



UNAP



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA PROFESIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**EFFECTO DE LAS BANDADAS MIXTAS EN EL COMPORTAMIENTO DE
FORRAJEO DE *Glyphorhynchus spirurus*, *Xiphorhynchus guttatus* y
Xiphorhynchus elegans (Aves: Dendrocolaptidae) EN BOSQUES DE
TIERRA FIRME, RÍO OROSA, LORETO - PERÚ**

**PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGO**

PRESENTADO POR:

GILBERTO JOSIMAR FERNÁNDEZ ARELLANO

ASESOR

Blgo. ROBERTO PEZO DÍAZ, Dr.

IQUITOS, PERÚ

2011

ACTA DE SUSTENTACIÓN



UNAP

Dirección de Escuela
Profesional de Biología - FCB

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS

Iquitos, 08 de agosto de 2011



En la ciudad de Iquitos, a los ocho días del mes de agosto del 2011 y siendo las 15:25 horas; con la ausencia de la Blga. **MERI DEL PILAR USHINAHUA ALVAREZ, M.Sc., Miembro**, por motivos de fuerza mayor; se reunió en el Auditorio de la Facultad de Ingeniería Química, el Jurado Calificador y Dictaminador de Tesis que suscribe designado con R.D. N° 063-2009-DEFP-B-FCB-UNAP, presidido e integrado por: Blgo. **ARTURO ACOSTA DÍAZ, Dr., Presidente**; y Blgo. **JAVIER SOUZA TECCO, M.Sc., Miembro**; para escuchar, examinar y calificar la sustentación y defensa de la tesis titulada: "EFECTO DE LAS BANDADAS MIXTAS EN EL COMPORTAMIENTO DE FORRAJE DE *Glyphorhynchus spirurus*, *Xiphorhynchus guttatus* y *Xiphorhynchus elegans*, (AVES: DENDROCOLAPTIDAE), EN BOSQUES DE TIERRA FIRME, RÍO OROSA, LORETO-PERÚ"; realizada por el Br. en Ciencias Biológicas de la FCB-Escuela de Biología, **Gilberto Josimar Fernandez Arellano** de la Promoción I-2009, graduado de Bachiller con R.R. N°0955-2011 UNAP de fecha 26 de abril del 2011.



Luego de realizada la sustentación de la Tesis, el bachiller fue sometido a un interrogatorio sobre el tema en cuestión, habiendo absuelto de manera SATISFACTORIA las observaciones y objeciones que fueron formuladas por los integrantes del Jurado Calificador y Dictaminador.




Después de la deliberación y votación del caso, el Jurado Calificador y Dictaminador dió como veredicto APROBADO la Tesis por RAYONIA, quedando el candidato apto para ejercer la profesión de Biólogo, previo otorgamiento del Título Profesional por la autoridad universitaria competente y, su correspondiente inscripción al Colegio de Biólogos del Perú.

Finalizado el acto, el Presidente del Jurado Calificador y Dictaminador levantó la sesión siendo las 16:12 horas y en fe de lo cual, todos los integrantes suscriben la presente Acta de Sustentación por triplicado.


Arturo Acosta Díaz
PRESIDENTE


Javier Souza Tecco
MIEMBRO

JURADO CALIFICADOR Y DICTAMINADOR



.....
Blgo. ARTURO ACOSTA DÍAZ, Dr.
Presidente

.....
Blgo. Javier Souza Teco M.Sc. **+**

Miembro

ASESOR



Blgo. ROBERTO PEZO DÍAZ, Dr.

DEDICATORIA

A los señores Gilberto Fernández y Olinda Arellano, mis queridos padres. Gracias por comprender y apoyar que adoro estar en el campo y que disfruto de la naturaleza en cualquier lugar en el que me encuentre, pero que también adoro estar con Uds., con mis hermanos y mi sobrina. ¡¡Muchísimas gracias por todo!!

A mis queridos amigos que siempre ocuparán un lugar muy especial en mi vida. A los amigos que siempre nos comprenden y apoyan en todo momento y que aunque algunos se encuentren muy lejos jamás pasarán al olvido.

A la vida por ser tan hermosa y efímera. A las personas que disfrutan sinceramente de ella.

Sé el cambio que quieres ver (Gandhi).

AGRADECIMIENTOS

Un sincero agradecimiento para Ari E. Martínez por darme la gran oportunidad de trabajar con él y por todo el apoyo brindado durante la realización de mi trabajo de campo.

Al profesor Roberto Pezo por aceptar ser asesor de la presente tesis, gracias por las sugerencias y críticas constructivas para el desarrollo del informe de tesis.

A los amigos que me ayudaron a lograr finalizar esta tesis: Angelo y Nicole Mitidieri, Miguel Amaya, Sarita Saavedra, Aldo Palomino, Rider Tamani, Juan Pablo Gómez, Jenny Muñoz, Caterine Rodríguez, Johanna Dunlap, Emilia y Marcos Pizango. Gracias por todo su apoyo.

ÍNDICE

	Págs.
PORTADA.....	i
ACTA DE SUSTENTACIÓN	ii
JURADO CALIFICADOR Y DICTAMINADOR	iii
ASESOR.....	iv
DEDICATORIA	v
AGRADECIMIENTOS.....	vi
ÍNDICE.....	vii
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE FOTOS.....	xi
LISTA DE ANEXOS	xii
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivo General	2
1.2. Objetivos Específicos.....	3
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Composición cualitativa de bandadas mixtas	4
2.2. Comportamiento de forrajeo dentro y fuera de bandadas mixtas	4
2.3. Seguridad en bandadas mixtas	8
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12

3.1. Descripción del área de estudio	12
3.2. Características del área de estudio	12
3.3. Características de las especies	13
3.4. Muestreo y análisis de datos	16
IV. RESULTADOS	23
4.1 Efecto de las bandadas mixtas.....	23
4.1.1. Composición cualitativa de bandadas mixtas	23
4.1.2. Frecuencia de picotazos	24
4.1.3. Frecuencia de alimentación	24
4.1.4. Tasa de búsqueda de alimento.....	25
4.1.5. Altura inicial de movimiento por árbol	26
4.1.6. Distancia cubierta por árbol	27
4.1.7. Frecuencia de árboles utilizados	28
4.1.8. Selectividad de árboles.....	28
4.1.9. Tasa de vigilancia	29
4.1.10. Seguridad en bandadas mixtas	30
V. DISCUSIÓN.....	32
VI. CONCLUSIONES.....	41
VII. RECOMENDACIONES	43
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
IX. ANEXOS.....	49

LISTA DE CUADROS

Cuadro N° 01. Códigos que describen el comportamiento de las especies.	17
Cuadro N° 02. Clasificación de árboles según el DAP.....	19

LISTA DE FIGURAS

Figura N° 01. Porcentaje de ocurrencia de las especies	23
Figura N° 02. Frecuencia de picotazos	24
Figura N° 03. Frecuencia de alimentación	25
Figura N° 04. Tasa de búsqueda de alimento.....	26
Figura N° 05. Altura inicial de movimiento por árbol.	27
Figura N° 06. Distancia cubierta por árbol.	27
Figura N° 07. Frecuencia de árboles utilizados.	28
Figura N° 08. Selectividad de árboles.....	29
Figura N° 09. Tasa de vigilancia.	30
Figura N° 10a. Duración de la respuesta de <i>Glyphorhynchus spirurus</i>	30
Figura N° 10b. Duración de la respuesta de <i>Xiphorhynchus elegans</i>	31

LISTA DE FOTOS

Foto N° 01. <i>Glyphorhynchus spirurus</i>	14
Foto N° 02. <i>Xiphorhynchus elegans</i>	15
Foto N° 03. <i>Xiphorhynchus guttatus</i>	16
Foto N° 04. Procedimiento para realizar el Playback.....	20

LISTA DE ANEXOS

Anexo 01. Ubicación del área de estudio.....	50
Anexo 02. Ejemplo de la estratificación del bosque primario	50
Anexo 03. Ejemplo del rango de hogar de las especies	51
Anexo 04. Espectrogramas de una alarma y control	51
Anexo 05. Composición cualitativa de bandadas mixtas	52

RESUMEN

Este trabajo se realizó entre Junio y Noviembre del 2009 en los bosques de tierra firme de la EBMS. Se evaluó el efecto de las bandadas mixtas en el comportamiento de forrajeo de *G. spirurus*, *X. guttatus* y *X. elegans*. También se evaluó si las bandadas proporcionan seguridad. Se encontró que las bandadas mixtas estaban formadas de 7 a 14 especies, siendo tres insectívoros (*T. saturninus*, *M. axillaris*, *E. haematonota*) los más frecuentes. Así mismo, *G. spirurus*, *X. guttatus* y *X. elegans* integraron bandadas mixtas. La frecuencia de picotazos no fue diferente en *G. spirurus* según la situación social. Sin embargo, *X. elegans* dio dos veces más picotazos en bandadas, mientras que *X. guttatus* dio dos veces más picotazos fuera de ellas. Así mismo, la frecuencia de alimentación, la tasa de búsqueda de alimento, la altura inicial de movimiento, la distancia cubierta por árbol, la frecuencia de árboles utilizados, y la tasa de vigilancia no fueron diferentes en estas tres especies de “trepatroncos” al comparar dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente. No hubo también selectividad por un tipo de árbol según la situación social. Los resultados sugieren que estas tres especies no parecen obtener mayores beneficios por forrajear en bandadas mixtas. Sin embargo, *G. spirurus* y *X. elegans* respondieron fuertemente a los llamados de alarma de *T. saturninus* por lo que parece existir transferencia de información entre las especies, osea, los “trepatroncos” aprovechan el sistema de alerta de las bandadas mixtas de sotobosque.

Palabras claves: bandadas mixtas, comportamiento de forrajeo, llamada de alarma.

ABSTRACT

This fieldwork was carried out between June and November 2009 in the upland forests of the MSBS. We evaluated the effects of understory mixed-species flocks on the foraging behavior of *G. spirurus*, *X. guttatus* and *X. elegans*. In addition, it was evaluated whether the flocks provide security to them. The mixed-species flocks were composed by 7 to 14 species, with three insectivorous birds (*T. saturninus*, *M. axillaris*, and *E. haematonota*) occurring most frequently. Likewise, *G. spirurus*, *X. guttatus* and *X. elegans* also participate in mixed-species flocks. Thus, the frequency of pecks was not different in *G. spirurus* when comparing in vs out flocks. However, *X. elegans* pecked twice as many within flocks, while *X. guttatus* pecked twice as many outside flocks. Likewise, the feeding frequency, the foraging rate, the height of movement, the distance-tree cover, the frequency of used-trees, and the surveillance rate were not different in these three woodcreeper species when they were inside vs outside flocks, respectively. Also there was no selectivity for a type of tree according to the social situation. The results suggest these three species do not appear to obtain greater benefits from foraging in flocks. However, *G. spirurus* and *X. elegans* responded strongly to the alarm calls of *T. saturninus* so there seems to be information transfer between species, that is, the woodcreepers seems take advantage of the alert system of the understory mixed-species flocks.

Keywords: mixed-species flocks, forging behavior, alarm calls.

I. INTRODUCCIÓN

El comportamiento social es un proceso que ha evolucionado en organismos vertebrados e invertebrados. Las aves participan en diversas interacciones sociales complejas que incluyen cooperación durante la reproducción, bandadas alimenticias y caza cooperativa (Maier 2001). Muchas aves viven en bandadas (Del Claro et al. 2008); una bandada mixta es un grupo multiespecífico de dos o más especies que se mueven juntos como una unidad de un lugar a otro (Moriarty 1977, Hutto 1987). En bosques amazónicos de tierras bajas se reconocen dos tipos de bandadas mixtas permanentes: bandadas mixtas de sotobosque y de dosel (Munn 1985). Así mismo, están integradas por especies “nucleares” que estimulan su formación y mantienen su cohesión (Moynihan 1962, Wiley 1980), a la vez que comparten el territorio conjunto y permanecen en ella casi todo su tiempo durante el resto del año (Munn & Terborgh 1979, Wiley 1980, Jullien & Thiollay 1998).

El comportamiento de forrajeo se define como cualquier comportamiento que puede conducir al consumo de alimento (Walther 2002). Vivir en grupo podría aumentar la posibilidad de encontrar alimento, en la medida que, mientras más individuos estuvieran en su búsqueda, mayores serán las oportunidades de encontrarlo (Del Claro et al. 2008). Los recursos alimenticios son más fáciles de localizar por un grupo que por un individuo aislado, además, los grupos suelen ser más eficaces a la hora de explotar los recursos (Maier 2001). Las bandadas mixtas incrementan los beneficios sobre el comportamiento de forrajeo de sus integrantes (Moriarty 1977, Veena y

Lokesha 1993, Ragusa-Netto 1997, Sullivan 1984a, b, Hino 1998, Greenberg 2000, Satischandra et al. 2007, Sridhar et al. 2009).

Permanecer junto a otros individuos podría incrementar la probabilidad de detectar depredadores (Pulliam 1973). Algunas aves que integran bandadas, conocidos como centinelas, advierten sobre la proximidad de un peligro potencial, emitiendo un llamado de alarma (Del Claro et al. 2008), así que cuando un miembro de la bandada alza el vuelo repentinamente, probablemente al detectar un depredador, las demás aves lo siguen inmediatamente (Maier 2001). Las aves que son vulnerables a depredación se unen a otras especies para beneficiarse de su vigilancia, a la vez que son capaces de reducir su propia tasa de vigilancia e incrementar su tasa de alimentación (Greenberg 2000, Sridhar et al. 2009).

Se plantearon dos hipótesis que intentan explicar por qué las aves participan en bandadas mixtas: (1) mejoran la eficiencia alimentaria; y (2) reducen los riesgos de depredación (Morse 1977). Sin embargo, aún se conoce poco sobre los costos impuestos y los beneficios que obtienen las especies unidas a bandadas, en especial los “trepatroncos”. Al respecto, se trató de conocer el efecto de las bandadas mixtas en el comportamiento de forrajeo de *Glyphorhynchus spirurus*, *Xiphorhynchus guttatus* y *Xiphorhynchus elegans* en bosques de tierra firme de la Estación Biológica Madre Selva, río Orosa.

1.1. Objetivo General

Conocer el efecto de las bandadas mixtas en el comportamiento de forrajeo de *G. spirurus*, *X. guttatus* y *X. elegans* en bosques de tierra firme, río Orosa.

1.2. Objetivos Específicos

- Determinar la composición cualitativa de bandadas mixtas de sotobosque de bosques de tierra firme de la EBMS, río Orosa.
- Calcular y comparar la frecuencia de picotazos por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la frecuencia de alimentación por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la tasa de búsqueda de alimento por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la altura inicial de movimiento por árbol por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la distancia cubierta por árbol por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la frecuencia de árboles utilizados por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Determinar y comparar la selectividad de árboles por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Calcular y comparar la tasa de vigilancia por especie de “trepatroncos” cuando están dentro y fuera de bandadas mixtas.
- Comprobar si las bandadas mixtas proporcionan seguridad a sus integrantes.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Composición cualitativa de bandadas mixtas

Jullien & Thiollay (1998), estudiaron bandadas mixtas en Guyana Francesa. Encontraron que *Thamnomanes ardesiacus*, *Myrmotherula axillaris* y *G. spirurus* tienen una elevada ocurrencia en bandadas (100%). Así mismo, describieron a *T. ardesiacus* y *M. axillaris* como especies nucleares de bandadas.

Munn & Terborgh (1979), estudiaron bandadas mixtas en Madre de Dios. Encontraron que *T. ardesiacus* y *M. axillaris* tienen elevada ocurrencia (100%) y a la vez que se describieron como especies nucleares de bandadas. Así mismo, encontraron una elevada ocurrencia de *X. elegans* (74,13%), y una menor ocurrencia de *X. guttatus* (23,57%).

Martínez (In press), estudió bandadas mixtas en Bolivia. Encontró que *T. ardesiacus* tiene una elevada ocurrencia en bandadas (100%), a la vez que fue menor en *E. haematonota* (38,45%) y *M. axillaris* (22,51%). Así mismo, encontró una relativa elevada ocurrencia de *X. elegans* (67,71%), y una menor ocurrencia de *X. guttatus* (31,87%).

2.2. Comportamiento de forrajeo dentro y fuera de bandadas mixtas

Satischandra et al. (2007), compararon la tasa de forrajeo (número de vuelos para capturar presas/minuto) y el éxito de forrajeo (número de vuelos que terminaron en captura de presas, expresado en porcentaje) de *Dicrurus paradiseus* cuando estaba dentro y fuera de bandadas mixtas en Sri Lanka. La tasa y el éxito de forrajeo de *Dicrurus paradiseus* fueron más altas cuando estaban dentro de bandadas mixtas (0,43 y 58%) que fuera de ellas (0,12 y 33%), respectivamente.

Pomara et al. (2003), compararon la tasa de forrajeo (tasa de movimiento, tasa de ataque y esfuerzo de búsqueda) de *Basileuterus culicivorus* y *Mniotilta varia* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas en Panamá. Encontró que la tasa de movimiento (movimientos por minuto), la tasa de ataque (ataques por minuto) y el esfuerzo de búsqueda (movimientos por ataque) no fueron diferentes en *B. culicivorus* y *M. varia* cuando estaban dentro ((26,1; 37,4), (3,4; 5,2), (9,9; 10,1)) y fuera de bandadas mixtas ((28,3; 34,6), (3,8; 4,1), (9,6; 11,1)), respectivamente. La unión a bandadas podría reducir los riesgos de depredación pero sin que necesariamente haya cambios en el comportamiento de forrajeo.

Thiollay (2003), comparó la tasa de ataque (número de intentos para capturar presas/minuto) y el porcentaje de tiempo dedicado a vigilancia en *G. spirurus* cuando estaba dentro y fuera de bandadas mixtas en Guyana Francesa. La tasa de ataque no fue diferente en *G. spirurus* cuando estaba dentro (0,27) y fuera de bandadas mixtas (0,24). Sin

embargo, el porcentaje de vigilancia fue mayor fuera de bandadas mixtas (58,61%) que dentro de ellas (33,24%).

Greenberg (2000), sugiere que las bandadas mixtas incrementan los beneficios sobre el comportamiento de forrajeo de sus integrantes. Estos beneficios podrían deberse a que las bandadas mixtas disminuyen la competencia debido a que diferentes especies forrajean en sitios diferentes. Sin embargo, las bandadas podrían también representar un costo debido a que la velocidad de desplazamiento puede ser inapropiado para las estrategias particulares de forrajeo de sus integrantes.

Hino (1998), estudió los cambios en la tasa de alimentación (presas capturadas/minuto), la altura y el sitio de forrajeo de siete especies cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas en Madagascar. *Dicrurus forficatus*, *Newtonia brunneicauda*, *Tersiphone mutata*, *Phyllastrephus madagascariensis* y *Coracina cinerea* capturaron presas más a menudo cuando estaban dentro de bandadas mixtas (0,83; 2,37; 2,60; 1,73; 1,49) que fuera de ellas (0,46; 1,09; 2,09; 0,92; 0,81), respectivamente. No hubo gran diferencia en presas capturadas por *Shetba rufa* y *Cyanolanius madagascariensis*. Así mismo, encontró que la altura de forrajeo fue diferente en *D. forficatus*, *C. madagascariensis*, *C. cinerea*, *N. brunneicauda*, *P. madagascariensis* y *S. rufa* cuando estaban dentro (3–6 m, 3–6 m, 6–10 m, 3–6 m, 0–3 m, 0–1 m) y fuera de bandadas (6–10 m, 6–10 m, 3–6 m, 0–1 m, 3–6 m,

3–10 m), respectivamente. No hubo cambios en la altura promedio de forrajeo de *T. mutata*. Además, encontró que *D. forficatus* y *T. mutata* usaron mayormente las hojas como sitios de forrajeo cuando estaban dentro de bandadas ((45,1% y 49,0%)) que fuera de ellas (24,0% y 40,0%), respectivamente. *C. cinerea* y *P. madagascariensis* usaron mayormente los arbustos cuando estaban dentro de bandadas (9,2% y 10,1%) que fuera de ellas (0,0% y 4,4%), respectivamente.

Ragusa-Netto (1997), evaluó la tasa de picotazos (picotazos/minuto) de *Furnarius rufus* cuando integraba o no grupos heteroespecíficos en zonas pastoriles de Sao Paulo, Brasil. Encontró que *F. rufus* dio dos veces más picotazos cuando integraba un grupo heteroespecífico (17,9) que cuando integraba grupos monoespecíficos (8,2) o cuando estaba solitario (8,8), o cuando las dos últimas situaciones fueron agrupadas (8,4).

Veena & Loksha (1993), evaluaron si *Dicrurus adsimilis* obtuvo beneficios al forrajear dentro o fuera de bandadas mixtas en India. *D. adsimilis* incrementó su tasa de forrajeo (número de vuelos para capturar presas/minuto) y el éxito de forrajeo (número de vuelos que terminaron en captura de presas, expresado en porcentaje) cuando estaban dentro de bandadas mixtas (2,04 y 25,99%) que fuera de ellas (0,62 y 2,93%), respectivamente.

Moriarty (1977), comparó la tasa de forrajeo (picotazos/minuto) y la altura de forrajeo de los machos de *Ramphocelus passerinii* entre bandadas mixtas y bandadas monoespecíficas en Costa Rica. Los machos de *R. passerinii* modificaron su comportamiento en bandadas mixtas, por lo tanto, forrajearon más rápido y a mayor altura cuando estaban dentro de bandadas mixtas (6,0 y 21,0 m) que en bandadas monoespecíficas (1,0 y 7,0 m), respectivamente.

2.3. Seguridad en bandadas mixtas

Distintas investigaciones han utilizado grabaciones de llamados de alarma para comprobar sus efectos en las especies que integran bandadas.

Goodale & Kotagama (2008), realizaron estudios de playback utilizando grabaciones de llamados de alarma y control. El estudio se realizó en Sri Lanka. Encontraron que *Turdoides rufescens* y *Garrulax cinereifrons* respondieron mejor a las alarmas de *Dicrurus paradiseus* que a los de *T. rufescens* y controles. *T. rufescens* y *G. cinereifrons* mostraron mayormente un comportamiento de escape después de ser reproducidos las alarmas de *D. paradiseus* (73,46% y 61,34%, respectivamente) que los controles (26,54% y 17,23%, respectivamente).

Magrath et al. (2007), realizaron estudios de playback utilizando grabaciones de llamados de alarma y control. El estudio se realizó en Australia. Encontraron que *Sericornis frontalis* y *Malurus cyaneus* respondieron a sus propias alarmas y al de la otra especie. Estas especies huían y se cubrían después de ser reproducidos los llamados de alarma que los controles.

Munn (1986), realizaron estudios de playback utilizando grabaciones de llamados de alarma y control. El estudio se realizó en Madre de Dios. Encontró que las especies respondieron fuertemente a las alarmas de *Thamnomanes schistogynus* que a los controles. Las especies se inmovilizaron en sus lugares la mayoría de las veces. Las aves que meten la cabeza dentro de las hojas, o debajo de sus alas, dándose un baño, o en otras posiciones vulnerables, típicamente muestran la mayoría de respuestas dramáticas de escape saltando para cubrirse cuando cualquier llamado de alarma fue dado. La potencial penalidad por ignorar un llamado de alarma podría ser la muerte, así que no sorprendería que las aves en bandadas tomen todos los llamados de alarma seriamente, sean estos verdaderos o falsos.

Sullivan (1985), realizó estudios de playback utilizando grabaciones de llamados de alarma y control. El estudio se realizó en EE.UU. Encontró que *Picoides pubescens* respondió a los llamados de alarma de *Parus atricapillus* y *P. major* inmovilizándose por cerca de diez segundos, para después inmediatamente exhibir un alto nivel de vigilancia (movimientos de la cabeza hacia los lados/minuto) y además de cesar

el forrajeo por varios minutos. Las especies *Parus atricapillus* y *P. major* respondieron a los llamados de alarma tirándose rápidamente dentro de los arbustos y permaneciendo quietos durante varios segundos o minutos.

Sullivan (1984a), comparó la tasa de alimentación y vigilancia de *Picoides pubescens* en diferentes situaciones sociales. El estudio se realizó en EE.UU. Encontró que cuando *P. pubescens* forrajeaba solitario pero siendo reproducidos hacia ellos las grabaciones de los llamados de contacto de los otros miembros de la bandada mostraron niveles de vigilancia más bajos (7,1) y una tasa de alimentación más alta (1,0 presas consumidas/minuto) que cuando *P. pubescens* estaba solitario sin ninguna grabación ((18,2), (0,2 presas/minuto)) o con grabaciones control ((18,1), (0,4 presas/minuto)), respectivamente. *P. pubescens* utilizó los llamados de contactos de otros miembros de la bandada para evaluar la presencia de los mismos. Así mismo, *P. pubescens* respondió a las alarmas de *Parus atricapillus* y *P. major* inmovilizándose por cerca de 10 segundos para después mover la cabeza hacia los lados a una tasa muy elevada (24 - 28).

Sullivan (1984b), comparó la tasa de alimentación y vigilancia de *Picoides pubescens* en diferentes situaciones sociales. El estudio se realizó en EE.UU. Cuando *P. pubescens* forrajeaba solitario mostró un alto nivel de vigilancia (20,2) y una baja tasa de alimentación (0,46 presas/minuto). Además, cuando forrajeo con uno o dos miembros de

la bandada esta especie tuvo una tasa intermedia de vigilancia (12,8) y alimentación (0,79 presas/minuto), mientras que cuando forrajeaba con una bandada mixta de tres o más miembros tuvo una baja tasa de vigilancia (6,1) y una elevada tasa de alimentación (1,28 presas/minuto).

Esta clase de experimentos proveen evidencia de que las aves en bandadas mixtas utilizan la información codificada en las alarmas de otras especies (Sullivan 1984a, Sullivan 1985, Goodale & Kotagama 2008).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción del área de estudio

El estudio se realizó entre Junio y Noviembre del 2009 en los bosques de tierra firme de la Estación Biológica Madre Selva, ubicada a 150 km de la ciudad de Iquitos, distrito de las Amazonas, provincia de Maynas, departamento de Loreto (3°37'2"S, 72°14'8"W). La estación se encuentra en la margen izquierda del río Orosa, tributario del río Amazonas (Project Amazonas 2010) (Anexo 1).

3.2. Características del área de estudio

Clima

La temperatura diaria promedio es de 26,9°C con un máximo y mínimo de 31,5°C y 22°C, respectivamente. La precipitación diaria promedio es de 10,51 mm con un máximo y mínimo de 40 mm y 0,5 mm, respectivamente (Medina 2004, in press).

Suelo y Vegetación

El área de estudio fisiográficamente comprende bosques de terrazas altas ligeramente onduladas y con suelo de textura franco-arcillosa. Los bosques primarios de tierra firme se caracterizan por presentar vegetación herbácea, arbustiva, sub-arbórea, arbórea, y los árboles emergentes (obser. pers.). Así mismo, la visibilidad del sotobosque varía entre 10 y 15 m, mientras que la altura promedio del dosel es 25,11m. Las especies de plantas más importantes son *Iriartea deltoidea* "Huacrapona" y *Astrocarium murumurum* "Huicungo" (Martínez, in press) (Anexo 2).

Fauna

En el área de estudio se pueden observar primates (*Saguinus fuscicollis* “Pichico común”, *S. mistax* “Pichico barba blanca”, *Pithecia monachus* “Huapo negro”, *Callicebus torquatus* “Tocón colorado”, *Saimiri sciureus* “Fraile”), roedores (*Cuniculus paca* “Majáz”, *Dasyprocta fuliginosa* “Añuje”, *Sciurus sp.* “Ardilla colorada”), y otros mamíferos (*Mazama americana* “Venado colorado”, *Eira barbara* “Manco”, *Nasua nasua* “Achuni”) (obser. pers.).

3.3. Características de las especies

Reino: Animal

Orden: Passeriformes

Familia: Dendrocolaptidae

Glyphorhynchus spirurus (Vieillot 1818) “trepatroncos pico de cuña”

Características morfológicas y comportamentales

Mide de 13,5 – 14 cm. Es una de las aves más ampliamente distribuidas y ubicuas del bosque húmedo tropical, hasta 1400 m. se alimenta solo o en pareja, a menudo con bandadas mixtas, en troncos verticales relativamente cerca del suelo. Pequeño; pico muy corto con punta curvada hacia arriba en la mandíbula. El vexilo interior de la mayoría de las remeras es parcialmente anteado, formando una línea anteada en las alas, visible durante el vuelo. Garganta rufa-anteada en casi todo el Perú (*castelnaudii*) (Schulenberg et al. 2010) (Foto N° 01).



Foto N° 01. *Glyphorhynchus spirurus*

Xiphorhynchus elegans (Pelzeln 1868) “trepatroncos elegante”

Características morfológicas y comportamentales

Mide de 20 – 22 cm. Común en sotobosque del bosque amazónico, hasta 700 m. Pecho moteado; puntos más grandes y anteados en las poblaciones al norte del río Amazonas (*ornatus*), más pequeños y apagados al este del río Ucayali (*juruanus*). El pico es gris claro, oscuro por encima. Es marrón por encima, con la corona y la nuca más oscura y con abundantes puntos marrones, estrías marrones con borde negro sobre la espalda; la rabadilla, las alas y la cola son rojizo-castañas. La garganta es marrón blanquecino; por debajo es marrón grisáceo con unas manchitas de borde negro y con puntos marrones en el pecho. Se une frecuentemente a bandadas mixtas (Schulemberg et al. 2010) (Foto N° 02).



Foto N° 02. *Xiphorhynchus elegans*

Xiphorhynchus guttatus (Lichtenstein 1820) “trepatroncos de garganta anteada”

Características morfológicas y comportamentales

Mide 26 cm. Común y ampliamente distribuido en la Amazonía, hasta 700 m localmente hasta 900 m. Se alimenta desde el sotobosque hasta el dosel, pero principalmente en los estratos altos. Investiga de manera regular y ruidosamente acumulaciones de hojas muertas y frondosas de palmeras; ocasionalmente se alimenta sobre ejércitos de hormigas (Schulemberg et al. 2010). Es grande, con el pico largo y oscuro. Es marrón, más oscuro en la corona y el cuello, con manchas marrón claro en la corona y estrías del mismo color en el cuello; la rabadilla, el ala y la cola también son rojizas. La garganta es marrón pálido y las estrías marrón claro (Ridgely y Tudor 2009). Además, se unen ocasionalmente

a bandadas mixtas, pero en general forrajean solos (Munn y Terborgh 1979) (Foto N° 03).



Foto N° 03. *Xiphorhynchus guttatus*

3.4. Muestreo y análisis de datos

Con ayuda de un binocular (Vortex 8x42) se realizó observación directa de individuos con y sin anillados de color de las especies *Glyphorhynchus spirurus*, *Xiphorhynchus guttatus* y *X. elegans* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas a lo largo de varios senderos ubicados en bosques de tierra firme. La búsqueda inició a las 06:00 y terminó a las 17:00 horas. Las observaciones se georreferenciaron con GPS (Garmin 60CSx) y se agruparon al calcular el rango de hogar a través del método del polígono mínimo convexo (MCP) utilizando el programa ArcGis 9.2 (Anexo N° 03). El

comportamiento de las especies se describió y registró a través de códigos previamente descritos (Cuadro N° 01). Los individuos fueron observados en lo posible durante cinco minutos a una distancia aproximada de diez metros. La descripción del comportamiento se hizo en un grabador digital portátil (Olympus 6200 Pc) que luego se transcribió.

Cuadro N° 01. Códigos que describen el comportamiento de las especies.

Códigos que describen el comportamiento de las especies	
CO: se alimenta	GOL: picotea sobre un substrato
MI: mira en frente del árbol utilizado	MIF: mira fuera del árbol utilizado
QUIE: permanece inmóvil	

3.4.1 Composición cualitativa de bandadas mixtas

Se registró por observación directa las especies que integraban bandadas durante cada media hora. Se identificó a las especies por caracteres morfológicos, comportamiento y vocalizaciones (Schulemberg et al. 2010).

3.4.2 Frecuencia de picotazos

Se contabilizó por observación directa el número de veces que los individuos dieron picotazos sobre un substrato.

3.4.3 Frecuencia de alimentación

Se contabilizó por observación directa el número de veces que los individuos consumieron una presa previamente obtenido.

3.4.4 Tasa de búsqueda de alimento

Se contabilizó por observación directa el número de veces que los individuos realizaron movimientos con la cabeza para mirar hacia el árbol que estaban utilizando.

3.4.5 Altura inicial de movimiento por árbol

Se registró por observación directa la altura inicial de movimiento de los individuos durante su permanencia en los árboles.

3.4.6 Distancia cubierta por árbol

Se registró por observación directa la altura inicial y final de movimiento de los individuos durante su permanencia en los árboles para luego obtener por diferencia la distancia cubierta.

3.4.7 Frecuencia de Árboles Utilizados

Se contabilizó por observación directa el número de árboles utilizados por los individuos.

3.4.8 Selectividad de Árboles

Se registró por observación directa el tipo de árbol seleccionado por los individuos. Los árboles se clasificaron en tres categorías según mediciones del diámetro a la altura del pecho (DAP) (Martínez, in press) (Cuadro N° 02). Luego se dividieron las manzanas en lotes individuales de hogares que fueron identificados por códigos pintados, se midió el frontis de cada casa y se anotó la dirección de la misma. Se añadieron los centroides geográficos a cada lote y se asignaron códigos de identificación únicos con propósitos de investigación.

Cuadro N° 02. Clasificación de árboles según el DAP.

Categoría de árbol	Diámetro del árbol
Pequeño	0 – 10 cm.
Mediano	11 – 30 cm.
Grande	31 cm. a más.

3.4.9 Tipo de substrato

Se clasificó en diferentes categorías: forrajea en hojas vivas y secas, forrajea en el tronco, forrajea en rama horizontal y vertical, forrajea en liana horizontal y vertical. Se seleccionó forrajea en el tronco.

3.4.10 Tasa de vigilancia

Se contabilizó por observación directa el número de veces que los individuos realizaron movimientos con la cabeza para mirar fuera del árbol que estaban utilizando.

3.4.11 Seguridad en bandadas mixtas

Se procedió a buscar veinticuatro bandadas mixtas separadas como mínimo por 300 m. Solamente se realizó un playback por bandada. El playback consistió en reproducir diferentes llamados de alarma que se habían grabado de la especie *Thamnomanes saturninus*, así mismo, reproducir las grabaciones del ruido del amplificador como controles (Anexo 4). Cuando se encontró una bandada se procedió a ubicar un individuo de *G. spirurus* o *X. elegans* procurando mantener una distancia aproximada de quince metros hacia ellos. Antes de iniciar el playback se encendió el grabador digital portátil (Edirol R09HR), y se seleccionó el llamado de alarma o control a utilizar, así mismo, el grabador estaba conectado a un amplificador (Pignoise 5 Watts), que

se encendió segundos antes de reproducir el estímulo y que se ubicó a 80 cm del suelo. Lo anterior fue controlado por un segundo observador. El sujeto principal observó al individuo con un binocular, a la vez que con un grabador digital portátil registró su comportamiento antes, durante y después de ser reproducido el llamado de alarma o control. Se midió la respuesta de las especies: el tiempo que el individuo se detuvo o escondió después de reproducir el estímulo. El efecto del llamado de alarma y el control se cuantificó en segundos. Se realizaron 12 playbacks por especie (seis alarmas y seis controles) (Foto 4).



Foto N° 04. Procedimiento para realizar el playback

3.4.12 Procesamiento y análisis de datos

Se utilizó Shapiro-Wilks test para conocer la normalidad de los datos. La frecuencia de picotazos y alimentación, la tasa de búsqueda de alimento, la altura inicial y distancia cubierta por árbol, la frecuencia de árboles utilizados, la tasa de vigilancia y el tiempo de reacción al playback se compararon mediante t-test o Mann-Whitney U-test, según

se conoció la distribución de los datos. Se utilizó chi-squared test para determinar la selectividad por un tipo de árbol según la situación social. Las pruebas se realizaron con el programa estadístico BioEstat 5.0. Los resultados se presentan en figuras. También se definieron las siguientes fórmulas:

- El porcentaje de ocurrencia se calculó al promediar el porcentaje de ocurrencia de las especies en cada una de las bandadas mixtas.
- La frecuencia de picotazos se definió como el número de veces que un individuo da picotazos por unidad de tiempo (golpea/minuto).
- La frecuencia de alimentación se definió como el número de veces que un individuo se alimenta por unidad de tiempo (come/minuto).
- La tasa de búsqueda se definió como el número de veces que un individuo mira hacia el árbol por unidad de tiempo (mi/minuto).
- La altura inicial de movimiento se definió como el punto donde se observó por primera vez a un individuo.
- La distancia cubierta se definió como la diferencia entre la altura final e inicial de movimiento de los individuos en los árboles.
- La frecuencia de árboles se definió como el número de árboles utilizados por un individuo por unidad de tiempo (árboles/minuto).

- El tipo de árbol se estableció en pequeños, medianos y grandes según el diámetro a la altura del pecho (DAP).
- La tasa de vigilancia se definió como el número de veces que un individuo mira fuera del árbol por unidad de tiempo (mif/minuto).
- La reacción de un individuo se definió como el tiempo que permaneció inmóvil después de ser reproducido el estímulo (alarmas y controles).

IV. RESULTADOS

4.1 Efecto de las bandadas mixtas

4.1.1. Composición cualitativa de bandadas mixtas

Las bandadas mixtas de sotobosque de bosques de tierra firme de la EBMS estaban conformadas por cerca de 7 a 14 especies. Se encontró que *Thamnomanes saturninus* (THSN), *Myrmotherula axillaris* (MYAX), y *Epinecrophylla haematonota* (EPHA) tienen elevados porcentajes de ocurrencia respecto a otros integrantes de la bandada (93,19%, 83,64%, 77,22%, respectivamente). *M. longipennis* (MYLO) tiene una relativa elevada ocurrencia (54,54%). Así mismo, *M. menetriesii* (MYME), *G. spirurus* (GLSP) y *X. elegans* (XIEL) tienen una menor ocurrencia respecto a los anteriores (33,65%, 34,95% y 36,65%, respectivamente). *X. guttatus* (XIGU) tiene una ocurrencia muy baja (4,9%) (Figura 1). Otras especies con menor porcentaje de ocurrencia se pueden ver en los anexos (Anexo N° 05).

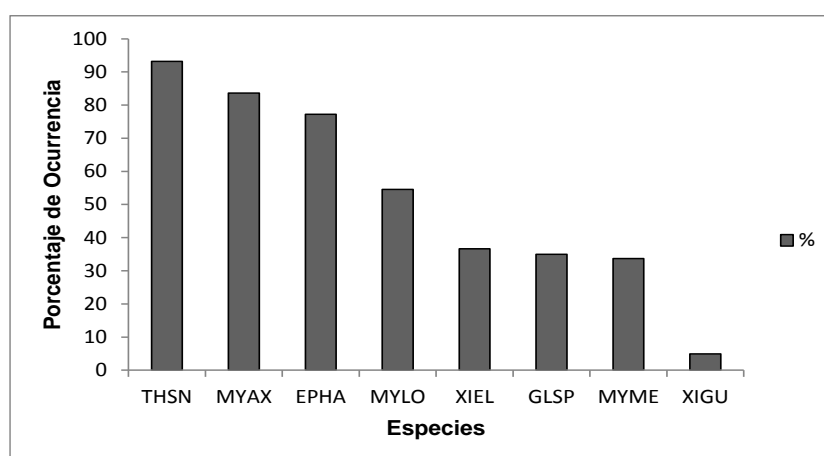


Figura N° 01. Porcentaje de ocurrencia de las especies

4.1.2. Frecuencia de picotazos

La frecuencia de picotazos no fue diferente al comparar *G. spirurus* cuando estaba dentro (MD=10,41, SD=6,6117, SE=1,1688) y fuera de bandadas mixtas (MD=8,69, SD=12,8196, SE=2,3405). Fue mayor en *X. elegans* cuando estaba dentro de bandadas (MD=6,48, SD=4,0456, SE=0,7934) que fuera de ellas (MD=2,92, SD=1,5824, SE=0,5004). Sin embargo, fue mayor en *X. guttatus* cuando estaba fuera de bandadas ($X=10,9217$, SD=2,9813, SE=1,4907) que dentro de ellas ($X=5,0961$, SD=2,8723, SE=0,8660). No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* ($U=462$, $p=0,7998$), cuando estaba dentro y fuera de bandadas mixtas. Sin embargo, fue significativamente mayor en *X. elegans* ($U=35$, $p=0,0008$) y *X. guttatus* ($t=-3,4431$, $df=13$, $p=0,0043$). *X. elegans* dio dos veces más picotazos dentro de bandadas mixtas, mientras que, *X. guttatus* dio dos veces más picotazos fuera de ellas (Figura N° 02).

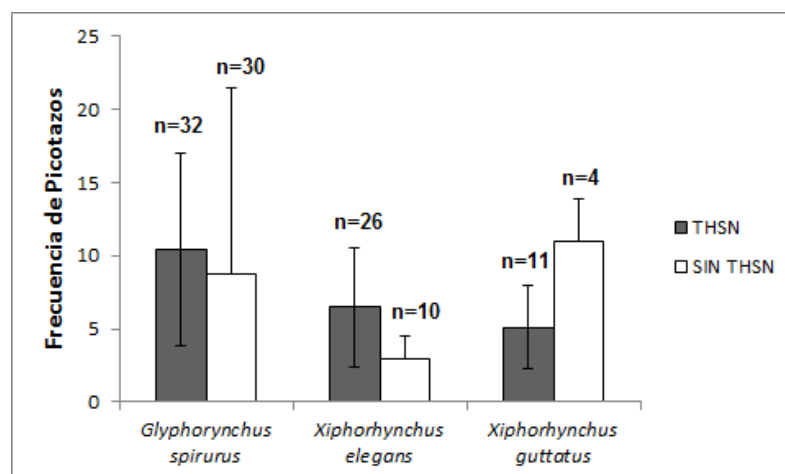


Figura N° 02. Frecuencia de picotazos

4.1.3. Frecuencia de alimentación

La frecuencia de alimentación no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((MD=2,07, SD=5,6872, SE=1,0561), (MD=1,83, SD=5,1309, SE=1,0699), (X=3,2861, SD=2,9488, SE=1,2039)) y fuera de bandadas mixtas ((MD=2,79, SD=3,5004, SE=0,7463), (MD=0,58, SD=2,4552, SE=1,0980), (X=1,7890, SD=1,0688, SE=0,5344)), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* (U=243, p=0,1483), *X. elegans* (U=27, p=0,0673) y *X. guttatus* (t=0,9578, df=8, p=0,3662), cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 03).

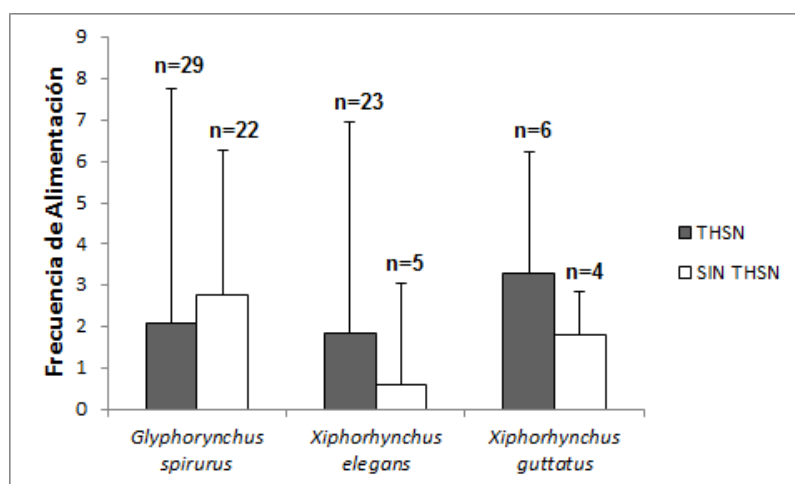


Figura N° 03. Frecuencia de alimentación

4.1.4. Tasa de búsqueda de alimento

La tasa de búsqueda de alimento no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((MD=16,25, SD=7,8052, SE=1,3587), (X=24,6953, SD=6,9885, SE=1,3449), (X=27,3451, SD=12,6036, SE=3,6383)) y fuera de bandadas mixtas ((MD=18,68, SD=9,8682, SE=1,8017), (X=26,3736, SD=11,3698,

SE=3,4281), ($X=27,1414$, $SD=3,9776$, $SE=1,9888$), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* ($U=417$, $p=0,2831$), *X. elegans* ($t=-0,5561$, $df=36$, $p=0,5816$) y *X. guttatus* ($t=0,0312$, $df=14$, $p=0,9756$) cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 04).

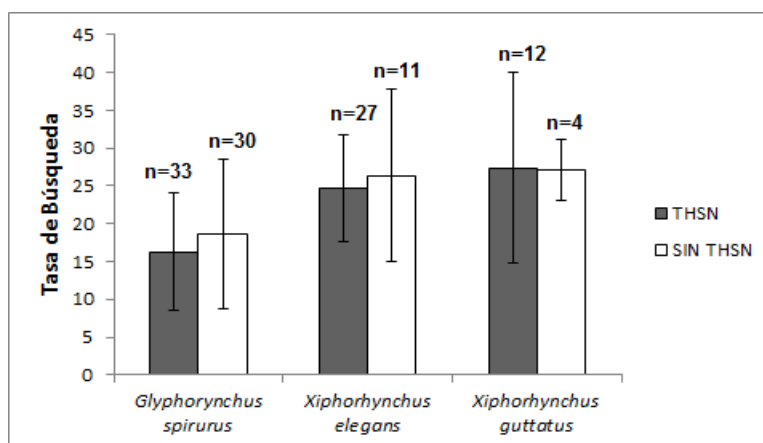


Figura N° 04. Tasa de búsqueda de alimento

4.1.5. Altura inicial de movimiento por árbol

La altura inicial de movimiento por árbol no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro (($MD=4,83$, $SD=1,6012$, $SE=0,2746$), ($MD=4,75$, $SD=2,2826$, $SE=0,4659$), ($X=6,8030$, $SD=4,5253$, $SE=1,3644$)) y fuera de bandadas mixtas (($MD=4,00$, $SD=1,9749$, $SE=0,3547$), ($MD=2,00$, $SD=6,2380$, $SE=2,0793$), ($X=7,3661$, $SD=1,2200$, $SE=0,6100$)), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* ($U=399,50$, $p=0,0940$), *X. elegans* ($U=65$, $p=0,0822$) y *X. guttatus* ($t=-0,2404$, $df=13$, $p=0,8138$) cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 05).

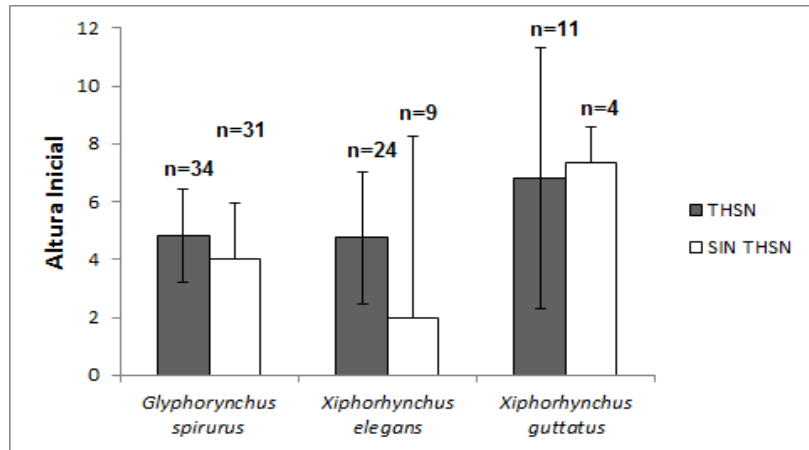


Figura N° 05. Altura inicial de movimiento por árbol

4.1.6. Distancia cubierta por árbol

La distancia cubierta por árbol no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((MD=0,71, SD=0,5296, SE=0,0908), (MD=0,55, SD=0,4013, SE=0,0819), (X=0,6334, SD=0,3427, SE=0,1033)) y fuera de bandadas mixtas ((MD=0,55, SD=0,5462, SE=0,0981), (MD=0,40, SD=0,5910, SE=0,1970), (X=0,6384, SD=0,3216, SE=0,1608)), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* (U=423, p=0,1720), *X. elegans* (U=72, p=0,1456), y *X. guttatus* (t=-0,0251, df=13, p=0,9804) cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 06).

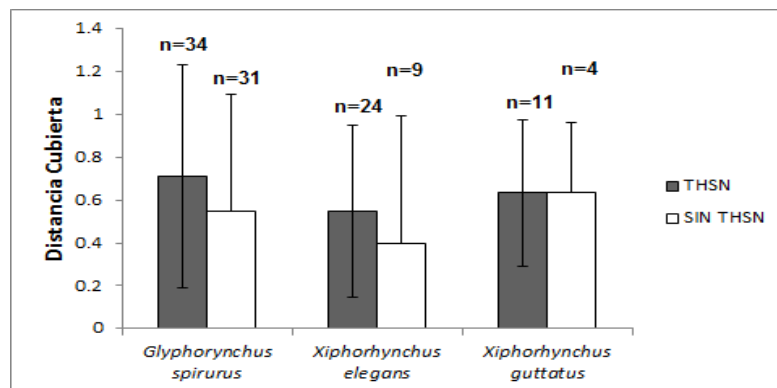


Figura N° 06. Distancia cubierta por árbol

4.1.7. Frecuencia de árboles utilizados

La frecuencia de árboles utilizados no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((MD=1,64, SD=1,2849, SE=0,2204), (X=2,1297, SD=0,9081, SE=0,1816), (X=1,9187, SD=0,9866, SE=0,2975)) y fuera de bandadas mixtas ((MD=1,18, SD=1,3663, SE=0,2454), (X=2,7948, SD=1,8546, SE=0,5865), (X=1,3552, SD=0,6825, SE=0,3413)), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* (U=407, p=0,1150), *X. elegans* (t=-1,0833, df=10,77, p=0,3040) y *X. guttatus* (t=1,0430, df=13, p=0,3159) cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 07).

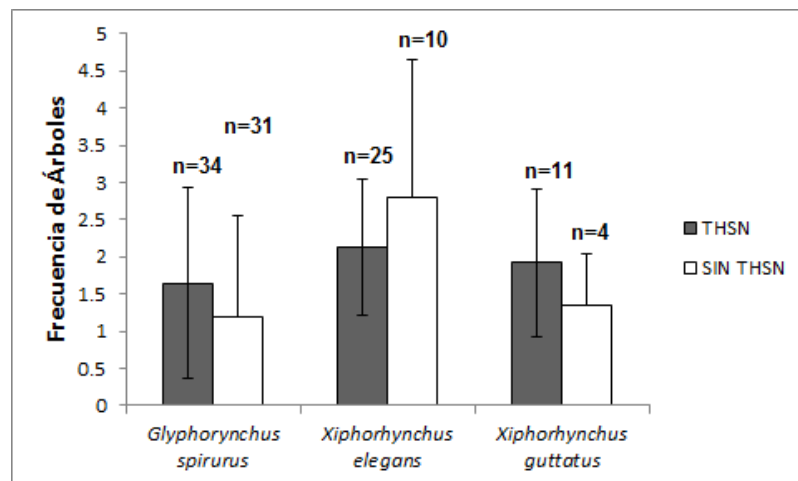


Figura N° 07. Frecuencia de árboles utilizados

4.1.8. Selectividad de árboles

No hubo selectividad de árboles pequeños “P”, medianos “M” o grandes “G” en *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((50,83%, 21,55%, 27,62%), (51,78%, 24,11%, 24,11%), (32,35%,

20,59%, 47,06%)) y fuera de bandadas mixtas ((51,35%, 17,12%, 31,53%), (65%, 15%, 20%), (46,67%, 13,33%, 40%)), respectivamente. El tipo de árbol utilizado fue independiente de la situación social en *G. spirurus* ($X^2=0,768$, $df=2$, $p=0,6810$), *X. elegans* ($X^2=3,998$, $df=2$, $p=0,1354$) y *X. guttatus* ($X^2=4,717$, $df=2$, $p=0,0946$) (Figura N° 08).

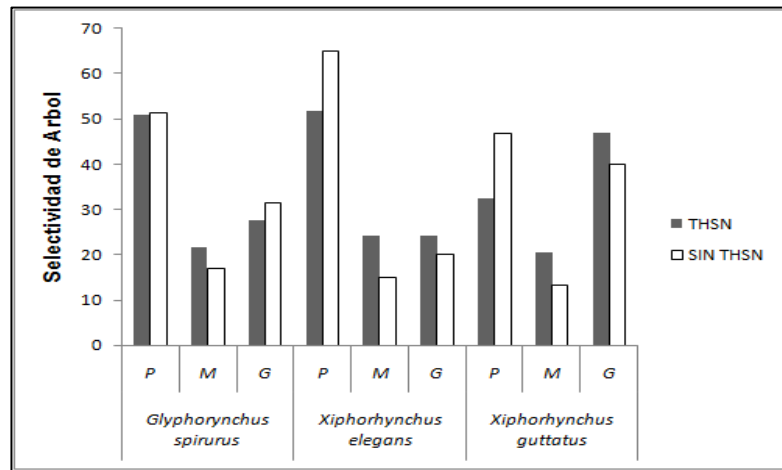


Figura N° 08. Selectividad de árboles

4.1.9. Tasa de vigilancia

La tasa de vigilancia no fue diferente al comparar *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((MD=2,88, SD=3,2845, SE=0,6207), (X=4,0135, SD=2,0029, SE=0,4006), (X=6,5177, SD=3,7450, SE=1,1292)) y fuera de bandadas mixtas ((MD=3,51, SD=3,3291, SE=0,6529), (X=5,1249, SD=2,4159, SE=0,7284), (X=4,0957, SD=1,9461, SE=0,9731)), respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al comparar *G. spirurus* ($U=320$, $p=0,4462$), *X. elegans* ($t=-1,4404$, $df=34$, $p=0,1588$) y *X. guttatus* ($t=1,2147$, $df=13$, $p=0,2460$) cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas, respectivamente (Figura N° 09).

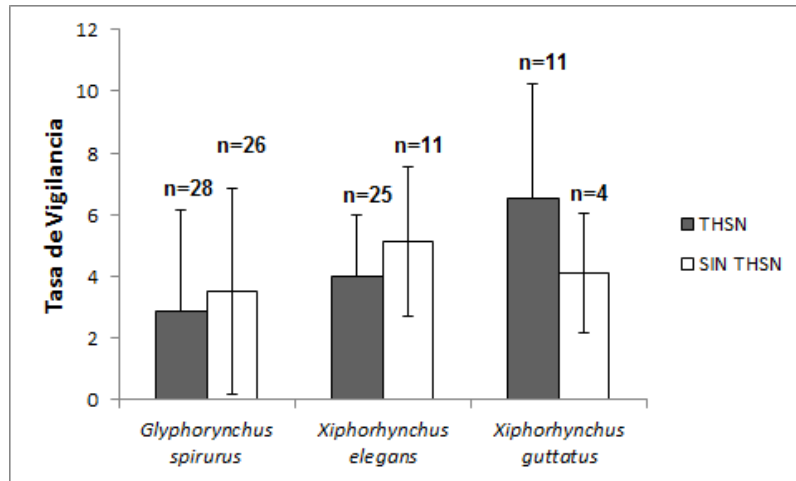


Figura N° 09. Tasa de vigilancia

4.1.10. Seguridad en bandadas mixtas

Los “trepatroncos” de las especies *G. spirurus* ($U=2$, $p=0,0104$) y *X. elegans* ($U=1$, $p=0,0065$) respondieron significativamente más fuerte a los llamados de alarma de *T. saturninus* (($n=6$, $MD=17,5000$), ($n=6$, $MD=6,0000$)) que a los controles (($n=6$, $MD=0,0000$), ($n=6$, $MD=0,5000$)), respectivamente (Figura N° 10a y Figura N° 10b, respectivamente). Estas dos especies se inmovilizaron después de ser reproducidos los llamados de alarma.

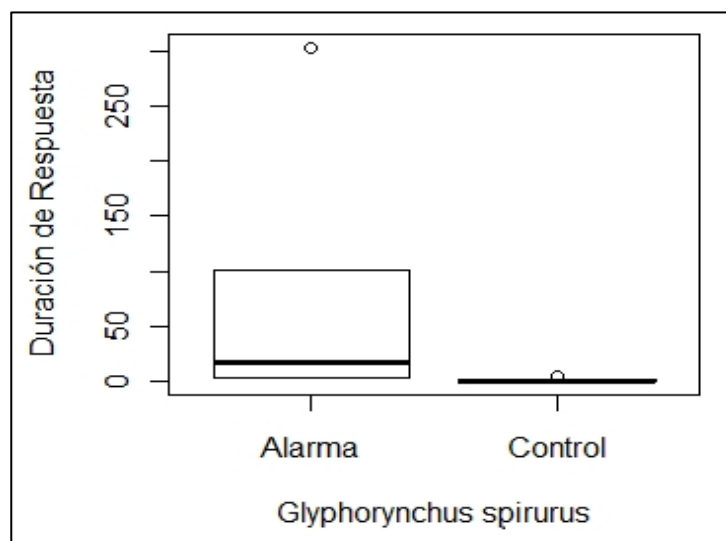


Figura N° 10a. Duración de la respuesta de *G. spirurus*

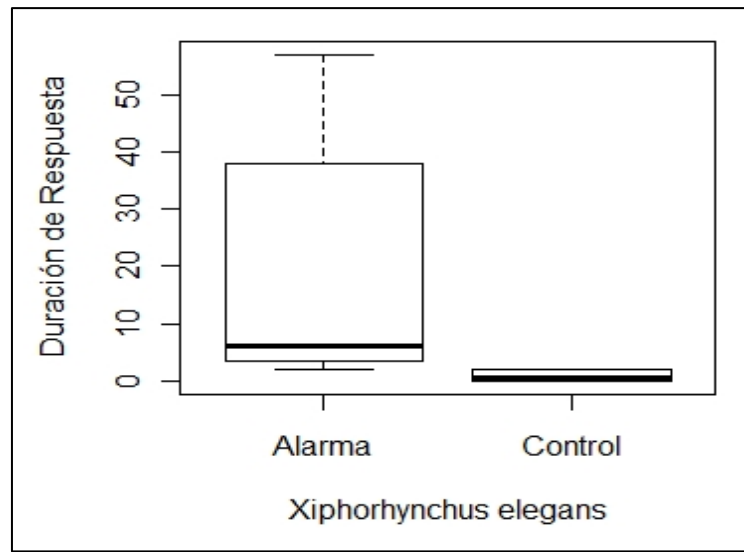


Figura N° 10b. Duración de la respuesta de *X. elegans*

V. DISCUSIÓN

5.1. Composición cualitativa de bandadas mixtas

Se encontró que las especies *Thamnomanes saturninus*, *Myrmotherula axillaris* y *Epinecrophylla haematonota* tienen elevados porcentajes de ocurrencia respecto a los demás integrantes de la bandada (93,19%, 83,64%, 77,22%, respectivamente), lo cual coincide en parte con lo reportado por Munn & Terborgh (1979), y Jullien & Thiollay (1998) quienes encontraron que *Thamnomanes ardesiacus* y *M. axillaris* tienen una elevada ocurrencia en bandadas (100%). Además, se coincide en parte con Martínez (in press), quién reportó un elevado porcentaje de ocurrencia para *T. ardesiacus* (100%), a la vez que una menor ocurrencia de *E. haematonota* y *M. axillaris* (38,45% y 22,51%, respectivamente). Estas especies se describen como especies “nucleares” que permanecen casi todo su tiempo dentro de bandadas mixtas (Munn y Terborgh 1979, Wiley 1980, Jullien y Thiollay 1998), por lo que pueden ser encontrados dentro de ellas la mayor parte del tiempo y durante el resto del año.

En lo que respecta a los “trepatroncos” se encontró que las especies *Glyphorhynchus spirurus* y *Xiphorhynchus elegans* tienen un menor porcentaje de ocurrencia en bandadas respecto a las especies nucleares (34,95% y 36,65%, respectivamente); así mismo, *X. guttatus* tuvo una ocurrencia muy baja (4,9%). Estos resultados difieren con los reportes de Munn & Terborgh (1979) y Martínez (in press) quienes encontraron un elevado y relativamente elevado porcentaje de ocurrencia para *X. elegans* (74,13% y 61,71%, respectivamente), mientras que una menor ocurrencia

de *X. guttatus* (23,57% y 31,87%, respectivamente). Además, se difiere con Jullien & Thiollay (1998), quienes reportaron un elevado porcentaje de ocurrencia para *G. spirurus* (100%). Sin embargo, con los datos que se tienen y mediante estudios previos se puede afirmar que estas tres especies de “trepatroncos” ocurren en mayor o menor frecuencia en bandadas mixtas.

5.2. Frecuencia de picotazos, alimentación y tasa de búsqueda de alimento.

La frecuencia de picotazos (picotazos/min) no fue diferente en *G. spirurus* cuando estaba dentro (10,41) y fuera de bandadas mixtas (8,69). Fue mayor en *X. elegans* cuando estaba dentro de bandadas (6,48) que fuera de ellas (2,92). Sin embargo, también fue mayor en *X. guttatus* cuando estaba fuera de bandadas (10,9217) que dentro de ellas (5,0961). Así mismo, la frecuencia de alimentación (come/min) no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro (2,07, 1,83, 3,2861) y fuera de bandadas mixtas (2,79, 0,58, 1,7890), respectivamente. Estos resultados coinciden con Thiollay (2003) quién no encontró diferencias en la tasa de ataque al comparar *G. spirurus* cuando estaba dentro (0,27) y fuera de bandada mixtas (0,24). También se coincide en parte con Pomara et al., (2003) quienes no encontraron diferencias en la tasa de forrajeo (movimiento, ataque y el esfuerzo de búsqueda) en *Basileuterus culicivorus* y *Mniotilta varia* cuando estaban dentro ((26,1, 37,4), (3,4, 5,2), (9,9, 10,1)) y fuera de bandadas mixtas ((28,3, 34,6), (3,8, 4,1), (9,6, 11,1)), respectivamente. Es posible que la

ausencia de diferencias se debe a que si bien la unión a bandadas mixtas reduce los riesgos de depredación (Morse 1977, Pomara et al. 2003) no necesariamente tiene un efecto positivo en el comportamiento de forrajeo de todos sus integrantes (Pomara et al. 2003), y ello puede deberse a que las bandadas pueden moverse a velocidades inapropiados para las estrategias particulares de forrajeo de sus integrantes (Greenberg 2000). Así mismo, se coincide en parte con Satischandra et al., (2007), Ragusa-Netto (1997), Veena & Lokesha (1993), Sullivan (1984a, b) y Moriarty (1977) quienes encontraron que la tasa y el éxito de forrajeo fue superiores en *Dicrurus paradiseus*, *Furnarius rufus*, *D. adsimilis*, *Picooides pubescens*, *P. pubescens* y *Ramphocelus passerinii* cuando estaban dentro de bandadas mixtas ((0,43 y 58%), (17,9), (2,04 y 25,99%), (1,0a, 1,28b), (6,0)) que fuera de ellas ((0,12 y 33%), (8,4), (0,62 y 2,93%), (0,2a, 0,63b), (1,0)), respectivamente. También se coincide en parte con Hino (1998) quién encontró que la tasa de alimentación fue superior en *Dicrurus forficatus*, *Newtonia brunneicauda*, *Tersiphone mutata*, *Phyllastrephus madagascariensis* y *Coracina cinerea* cuando estaban dentro de bandadas mixtas (0,83, 2,37, 2,60, 1,73, 1,49) que fuera de ellas (0,46, 1,09, 2,09, 0,92, 0,81), respectivamente.

La frecuencia de picotazos fue mayor en *X. elegans* y *X. guttatus*. Sin embargo, en ambas especies y en *G. spirurus* no hubieron diferencias en la frecuencia de alimentación según la situación social. Tampoco se encontró diferencias en la tasa de búsqueda de alimento en estas tres especies según la situación social. Los resultados sobre frecuencia de

picotazos sugieren que *X. elegans* probablemente obtiene más alimento dentro de bandadas por lo que sería consistente con la hipótesis sobre incremento de la eficiencia alimentaria dentro de bandadas mixtas (Morse 1977). Así mismo, *X. guttatus* probablemente obtiene más alimento fuera de bandadas debido a que generalmente forrajea solo y se une de forma ocasional a bandadas mixtas (Munn & Terborgh 1979). Las bandadas mixtas podrían disminuir la competencia debido a que diferentes especies forrajean en sitios diferentes (Greenberg 2000); sin embargo, se observó una fuerte hostilidad de *X. guttatus* hacia *X. elegans* cuando estaban dentro de bandadas.

5.3. Altura inicial de movimiento, distancia cubierta por árbol, frecuencia de árboles utilizados y selectividad de árboles

Se encontró que la altura inicial de movimiento y la distancia cubierta por árbol no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro ((4,83m y 0,71m), (4,75m y 0,55m), (6,8030m y 0,6634m)) y fuera de bandadas mixtas ((4,00m y 0,55m), (2,00m y 0,40m), (7,3661m y 0,6384m)), respectivamente. Estos resultados difieren con Moriarty (1977), quién encontró que *Ramphocelus passerinii* forrajeo a mayor altura cuando estaba dentro de bandadas mixtas (21m) que fuera de ellas (7m). Así mismo, se difiere con Hino (1998) quién encontró que la altura de forrajeo fue diferente en *Dicrurus forficatus*, *Cyanolanius madagascariensis*, *Coracina cinerea*, *Newtonia brunneicauda* y *Phyllastrephus madagascariensis* cuando estaban dentro (3–6 m, 3–6 m,

6–10 m, 3–6 m, 1–3 m) y fuera de bandadas mixtas (6–10 m, 6–10 m, 3–6 m, 6–10 m, 3–6 m), respectivamente.

Respecto a la frecuencia (árboles/min) y selectividad de árboles se encontró que la frecuencia de árboles utilizados no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro (1,64, 2,1297, 1,9187) y fuera de bandadas mixtas (1,18, 2,7948, 1,3552), respectivamente. Además, no hubo selectividad por un tipo de árbol según la situación social. Estos resultados difieren en parte con Hino (1998) quien encontró que *Dicrurus forficatus* y *Tersiphone mutata* usaron mayormente las hojas como sitios de forrajeo cuando estaban dentro de bandadas mixtas (45,1%, 49,0%) que fuera de ellas (24,0%, 40,0%), respectivamente. Así mismo, encontró que *Coracina cinerea* y *Phyllastrephus madagascariensis* usaron mayormente los arbustos cuando estaban dentro de bandadas (9,2%, 10,1%) que fuera de ellas (0,0%, 4,4%), respectivamente.

Respecto a Hino (1998) se podría afirmar que algunas especies realizan cambios y aprovechan más sitios para forrajear cuando están dentro de bandadas mixtas. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que estas especies no tienen selectividad por un tipo de árbol y que simplemente utilizan los árboles al azar sin importar la cantidad y el tipo de árbol visitado, la altura y el tiempo invertido para desplazarse y cubrir ciertas distancias en los árboles utilizados para buscar sus alimentos.

5.4 Tasa de vigilancia y seguridad en bandadas mixtas

Se encontró que la tasa de vigilancia (mif/min) no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans* y *X. guttatus* cuando estaban dentro (2,88, 4,0135, 6,5177) y fuera de bandadas mixtas (3,51, 5,1249, 4,0957), respectivamente. Estos resultados difieren con Thiollay (1993) quién encontró que *G. spirurus* vigiló más cuando estaba fuera de bandadas mixtas (58,61%) que de dentro de ellas (33,24%). Se difiere con Sullivan (1984a) quién encontró que *Picoides pubescens* vigiló menos cuando forrajeaba solo pero con llamados de contacto de otros miembros de la bandada (7,1) que cuando estaba solo pero sin ninguna grabación (18,2) o con grabaciones control (18,1). También se difiere con Sullivan (1984b) quién encontró una elevada tasa de vigilancia en *P. pubescens* cuando estaba solitario (20,2), que cuando estaba con uno o dos miembros de la bandada (12,8) o con una bandada mixta de tres o más individuos (6,1). *P. pubescens* utilizó los llamados de contactos de otros miembros de la bandada para evaluar la presencia de los mismos (Sullivan 1984a). Estos resultados son consistentes con la hipótesis de que las bandadas mixtas reducen los riesgos de depredación (Morse 1977), por lo que sus integrantes son capaces de reducir su tasa de vigilancia e incrementar su tasa de alimentación (Greenberg 2000, Sridhar et al. 2009).

Respecto a seguridad en bandadas mixtas se comprobó que *G. spirurus* y *X. elegans* respondieron fuertemente a los llamados de alarma de *Thamnomanes saturninus*, por lo tanto esto sugiere que ambas especies aprovechan el sistema de alarmas contra depredadores de las bandadas

mixtas. Estas especies permanecían inmóviles en el tronco de los árboles después de ser emitido el estímulo (alarma), pero luego volvían a su actividad normal o se alejaban del lugar. Sólo en una oportunidad se observó que un individuo de *X. elegans* voló rápidamente hacia otro árbol y permaneció inmóvil en él. Además, en otras oportunidades se observó que cuando *T. saturninus* o *T. schistogynus* emitían un llamado de alarma casi todas las especies respondían fuertemente a ese estímulo, volando rápidamente hacia abajo entre la vegetación, a la vez que otros permanecían inmóviles en sus lugares o no se vieron afectados del todo (obser. pers.). Estas observaciones coinciden con las reacciones observadas por Sullivan (1985) para *Parus atricapillus* y *Parus major*.

Las fuertes reacciones a los llamados de alarma coinciden con los resultados de Magrath et al. (2007) quienes encontraron que las especies *Sericornis frontalis* y *Malurus cyaneus* respondieron mutuamente a sus propios llamados de alarma y al de la otra especie, huyendo y cubriéndose después de ser emitidos los estímulos (alarmas). También se coincide con Goodale & Kotagama (2008) quienes encontraron que las especies *Turdoides rufescens* y *Garrulax cinereifrons* respondieron mejor a las alarmas de *Dicrurus paradiseus* que a los de *T. rufescens*. Encontraron que *T. rufescens* y *G. cinereifrons* mostraron mayormente un comportamiento de escape después de ser reproducidos los llamados de alarma de *D. paradiseus*. La variación en la respuesta también podría deberse a factores biológicos. *T. rufescens* y *G. cinereifrons* son recogedores que constantemente forrajean en grupos de hojas, por lo que

tienen visibilidad muy limitada. En ocasiones que se reprodujeron llamados de alarma de *Thamnomanes saturninus* se observó que *Myrmotherula axillaris* (forrajeador entre hojas vivas) y *Epinecrophylla haematonota* (forrajeador entre hojas secas) volaban rápidamente hacia abajo entre la vegetación o permanecían inmóviles en sus lugares durante cierto tiempo (obser. pers.). Se coincide con Sullivan (1984a, 1985) quien encontró que una especie de “carpintero” *Picoides pubescens* respondió a los llamados de alarma de *Parus atricapillus* y *P. major* inmovilizándose por cerca de diez segundos, para después inmediatamente exhibir un alto nivel de vigilancia y además de cesar el forrajeo por varios minutos. Además, Sullivan (1985) comprobó que *P. atricapillus* y *P. major* respondieron a sus propias alarmas y al de la otra especie, tirándose rápidamente dentro de los arbustos y permaneciendo quietos durante varios segundos o minutos.

Los resultados también coinciden con Munn (1986) quién encontró que las especies que integraban bandadas mixtas de sotobosque respondieron fuertemente a los llamados de alarma de *Thamnomanes schistogynus*, inmovilizándose en sus lugares la mayoría de las veces. Las aves que meten la cabeza dentro de las hojas, o debajo de sus alas, dándose un baño, o en otras posiciones vulnerables, típicamente muestran la mayoría de respuestas dramáticas de escape saltando para cubrirse cuando cualquier llamado de alarma fue dado. La potencial penalidad por ignorar un llamado de alarma podría ser la muerte, así que no sorprendería que las aves en bandadas tomen todos los llamados de

alarma seriamente, sean verdaderos o falsos (Munn 1986). En una oportunidad se observó que un gavilán (*Accipiter sp.*) se acercó muy rápido hacia una bandada mixta y a los segundos fue observado sobre una rama alimentándose de un hormiguero (*Microrhophias quixensis*), y después de unos pocos minutos del ataque se escuchó el llamado de alarma de *Thamnomanes schystoginus* y los demás integrantes respondieron inmediatamente al mismo (obser. pers.). Estos experimentos proveen evidencia de que las aves en bandadas mixtas utilizan la información codificada en las alarmas de otras especies (Sullivan 1984, Goodale y Kotagama 2008). La información codificada podría estar asociada principalmente con la presencia de depredadores.

VI. CONCLUSIONES

Las bandadas mixtas de sotobosque de bosques de tierra firme de la EBMS están conformadas por cerca de 7 a 14 especies.

La frecuencia de picotazos no fue diferente en *G. spirurus* cuando estaba dentro y fuera de bandadas mixtas. Sin embargo, *X. elegans* dio dos veces más picotazos dentro de bandadas mixtas, mientras que *X. guttatus* dio dos veces más picotazos fuera de ellas.

La frecuencia de alimentación no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

La tasa de búsqueda de alimento no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

La altura inicial de movimiento por árbol no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

La distancia cubierta por árbol no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

La frecuencia de árboles utilizados no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

No hubo selectividad por árboles pequeño, medianos o grandes en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

La tasa de vigilancia no fue diferente en *G. spirurus*, *X. elegans*, y *X. guttatus* cuando estaban dentro y fuera de bandadas mixtas.

Las bandadas mixtas de sotobosque proporcionaron seguridad a *G. spirurus*, *X. elegans*.

VII. RECOMENDACIONES

Continuar el estudio de bandadas mixtas en diferentes lugares de la Amazonia Peruana.

Realizar observaciones sobre la composición de bandadas mixtas de otras especies y compararlos con el presente trabajo.

Realizar observaciones del comportamiento de forrajeo de otras especies para comprobar si obtienen beneficios por su participación en bandadas mixtas.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Del Claro, K., F. Prezoto, J. Sabino. 2008. As Distintas Faces do Comportamento animal. Segunda Edición. Editora UNIDERP. 424pp.
- Greenberg, R. 2000. Birds of Many Feathers: The Formation and Structure of Mixed-Species Flocks of Forest Birds. En: S. Boinski, P. A. Garber (Eds.). On the move: how and why animals travel in groups. Primera Edición, University Of Chicago Press. Chicago - Londres. 811pp.
- Goodale, E., S.W. Kotagama. 2008. Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology* 19: 887 – 894.
- Hino, T. 1998. Mutualistic and commensal organization of avian mixed-species foraging flocks in a forest of western Madagascar. *Journal Avian Biology* 29: 17 - 24.
- Hutto, R. 1987. A Description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *The Condor* 89: 282 - 292.
- Jullien, M., J.M. Thiollay. 1998. Multi-Species Territoriality and Dynamic of Neotropical Forest Understory Bird Flocks. *Journal of Animal Ecology* 67:227-252.

- Kramer, D.L. 2001. Foraging Behavior. En: C.H. Fox, D.A. Roff & D.J Fairbairn (Eds.). Evolutionary Ecology, Concepts and Case Studies. Primera edición, Oxford University Press. 424 pp.
- Magrath, R.D., B.J. Pitcher & J.L. Gardner. 2007. A mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. Behavioral Ecology 18: 944 – 951.
- Maier, R. 2001. Comportamiento Animal. McGraw-Hill/Interamericana de España, S.A. 608 pp.
- Medina, N. 2004. Ecología de Bromelias Epífitas de la Estación Biológica Madre Selva-río Orosa, Loreto-Perú. Práctica Pre-Profesional II. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana.
- Moriarty, D.J. 1977. Flocking and Foraging in the Scarlet-Rumped Tanager. The Wilson Bulletin 89: 151 – 153.
- Morse, D.H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. Bioscience. 27: 332 – 339.
- Moynihan, M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. Smithsonian Misc. 143: 1 - 140.
- Munn, C. A. 1986. Birds That Cry Wolf. Nature 319: 143 – 145.

- Munn, C.A. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: Species composition and population density. *Ornithological Monographs* 36: 683 - 712.
- Munn, C., J. Terborgh. 1979. Multi-Species Territoriality in Neotropical Foraging Flocks. *The Condor* 81: 338 - 347.
- Pomara, L.Y., R.J. Cooper and L.J. Petit. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four Neotropical Warblers in Panamanian shade coffee fields and forest. *The Auk*: 120 (4): 1000 – 1012.
- Project Amazonas. 2010. Project Amazonas homepage <projectamazonas.org> Accessed 29 April 2010.
- Pulliam, H. R. 1973. On the Advantages of Flocking. *Journal Theoretical Biology* 38: 419 - 422.
- Ragusa-Netto, J. 1997. Evidence for the possible advantage of heterospecific social foraging in *Furnarius rufus* (Passeriformes: Furnariidae). *Ararajuba* 5(2): 233 – 235.
- Ridgely, R., G. Tudor. 2009. *Field Guide of the Songbirds of South America*. Primera edición. University of Texas Press. 750 pp.
- Satischandra, S.K., E.P. Kudavidanage, S.W. Kotagama & E. Goodale. 2007. The benefits of joining mixed-species flocks for Greater Racket-tailed Drongos *Dicrurus paradiseus*. *Forktail* 23: 145 - 148.

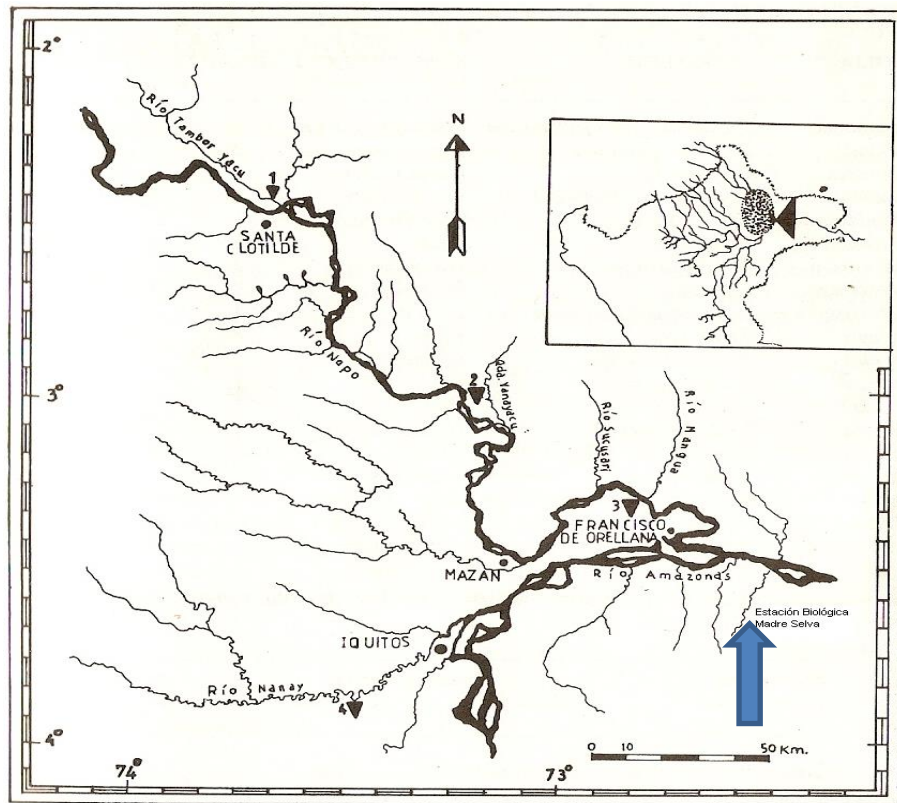
- Schulenberg, T., D.F. Stotz, D.F. Lane, J.P. O'Neil and T.A. Parker III. 2010. *Aves de Perú. Segunda edición.* Princeton University Press. 660 pp.
- Sridhar, H., G. Beauchamp and K. Shanker. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal behavior* 78: 337 – 347.
- Sullivan, K.A. 1985. Selective alarm calling by Downy Woodpeckers in Mixed-species Flocks. *The Auk* 102: 184 – 187.
- Sullivan, K.A. 1984, a. Information Exploitation by Downy Woodpeckers in Mixed-Species Flocks. *Behavior* 91: 294 – 311.
- Sullivan, K.A. 1984, b. The advantages of social foraging in Downy Woodpeckers. *Animal Behavior* 32: 16 – 22.
- Thiollay, J. M. 2003. Comparative foraging behavior between solitary and flocking insectivores in a Neotropical forest: Does vulnerability matter? *Neotropical Ornithological* 14: 47 – 65.
- Veena, T., R. Loksha. 1993. Association of drongos with myna flocks: are drongos benefitted? *Journal of Biosciences* 18: 111 - 119.

Walther, B. 2002. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds. *Journal für Ornithology* 143: 64 - 81.

Wiley, R.H. 1980. Multispecies antbird societies in lowland forests of Surinam and Ecuador: stable membership and foraging differences. *Journal of Zoology, London*. 191: 127 – 145.

IX. ANEXOS

Anexo 01. Ubicación del área de estudio

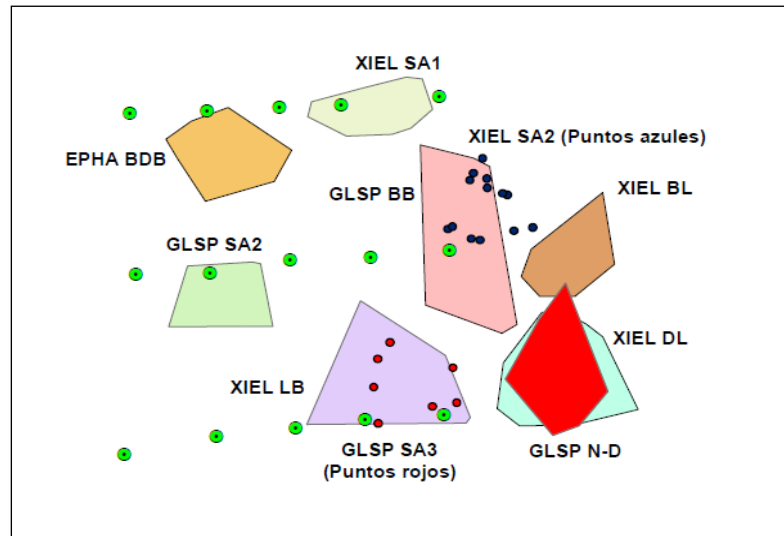


Área de estudio. La EBMS se señala con la flecha celeste

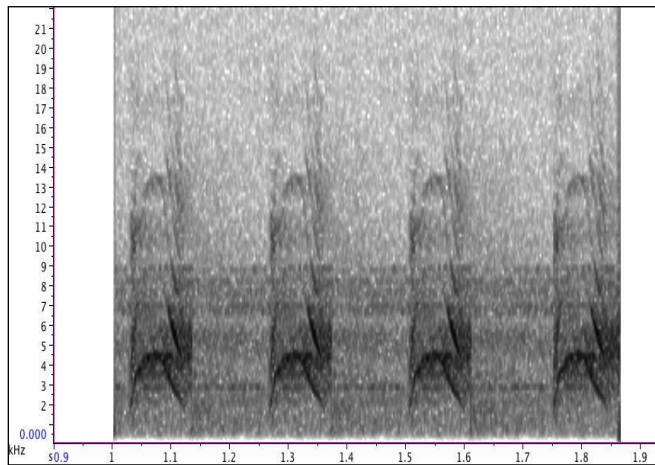
Anexo 02. Ejemplo de estratificación del bosque primario de la EBMS



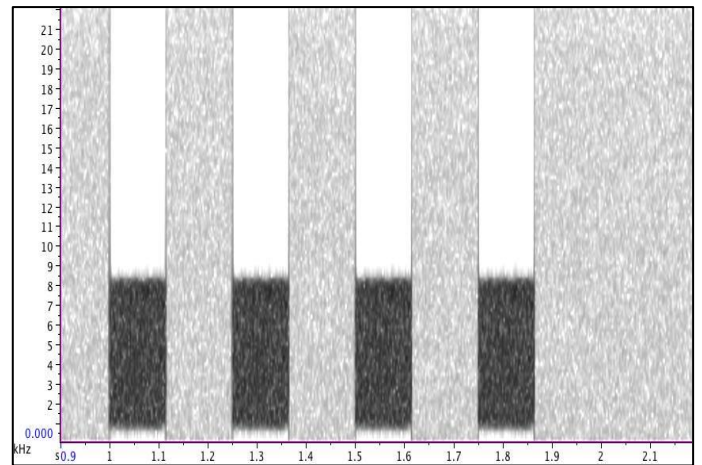
Anexo 03. Ejemplo del rango de hogar de las especies de "Trepatroncos"



Anexo 04. Espectrogramas de un llamado de alarma y control



Llamado de alarma de *T. saturninus*



Control (ruido de amplificador)

Anexo 05. Composición cualitativa de bandadas mixtas

Familia	% de Ocurrencia por especie	Código por especie
THAMNOPHILIDAE		
<i>Thamnomanes saturninus</i>	93.19	THSN
<i>Myrmotherula axillaris</i>	83.64	MYAX
<i>Epinecrophylla haematonota</i>	77.22	EPHA
<i>Myrmotherula longipennis</i>	54.54	MYLO
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	33.65	MYME
<i>Pygiptila stellaris</i>	18.24	PYST
DENDROCOLAPTIDAE		
<i>Xiphorhynchus elegans</i>	36.65	XIEL
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	34.95	GLSP
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	4.9	XIGU
FURNARIIDAE		
<i>Xenops minutus</i>	25.75	XEMI
<i>Automolus infuscatus</i>	20.19	AUIN
TYRANNIDAE		
<i>Myiobius barbatus</i>	17.73	MYBA
THRAUPIDAE		
<i>Lanio versicolor</i>	10.93	LAVE
FRINGILLIDAE		
<i>Euphonia xanthogaster</i>	15.56	EUXA