante, mientras especies como *A. igniventris* y *C. sitticolor*, presentes en las bandadas de dosel, se ausentan, probablemente porque éstas últimas están muy ligadas al dosel, mientras que ambos *Mecocerculus* pueden bajar un poco en el nivel del bosque, usando el subdosel (Hilty & Brown, 1986). La estructura de la vegetación del bosque altoandino en Chingaza es bien diferente a los bosques amazónicos (Stiles & Rosselli, 1998). En Chingaza el dosel es mucho más bajo, lo cual permitiría que las bandadas de dosel se encuentren con más frecuencia con las de sotobosque y posiblemente más prolongada, y en donde especies como *M. stictopterus* y *M. leucophrys* podrían jugar un papel importante para la unión de ambas bandadas.

El nivel de exposición a predadores (Tabla 7) es una herramienta propuesta para comprender el beneficio antipredatorio y alimenticio que obtiene una especie dentro de una bandada mixta según sus características morfológicas y comportamentales. Las especies dentro de la categoría de “conspicuas”, suelen ser aves de colores llamativos y con una técnica de forrajeo de percha y vuelo, como *M. ornatus*, lo cual las hace más fácil de detectar posibles depredadores y a su vez presentarían un mayor riesgo de ser predadas. Estas especies, al estar principalmente al borde de la cobertura vegetal, suelen detenerse por momentos a vigilar alrededor (obs. per.). Por su parte, aquellas especies dentro de la categoría de “crípticas”, forrajean en zonas donde la cobertura vegetal es espesa y ocupan la mayor parte de su tiempo en buscar alimento y poco o nada en vigilar (obs. per.).

Los beneficios que se obtienen al participar de una BM pueden diferir, en tipo o magnitud, entre las especies. De allí se derivó la construcción de un modelo (ver Figura 2) como propuesta para visualizar (i) el ensamble de las especies que conforman las BM en el bosque altoandino y (ii) las funciones y los

beneficios que obtienen las especies de manera diferenciada. El modelo consiste en una matriz de 3x3 en donde se contrasta el estrato (altura) de forrajeo con el nivel de exposición a depredadores. El eje X de la matriz también refleja una posición dentro de la cobertura vegetal del bosque. Tanto las funciones como los beneficios de las especies pueden diferir según su posición en la matriz. Aquellas especies ubicadas en la primera columna (conspicuas) y las dos primeras filas (dosel y sub-dosel) pueden tener un sistema de alarma desarrollado y ejercer la función de especies nucleares centinelas (como *M. ornatus*). Aunque especies como *P. cinnamomea* no fue tan frecuente en las bandadas reportadas en Chingaza, en el estudio realizado por Poulsen (1996) en un bosque andino del Ecuador esta especie si presentó una alta frecuencia en bandadas (86,8%), por lo que podría ejercer la función de centinela en dicho ecosistema. Sin embargo, esto puede darse debido a que la abundancia de la de dicha especie varía en las localizaciones. Estas especies obtienen un menor beneficio alimenticio pero un mayor beneficio antipredatorio. Por otra parte, las especies ubicadas en la categoría “críptico” y a una altura de sotobosque, como *C. unirufa* y *M. nigrocristata*, pueden aumentar su tasa de forrajeo debido a que especies como *M. ornatus* están ejerciendo la función de centinela. El beneficio que obtienen estas especies es en mayor medida alimenticio y en menor medida antipredatorio. Aunque ambos beneficios están siempre presentes en estas 2 posiciones de la matriz, la magnitud cambiaría. Se ha reportado que las especies satelitales aumentan en mayor medida su tasa de forrajeo en contraste con las especies nucleares al encontrarse dentro de una BM (Sridhar, 2009), por lo que se esperaría que una especie satelital como *M. nigrocristata* se vea impulsada a participar de BM mayormente por un beneficio alimenticio. Adicionalmente, se ha visto que *C. unirufa* utiliza “mobbing calls” (obs. per.), en relación a su comportamiento gregario, lo cual se beneficia directamente a la bandada, lo que sugiere que debido a su posición en la matriz, su función dentro de la bandada difiere en relación a especies como *M. ornatus*.

El principio de exclusión por competencia (Gause, 1934) plantea que especies con un fuerte solapamiento en el uso de recursos no puede coexistir y que aquellas especies que coexisten difieren en morfología funcional y tamaño corporal para explotar recursos distintos. El ensamblaje de especies dentro de las BM parece establecerse de manera que la asociación coexista sobre un mismo espacio, sin que los costos por competitividad superen a los beneficios. En el modelo propuesto, una característica evaluada fue cuánto se exponía una especie según la técnica de forrajeo que utilizaba, debido a que algunas aves obtenían su alimento volando mientras otras al nivel del sustrato. Por lo tanto, se plantea que una posición dentro de la matriz podría estar asociada con el tipo de recurso que explota, por ejemplo, el tipo de insecto). Así, sería posible aproximarse a la manera como el ensamblaje de especies permite el equilibrio dentro de una BM en un hábitat determinado. Las características de una BM dependen de dos factores: (i) la codependencia a variables ambientales, como los recursos disponibles y (ii) las relaciones

interespecíficas (Zhang et al., 2013). Con el modelo se busca visualizar cómo aquellas fuerzas de ensamblaje, como la altura del dosel o las especies participantes, moldean la estructura de una BM.

El experimento de playback se hizo con la especie *M. stictopterus* para relacionar su rol como especie nuclear con una función específica. Este experimento se realizó con el objetivo de evaluar el mecanismo que permitía a las BM mantenerse cohesionadas y desplazarse en una dirección común. Varias observaciones sugieren que esta especie cumple esta función. Sin embargo, únicamente respondieron al estímulo individuos de esa misma especie. Los datos se analizaron a partir de la respuesta de *M. stictopterus* a los dos tipos de llamados (ver Figura 3) y contrario a lo que se esperaba, la respuesta al llamado 1 fue mucho menor en comparación con el llamado 2. Cuando *M. stictopterus* se acercaba en respuesta al llamado 2 presentaba un comportamiento agresivo, agitando su cuerpo y subiendo el timbre de sus vocalizaciones, sugiriendo una función de territorialidad del canto (especialmente el llamado 2), lo cual ha sido observado en algunas especies nucleares amazónicas (Jullien & Thiollay 1996). Al acercarse a la fuente de sonido, permanecía vigilando en busca del conoespecífico del cual provenía el estímulo mientras respondía vocalizando a los estímulos vocales; al rato de encontrar al conoespecífico el ave pierde el interés y se retira. Las vocalizaciones de manera independiente no desviaron la dirección de desplazamiento de las bandadas, tal vez las especies que participan en las BM respondan a un estímulo combinado de señales acústicas con visuales (coloración llamativa o la presencia y desplazamiento de especies nucleares) para dirigir el movimiento y cohesionar la bandada.

Las BM en el PNN Chingaza mostraron patrones similares a los registrados en tierras bajas, como la diferenciación entre bandadas de dosel y de sotobosque, que comúnmente se combinaban en una sola bandada, aunque podría ser que estas asociaciones son más frecuentes en altas elevaciones. Las diferencias en la estructura de la vegetación pueden facilitar la combinación de éstas. Las especies gregarias tienden a estar fuertemente vinculadas a las BM. El modelo de matriz propuesto permite reconocer aquellos factores (fuerzas de ensamblaje) que influyen en la composición y estructura de las BM, en donde cada especie ejerce una función y obtiene un beneficio diferente según su posición en el modelo. Los mecanismos (señales acústicas y visuales) para mantener la cohesión y dirigir el desplazamiento de la bandada podrían no funcionar de manera aislada.

10. Bibliografía

Amaral P, Ragusa-Neto J (2008) Bird mixed-flocks and nuclear species in a tecomá savanna in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 68: 511-518.

Arbeláez E, Rodríguez H, Restrepo M (2011) Mixed bird flocks: patterns of activity and species composition in a region of the Central Andes of Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 639-651.

Bohórquez C (2003) Mixed-species bird flocks in a montane cloud forest of Colombia. *Ornitología Neotropical* 14: 67-78.

Botero CA (2002) Is the White-Flanked Antwren (*Formicariidae*: *Myrmotherula axillaris*) a nuclear species in mixed-species flocks? A field experiment. *Journal of Field Ornithology* 73: 74-81.

Colorado GJ, Rodewald AD (2015) Assembly patterns of mixed-species avian flocks in the Andes. *Journal of Animal Ecology* 84: 386-395.

Colorado GJ, Rodewald AD (2015) Response of mixed-species flocks to habitat alteration and deforestation in the Andes. *Biological Conservation* 188: 72-81.

Davis DE (1946) A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology* 27: 168-181

Dolby AS, Grubb, TC (1998) Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal Behaviour* 56: 501-509.

Dolby A, Grubb, T (2000) Social context affect risk taken by a satellite species in a mixed-species foraging group. *Behavioral Ecology* 11: 110-114.

Gause GF (1934) *The struggle for existence*. The Williams & Wilkins company, Baltimore, USA.

Goodale E, Kotagama S (2008) Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology* 19: 887-894.

Goodale E, Kotagama S (2005) Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 669-676.

Goodale E, Kotagama S (2006) Vocal mimicry by a passerine bird attracts other species involved in mixed-species flocks. *Animal behaviour* 72: 471-477

Goodale E, Kotagama S (2010) The relationship between leadership and gregariousness in mixed-species bird flocks. *Journal of Avian Biology* 41: 99-103

Hilty S, Brown W (1986) A guide to the birds of Colombia. New Jersey Princeton University Press.

Herzog SA, Soria R, Troncoso A, Matthysen E (2002) Composition and structure of avian mixed species flocks in high-andean Polylepis Forest in Bolivia. *Ecotropica* 8: 133-143.

Johnson MD, Sherry TW (2001) Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546–560.

Jullien M, Thiollay J (1998) Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology* 67: 227-252

Klump GM, Kretzschmar E, Curio E (1986) The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 317-323

Krams I, Krama T, Freeberg T, Kullberg C, Lucas J (2012) Linking social complexity and vocal complexity: a parid perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 1879-1891.

Marler P. (1955) Characteristics of some animal calls. *Nature* 176: 6-8

Marler PR, Slabbekoorn H (2004) *Nature's music: the science of birdsong*. Academic Press

Martínez AE, Gomez JP (2013) Are mixed-species bird flocks stable through two decades? *The American Naturalist* 181: E53 - E59.

McKay BK (2001) *Bird Sounds: How and why birds sing, call, chatter and screech*. Mechanicsburg, Pensilvania, Stack People

Morse DH (1970) Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* 40: 119-168

Murdoch H (2012) Mixed-species flock size affects contact call frequencies of the crested tit, *Lophophanes cristatus*. Tesis de Maestria. Facultad de Matemáticas y Ciencias. Universidad de Jyväskylä

Pomara LY, Cooper RJ, Petit LJ (2003) Mixed-species flocking and foraging behavior of four neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forest. *The Auk: Ornithological Advances* 120: 1001-1012

Poulsen BO (1996) Structure, dynamics, home range and activity pattern of mixed-species bird flocks in a montane alder-dominated secondary forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 12: 333-343

Powell SG (1985) Sociobiology and adaptive significance of interespecific foraging flocks in the neotropics. *Ornithological Monographs* 36:713-732

Ragusa J (2002) Vigilance towards raptors by nuclear species in bird mixed flocks in a Brazilian savannah. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 37: 219-226

Salaman P, Donegan T, Cuervo A (2002) New distributional bird records from Serrania de San Lucas and adjacent Central Cordillera of Colombia. *British Ornithologist's Club* 122: 285-303.

Sasvári L, Hegyi Z (1998) How mixed-species foraging flocks develop in response to benefits from observational learning. *Animal Behaviour* 55: 1461-1469.

Satischandra S, Kodituwakku P, Kotagama S, Goodale E (2010). Assessing “false” alarm calls by a drongo (*Dicrurus paradiseus*) in mixed-species bird flocks. *Behavioral Ecology* 21: 396-403.

Sridhar H, Beauchamp G, Shanker K (2009) Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78: 337-347.

Stiles G, Rosselli L (1998) Inventario de las aves de un bosque altoandino: comparación de dos métodos. *Caldasia* 20: 29-43.

Suzuki T (2011) Long-Distance Calling by the Willow Tit, *Poecile montanus*, Facilitates Formation of Mixed-Species Foraging Flocks. *International Journal of Behavioural Biology* 118: 10-16.

Teruaki H (1998) Mutualistic and comensal organization of avian mixed-species foraging flocks in a forest of western Madagascar. *Journal of Avian Biology* 29: 17-24

Vargas O, Pedraza P (2004). Parque Nacional Natural Chingaza. Bogotá D.C., Gente Nueva Editorial.

Zhang Q, Han R, Huang Z, Zou F (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.

10. Tablas y figuras

Tabla 1: Listado de especies que participan en BM en el bosque altoandino de la región de Palacio, en el PNN Chingaza. Frecuencia de cada especie en todas las bandadas observadas.

Lista de especies				
Especie	% Frecuencia	Familia	Suborden	
<i>Mecocerculus stictopterus</i>	74,04	Tyrannidae	Tyranni (Suboscines)	
<i>Meccocerculus leucophrys</i>	75,96			
<i>Pyrrhomyias cinnamomea</i>	8,65			
<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	3,85			
<i>Margarornis squamiger</i>	37,50			
<i>Conirostrum sitticolor</i>	29,81	Thraupidae	Passeri (Oscines)	
<i>Hemispingus superciliaris</i>	25,00			
<i>Hemispingus atropileus</i>	16,35			
<i>Hemispingus verticalis</i>	2,88			
<i>Anisognathus igniventris</i>	20,19			
<i>Buthraupis montana</i>	6,73			
<i>Diglossa cyanea</i>	3,85			
<i>Diglossa humeralis</i>	1,92			
<i>Conirostrum rufum</i>	2,88			
<i>Atlapetes schistaceus</i>	17,31			Emberizidae
<i>Atlapetes pallidinucha</i>	17,31			
<i>Arremon brunneinucha</i>	2,88			
<i>Zonotrichia capensis</i>	10,58			Parulidae
<i>Myioborus ornatus</i>	73,08			
<i>Myiothlypis nigrocristata</i>	15,38	Troglodytidae		
<i>Cinnycerthia unirufa</i>	25,00			
<i>Henicorhina leucophrys</i>	7,69	Icteridae		
<i>Amblycercus holosericeus</i>	0,96			
<i>Cacicus chrysonotus</i>	1,92			

Tabla 2: Tipos de bandada donde se evidencia el número de especies promedio y número de individuos promedio para cada tipo de bandada al igual que el número total de tipos de bandada registradas. Las siglas representan lo siguiente: BC-D= Bandada Combinada con predominancia en especies de dosel, BC-S=Bandada Combinada con predominancia en especies de sotobosque, BD= Bandada de Dosel (únicamente), BS=Bandada de sotobosque (únicamente).

Identidad de las bandadas					
Tipo de Bandada	No. de Especies	±	No. Individuos	±	N
BC-D	5,86	1,66	12,544	4,49	57
BC-S	4	0,94	9,222	1,47	9
BD	3,72	1,37	7,406	3,67	32
BS	2,2	0,63	4,8	1,66	6

Tabla 3: Se muestra las relaciones sociales de las especies a nivel intraespecífico (en donde **G**= Comportamiento gregario, **P**= Vinculo a nivel de pareja y **S**= Comportamiento solitario) e interespecífico, donde se clasifica la grado de vinculación de una especie a las BM en Alta, Media y Baja.

Relaciones sociales de las especies		
Especie	Vinculo Intraesp.	Grado de Vinc. BM
<i>Mecocerculus stictopterus</i>	G	Alto
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	G	Alto
<i>Myioborus ornatus</i>	G	Alto
<i>Conirostrum sitticolor</i>	G	Alto
<i>Margarornis squamiger</i>	G	Alto
<i>Hemispingus superciliaris</i>	G	Alto
<i>Hemispingus atropileus</i>	G	Alto
<i>Hemispingus verticalis</i>	P	Medio
<i>Anisognathus igniventris</i>	P	Medio
<i>Atlapetes schistaceus</i>	G	Alto
<i>Atlapetes pallidinucha</i>	G	Medio
<i>Arremon brunneinucha</i>	P	Bajo
<i>Myiothlypis nigrocristata</i>	P	Alto
<i>Cinnycerthia unirufa</i>	G	Medio
<i>Buthraupis montana</i>	G	Medio
<i>Henicorhina leucophrys</i>	S	Bajo
<i>Pyrrhomyias cinnamomea</i>	P	Bajo
<i>Diglossa cyanea</i>	P	Medio
<i>Diglossa humeralis</i>	P	Medio
<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	P	Medio
<i>Zonotrichia capensis</i>	P	Bajo
<i>Cacicus chrysonotus</i>	G	Medio
<i>Amblycercus holosericeus</i>	P	Medio
<i>Conirostrum rufum</i>	P	Alto

Tabla 4: Resultado de la prueba directa de Fischer que correlaciona el vínculo intraespecífico con la asociación a BM. P = 0.01516

Asociación	Vínculo intraespecífico		
	Gregarias	Parejas	Solitarias
Alta	8	2	0
Media	4	6	0
Baja	0	3	1

Tabla 5: Tabla del porcentaje de propensión de cada especie nuclear para cada una de los tres (3) tipos de bandadas más importantes.

Especies nucleares por identidad de bandada		
Identidad BM	Especie	%
BC-D	<i>Mecocerculus stictopterus</i>	82,46
	<i>Myioborus Ornatus</i>	82,46
	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	80,70
	<i>Margarornis squamiger</i>	49,12
	<i>Hemispingus superciliaris</i>	42,11
	<i>Conirostrum sitticolor</i>	40,35
	<i>Cinnycerthia unirufa</i>	31,58
BC-S	<i>Cinnycerthia unirufa</i>	88,89
	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	55,56
	<i>Mecocerculus stictopterus</i>	33,33
	<i>Atlapetes schistaceus</i>	33,33
BD	<i>Myioborus Ornatus</i>	87,50
	<i>Mecocerculus stictopterus</i>	84,38
	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	84,38
	<i>Margarornis squamiger</i>	31,25
	<i>Conirostrum sitticolor</i>	25,00

Tabla 6: Tabla para calcular el nivel de exposición ante depredadores. Se transforman cuatro variables cualitativas (altura de forrajeo, coloración, cobertura vegetal y técnica de forrajeo) en variables cuantitativas, en donde 2 indica un mayor riesgo de ser predado y 0 indica un menor riesgo de ser predado.

Tabla de exposición			
Característica	0	1	2
Altura de forrajeo	Sotobosque	Subdosel	Dosel
Coloración	Criptica-homogénea	Contrastante-opaca	Intensa y llamativa
Cobertura Vegetal	Interior	Intermedio	Borde
Técnica de forrajeo	No se descubre	A veces se descubre	Sale de la cobertura

Tabla 7: Tabla de clasificación de las especies según el nivel de exposición ante depredadores dentro de tres categorías: conspicuo, visible y críptico. Donde conspicuo es el mayor nivel y críptico representa el menor.

Exposición ante depredadores	
Categoría	Especie
Conspicuo	<i>Myioborus ornatus</i>
	<i>Conirostrum sitticolor</i>
	<i>Anisognathus igniventris</i>
	<i>Atlapetes pallidinucha</i>
	<i>Buthraupis montana</i>
	<i>Pyrrhomyias cinnamomea</i>
	<i>Diglossa cyanea</i>
Visible	<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>
	<i>Mecocerculus stictopterus</i>
	<i>Mecocerculus leucophrys</i>
	<i>Hemispingus verticalis</i>
	<i>Atlapetes schistaceus</i>
	<i>Diglossa humeralis</i>
	<i>Zonotrichia capensis</i>
	<i>Cacicus chrysonotus</i>
<i>Amblycercus holosericeus</i>	
Críptico	<i>Conirostrum rufum</i>
	<i>Margarornis squamiger</i>
	<i>Hemispingus superciliaris</i>
	<i>Hemispingus atropileus</i>
	<i>Arremon brunneinucha</i>
	<i>Myiothlypis nigrocristata</i>
	<i>Cinnycerthia unirufa</i>
<i>Henicorhina leucophrys</i>	

Tabla 8: Tabla del ensamblaje de especies, donde se muestra la posición de cada especie registrada dentro de la matriz.

Posición de especies dentro de la matriz			
	Nivel de exposición a depredadores		
Altura de forrajeo	Críptico	Visible	Conspicuo
Dosel	-	- <i>H. verticalis</i> - <i>C. rufum</i>	- <i>M. ornatus</i> - <i>C. sitticolor</i> - <i>A. igniventris</i> - <i>B. montana</i> - <i>Diglossa cyanea</i>
Subdosel	- <i>M. squamiger</i> - <i>H. superciliaris</i>	- <i>M. stictopterus</i> - <i>M. leucophrys</i> - <i>A. schistaceus</i> - <i>D. humeralis</i> - <i>C. chrysonotus</i> - <i>A. holosericeus</i>	- <i>P. cinnamomea</i>
Sotobosque	- <i>H. atropileus</i> - <i>A. brunneimucha</i> - <i>M. nigrocristatus</i> - <i>C. unirufa</i> - <i>H. leucophrys</i>	- <i>Z. capensis</i>	- <i>A. pallidimucha</i>

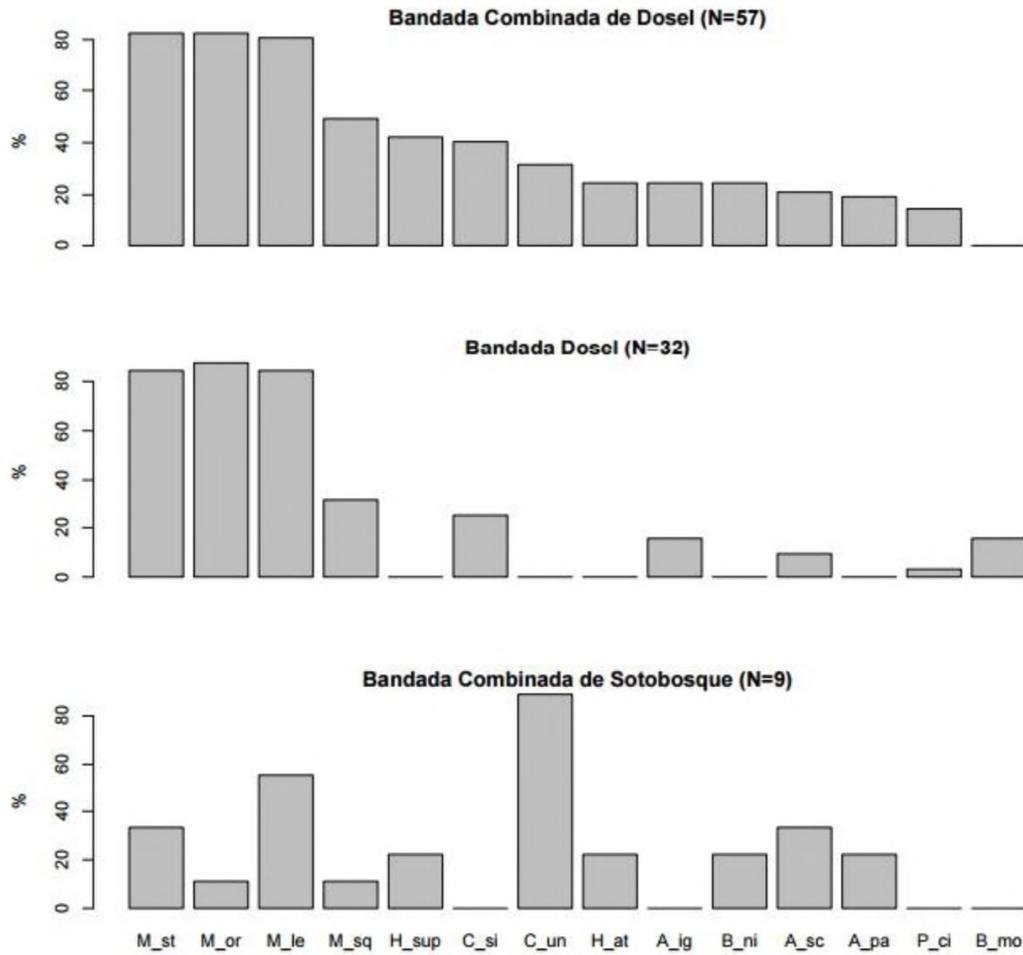


Figura 1: Gráfica que compara la especie con mayor frecuencia en los tres tipos de bandadas más importantes.

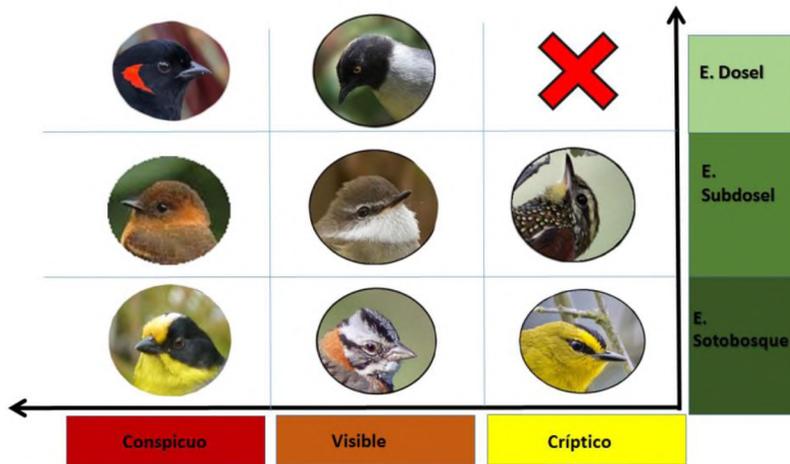


Figura 2: Modelo que representa gráficamente el ensamble de las especies que participan en BM en Chingaza. Cada posición en la matriz está ejemplificada con una especie que la ocupa. En orden descendente y de izquierda a derecha: *A. igniventris*, *H. verticalis*, *P. cinnamomea*, *M. leucophrys*, *M. squamiger*, *P. pallidimucha*, *Z. capensis*, *M. nigrocristata*.

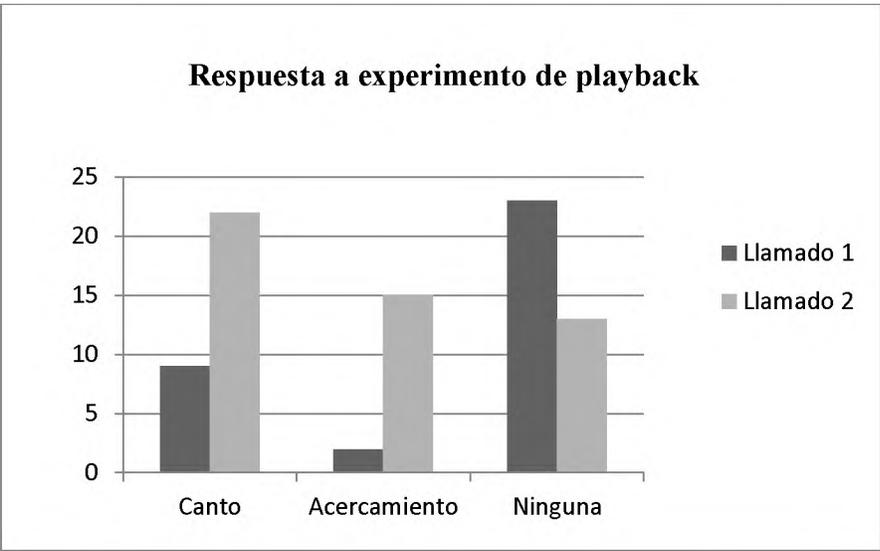


Figura 3: Gráfica de las respuestas por parte de *M. stictopterus* a cada tipo de llamada.