VOLUMEN XXXIII NÚMEROS 1 y 2 - OCTUBRE 2012
ISSN 0034-9313



REVISTA ECUATORIANA DE MEDICINA Y CIENCIAS BIOLÓGICAS

ISSN 0034-9313

Revista
Ecuatoriana de

MEDICINA Y CIENCIAS BIOLÓGICAS

VOLUMEN XXXIII
NÚMEROS 1 y 2
OCTUBRE / 2012

Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas
Volumen XXXIII Números 1 y 2 - Octubre 2012
ISSN 0034-9313

Impresión:
Centro de Publicaciones
Pontificia Universidad Católica del Ecuador
Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, Quito, Ecuador
Imprenta: PPL Impresiones, Quito

Casa de la Cultura Ecuatoriana Benjamín Carrión
Sección de Ciencias Naturales, Biológicas y Ciencias Exactas
Dirección de Publicaciones,
Av. Seis de Diciembre N16-224 y Patria, Quito, Ecuador
Diagramación: César E. Salazar O.
Diseño portada: Óscar Champutiz





REVISTA ECUATORIANA DE MEDICINA Y CIENCIAS BIOLÓGICAS

Casa de la Cultura Ecuatoriana Benjamín Carrión
Presidente: Sr. Raúl Pérez Torres

Sociedad Ecuatoriana de Ciencias Biológicas, Núcleo de Pichincha
Presidente: Dr. Jaime Costales Cordero

Pontificia Universidad Católica del Ecuador
Rector: Dr. Manuel Corrales Pascual, S.J.

EDITORES:
Dr. Carlos A. Soria Proaño[1] (Ciencias Naturales)
[1]Pontificia Universidad Católica del Ecuador
Dr. Sergio Barba [1,2,3] (Medicina)
[1]Sociedad Ecuatoriana de Alergología, Inmunología y Ciencias Afines; [2]Universidad Central del Ecuador; [3]Centro médico AXXIS, Quito

Composición, estructura, densidad y aspectos socio-ecológicos de bandadas mixtas de aves de sotobosque y dosel en una parcela de 100 ha, Parque Nacional Yasuní, Amazonia Ecuatoriana

Tjitte de Vries, Galo Buitrón, Marcelo Tobar, Paolo Piedrahita, Andrés Iglesias, Andrés Serrano, María José Erazo, Isabel Ojeda, Luis Baquero y Pablo Sánchez
Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
Email: tdevries@puce.edu.ec

Recibido:23, 05, 2012; aceptado: 18, 10, 2012

RESUMEN.- Durante los años 2001-2011 en el Parque Nacional Yasuní, en la Amazonía Ecuatoriana, varios investigadores observaron las bandadas mixtas de aves del sotobosque y dosel en una parcela total de 100 ha dividida en cuadrantes de 100 m x 100 m, lo que permitió localizar y establecer la posición de cada bandada. Cada investigador tuvo un 'plot' de 25 ha de cuyo análisis total de las 100 ha se encontraron 15 bandadas mixtas de aves de sotobosque con 143 especies y 4 bandadas mixtas de aves de dosel con 94 especies. Como líderes en las bandadas del sotobosque comandan *Thamnomanes caesius* (Batará Cinéreo, Thamnophilidae) y *T. ardesiacus,* (Batará Golioscuro, Thamnophilidae), mientras *Lanio fulvus* (Tangara Fulva, Thraupidae) y *Myiopagis caniceps* (Elenita Gris, Tyrannidae) lo hacen en las bandadas del dosel. De toda esta investigación se obtuvieron datos en los que se detalla la participación de especies nucleares, frecuentes, ocasionales y accidentales de esas bandadas mixtas. Cinco familias de las aves participantes de bandadas mixtas de sotobosque son las más importantes: Thamnophilidae con 26 especies, Furnariidae, Thraupidae, Tyrannidae, todas ellas con 11 especies cada uno; y Dendrocolaptidae con 10 especies. Entre las familias con mayor diversidad de especies de bandadas mixtas del dosel, se destacaron: Thraupidae con 23 especies, Tyrannidae con 18 especies; y, Picidae con 11 especies; ellas forman el 53 % de la diversidad de las especies que participaron en estas bandadas.

PALABRAS CLAVE: Amazonia, Aves, Bandadas Mixtas, Cien Hectáreas, Ecología.

ABSTRACT.- During a period of ten years (2001- 2011) in Yasuni National Park, in ecuadorian Amazon, several scientists observed flocks of mixed species of birds in understory and canopy a plot of 100 ha divided in quadrats of 100 x 100 m in order to locate and establish the position of each flock. Each scientist worked in a plot of 25 ha which resulted in the analysis of a total of 100 ha with 15 understorey flocks with 143 species and 4 canopy flocks with 94 species. Two species act as leaders, *Thamnomanes caesius* (Cinereous Antshrike, Thamnophilidae), as principal, and *T. ardesiacus* (Dusky-throated Antshrike, Thamnophilidae) as sub-líder in understorey flocks, whereas in canopy flocks *Lanio fulvus* (Fulvous Shrike-Tanager, Thraupidae) and *Myiopagis caniceps* (Gray Elaenia, Tyrannidae) lead the group. Details are presented on the occurrence as nuclear, frequent, occasional and accidental species. Five families of the birds participating in under-storey flocks are the most important: Thamnophilidae with 26 species, Furnariidae, Thraupidae, Tyrannidae, each with 11 species; and Dendrocolaptidae with 10 species. The families with the greatest diversity of species of canopy flocks are: Thraupidae

with 23 species, Tyrannidae with 18 species; and, Picidae with 11 species; they form 53 % of the diversity of the species participating in these flocks.

KEYWORDS: Amazonia, Birds, Ecology, Hundred Hectares, Mixed Species Flocks.

INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas de aves de la Amazonia permanecen juntas todo el año y presentan una compleja estructura social (Munn, 1985; Powell, 1979). En el conjunto de la bandada, de acuerdo a Munn, 1985 se pueden distinguir cuatro tipos de especies participantes: nucleares, facultativas, seguidoras y ocasionales. En nuestra investigación y, partiendo de esa clasificación, utilizaremos los siguientes términos: nucleares, frecuentes, ocasionales y accidentales. Los miembros nucleares de las bandadas de sotobosque permanecen generalmente toda su vida con la misma bandada mientras las especies facultativas y seguidoras participan solo temporalmente y pueden moverse frecuentemente fuera de la asociación (Munn, 1985). En el Parque Nacional Manú (Perú), Munn y Terborgh, 1979 llevaron a cabo los primeros estudios sobre bandadas mixtas amazónicas; Terborgh *et al.*, 1990 estudiaron un área de 100 ha en la reserva y obtuvieron datos sobre la abundancia y composición de la comunidad de la avifauna en un área determinada del bosque tropical húmedo en la Amazonia.

Para el Ecuador, los primeros estudios sobre bandadas mixtas fueron los de Wiley, 1980; y a continuación, uno mucho más extenso desarrollado por English, 1998 quien fue el primero en Ecuador en analizar un área de 100 ha con un estudio entre 1994-1995 en el Parque Nacional Yasuní (PNY). No obstante, comparaciones sobre la composición de especies de aves capturadas en redes de neblina en diferentes localidades del PNY, demostraron una variación notable entre diferentes hábitats: tierra firme, bosque temporalmente inundado, pantano y bosque de borde (Jaramillo y de Vries, 2002; de Vries, 2001).Por esta razón, se inició un proyecto de 10 años (2001-2011) en una parcela de 100 ha ubicada en el km 9 cerca de la Estación Científica Yasuní (ECY) de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), en la que participaron 11 tesistas de la carrera de Ciencias Biológicas de la PUCE con la dirección del Dr. Tjitte de Vries, para obtener datos cuantitativos y cualitativos de la composición de la avifauna y las especies que participan en bandadas mixtas. Datos preliminares del primer "plot" de 25 ha sobre bandadas de sotobosque fueron presentados ya por Tobar *et al.*, 2003 y de bandadas de dosel por Piedrahita *et al.*, 2003.

El diseño original del área de estudio de las 100 ha concebido en el 2001 sufrió una variación a raíz de la creación del asentamiento Waorani de Timpoka, en las inmediaciones del km 10 de la vía NPF-Tivacuno en el 2003. Esto obligó a cambiar 50 ha -de las 100 ha programadas- desde el km 10 al km 8 hacia el oeste.

En esta zona de 100 ha progresivamente se han hecho análisis de la composición de las especies, tomando en consideración el tamaño de los territorios, los diferentes hábitats del bosque, aspectos socio-ecológicos de la avifauna y la función del canto del líder de la bandada (Baquero, 2003).Simultáneamente, y distribuidos en la parcela de 100 ha, se iniciaron análisis en cuatro "plots" de 25 ha cada una, en diferentes años y con diferentes investigadores: Buitrón, 2005; Tobar, 2006; Erazo, 2010 y Ojeda, 2011. También se investigó, en la misma parcela de 100 ha, sobre la morfometría, la muda y los movimientos de las participantes de las bandadas mixtas (Serrano, 2006), bandadas mixtas del dosel (Iglesias, 2007; Piedrahita, 2007) y aspectos de depredación (Sánchez, 2008).

Para obtener datos sobre la participación de la avifauna en el dosel y la presencia de

disponibilidad de frutas y semillas, se observaron dos especies de leguminosas, árboles del dosel, *Cedrelinga cataeniformis* y *Parkia multijuga* (Melo, 2000; Silva, 2000).

Vale la pena mencionar que, simultáneamente con el análisis de la parcela de 100 ha se elaboró una lista detallada y anotada de 420 especies de aves en los alrededores de la ECY, donde se incluyeron también las especies analizadas en el área de estudio del presente trabajo (Piedrahita *et al.*, 2012).

En este trabajo se recurrió al uso de una Torre de Observación, la misma que puede presentar sesgos al momento de inferir aspectos sobre la ecología general a un grupo de especies de aves, pero que adquiere un grado de importancia invaluable en el estudio de ciclos poblacionales y abundancia, al ser una herramienta para la conservación de la avifauna de dosel.

El presente trabajo pretende conglomerar los resultados parciales de cada uno de los 'plots' de 25 ha investigados entre 2001 – 2011, para con esta información construir el patrón mosaico del bosque en donde participan las diferentes aves en sus respectivos territorios.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio fue realizado en los alrededores de la Estación Científica Yasuní (ECY) en el interior del Parque Nacional Yasuní (PNY) entre 2001-2011. La ECY está localizada en la ribera sur del Río Tiputini, cuyas coordenadas geográficas referenciales son 75° 55' O y 00°40' S, a una altitud promedio de 230 msnm (Figura 1). Las observaciones del comportamiento y movimiento de las bandadas mixtas de aves de sotobosque y dosel fueron obtenidas en una parcela de 100 ha (1km^2) localizada a 1.5 km de la ECY en el km 9 de la vía NPF-Tivacuno.

La parcela fue dividida en cuadrantes de 100 x 100 metros y con marcas cada 25 m, lo que permite localizar y establecer la posición de cada bandada. El área posee varios hábitats: bosque de tierra firme con algunos claros naturales en regeneración (lianeros), bosque temporalmente inundado, bosque de pantano y bosque secundario de borde de carretera. Lianeros corresponden a claros naturales en regeneración con abundantes troncos caídos, bejucos y lianas que obstaculizaron el paso.

Parte de la metodología de la investigación se fundamenta en el análisis comparativo de los resultados de las investigaciones que, durante los 10 años de este proceso, han realizado los diferentes coautores en sus respectivos 'plots' de 25 ha que conforman la parcela de 100 ha objeto de este estudio. En el presente estudio, por 'plot' se entenderá la porción de 25 ha de la parcela total de 100 ha. Cada investigador ha tenido su criterio para definir las diferentes categorías de participación en la bandada, llegando a conclusiones similares con respecto a la participación de las especies de aves que conforman el patrón mosaico del bosque. Por esta razón, a lo largo de los resultados de esta investigación, se mencionan esas conclusiones y esos aportes.

Diariamente y a lo largo de las estadías en el campo (que variaban entre 6 meses a 1 año durante todo el período de la investigación), en los diferentes senderos, se observaron los movimientos de varias bandadas mixtas, recopilando información que fue tabulada en los mapas correspondientes a los plots de 25 ha.

Cabe mencionar que las observaciones de forrajeo relacionado con el rango vertical de la estructura del bosque, planteado por Buitrón, 2005, se realizaron observando la posición de las aves en sus respectivos sitios de altura. Además analizó las frecuencias de uso de estratos en gremios de aves insectívoras de 24 especies de bandadas mixtas de sotobosque. Observó también con detalle los diferentes insectos capturados por ciertas especies de aves.

En el caso de Erazo, 2010, su método de clasificación está en 6 categorías en relación con el tamaño del territorio y de la densidad poblacional.

Para Ojeda, 2011, el método de clasificación es de 4 categorías siguiendo la lógica propuesta por Moynihan, 1962; Munn y Terborgh, 1979; Greenberg, 2000, clasificación en la que se hace referencia a los tiempos en los que las especies participan en las diferentes actividades de la bandada y analizando los diferentes tipos de canto de la especie sub-líder de la bandada, con grabaciones de los sonidos producidos.

Serrano, 2006, por su parte entre agosto del 2001 y agosto del 2003, realizó salidas de campo de entre 15 a 30 días durante las cuales se capturaron aves con redes de neblina de diferentes tamaños (7 m a 20 m de largo), llegando a un total de 80 metros de red; que fueron situadas a ras del suelo en los senderos de la parcela por tres días, en siete puntos dentro de una sección de 25 ha; realizándose los muestreos en los diferentes tipos de hábitat. Para el marcaje de las aves se utilizaron cuatro anillos de diferentes colores, dos en cada pata, a los que se los designó un número que otorga un código de identidad único para cada individuo capturado.

Para la recolección de información, Piedrahita, 2007, realizó observaciones de identificación de aves del dosel, dentro de las 25 ha alrededor de la Torre de Observación, ubicada cerca del km 8 de la carretera ECY–Tivacuno. Mientras tanto, Iglesias extendió el área a 50 ha (sumando a sus 25 ha, el área de estudio de Piedrahita) incluyendo observaciones desde los senderos hacia las copas de los árboles (dosel).

RESULTADOS

Bandadas mixtas del sotobosque.- De la observación de las bandadas mixtas de sotobosque, se identificaron áreas de reunión únicas donde al amanecer se congregaron los miembros y se escucharon vocalizaciones características de las especies de hormigueros, *Thamnomanes caesius,* la especie líder y el sublíder *T. ardesiacus* (Ojeda, 2011; Erazo, 2010; Tobar, 2006; Buitrón, 2005; Baquero, 2003).

A continuación, detallamos los resultados obtenidos por los diferentes investigadores en sus respectivos 'plots' de 25 ha y los datos con los que aportaron a la composición de las aves de bandadas mixtas dentro del patrón mosaico del bosque en la parcela total de 100 ha. Para esto, hemos dividido los temas en los autores que investigaron el sotobosque y el dosel, incluyendo casos de observación de depredación en el sotobosque, y bandadas mixtas adicionales del dosel.

Buitrón, 2005 dentro de su plot de 25 ha, al interior de la parcela de 100 ha objeto de esta investigación, agrupa 108 especies en cinco categorías por el número de participaciones y ocurrencia de las especies dentro de 8 bandadas (en 50 ha) con especies obligatorias (10), especies regulares (15; incluyendo 2 especies de dosel y 2 especies de lianero), especies frecuentes (12; incluyendo 3 especies de dosel y 6 de lianero), especies ocasionales (15; incluyendo 4 especies de dosel y 5 de lianero), especies accidentales (56; incluyendo 32 especies de dosel y 5 de lianero). De las 108 especies, 49 son típicas del sotobosque, 18 del hábitat lianero y 41 del dosel que bajan y participan a veces en la bandada del sotobosque.

Buitrón concluye también que 5 familias de aves participantes de bandadas mixtas de sotobosque (entre 22 familias) claramente son las más importantes: Thamnophilidae con 26 especies, Furnariidae (11),Thraupidae (11), Tyrannidae (11) y Dendrocolaptidae (10).

También identifica los tamaños de los territorios en las ocho bandadas registradas, alcanzando un promedio de 6.5 ha (rango 5.2–8.5 ha). El promedio de las especies participantes en las ocho bandadas fue de 53.4 (rango 35–73). No se encontró correlación entre el número de especies promedio por bandada y el área total del territorio ó el número total de especies registradas y el área del territorio. La correlación fue altamente significativa y negativa entre el total de especies y el porcentaje de bosque temporalmente inundado; y positiva y significativa entre el total de especies y el

Tabla 1. Coeficientes de Similitud de Jaccard de composición de todas las especies entre las bandadas de sotobosque en el km 9, PNY.

Zona formación	A630	A900	E800	D600	D300	C100	B200	B400
No. Días (105)	**25**	9	15	18	11	8	10	10
Código de Bandada	A	B	C	D	E	F	G	H
A	1							
B	0.38	1						
C	0.58	0.51	1					
D	0.53	0.53	0.58	1				
E	0.52	0.46	0.57	0.60	1			
F	0.33	0.38	0.40	0.43	0.37	1		
G	0.37	0.42	0.48	0.45	0.44	0.42	1	
H	0.45	0.49	0.62	0.56	0.59	0.44	0.49	1

porcentaje de bosque colinado (tierra firme), pero no entre el total de especies y el porcentaje de lianero.

En el estudio se concluye que las dos bandadas de estudio (E y F) que tuvieron los porcentajes más altos de bosque temporalmente inundado fueron las que menos especies registraron a lo largo de todo el estudio, con 35 y 39 especies, respectivamente (Figura 2).Por lo tanto un menor número de especies participantes ocasionales o accidentales de bandadas mixtas mantienen territorios en áreas de bosque temporalmente inundado. El número de especies en bandada no estuvo relacionado al tipo de hábitat ya que no existió correlación entre el promedio de especies diario y el porcentaje de extensión de los tipos de bosque dentro de los territorios: colinado ($r = -0.19$; $p = 0.65$; $n = 8$), lianero ($r = 0.70$; $p = 0.05$; $n = 8$); y, pantano ($r = 0.241$; $p = 0.566$; $n = 8$).

La Figura 2 demuestra también el tipo de hábitat (tierra firme, pantano y lianeros) y los límites de los 8 territorios en un "plot" de 50 ha. La extensión de los hábitats en el área fue de: 74 % (37 ha) bosque colinado de tierra firme, 9.5 % (4.8 ha) lianeros y 16.5 % (8.2 ha) de pantano. Buitrón presenta además datos de 24 especies que obtuvieron más de 35 observaciones de forrajeo relacionado con la altura vertical en el sotobosque en un rango de 0.41 m (*Henicorhina leucosticta*) a 13.5 m (*Capito auratus*). El rango del promedio de altura vertical de las bandadas mixtas fue más amplio al considerar también los promedios de las especies frecuentes, ocasionales y accidentales que se asociaron a las bandadas de sotobosque en menos ocasiones que las especies obligatorias y regulares. El rango estuvo entre 28.3 m (*Celeus grammicus*) a 0.22 m (*Myrmoborus myiotherinus*).

El líder, *Thamnomanes caesius* forrajeó a una altura promedio de 7.44 m (SD+-3.85; n = 188), mientras el sub-líder *T. ardesiacus* forrajeó a 4.07 m (SD +-2.01; n = 201); (para datos estadísticos de las demás especies en Buitrón, 2005).

Buitrón, 2005, analizó las frecuencias de uso de 6 estratos: suelo, arbustos, sotobosque bajo, sotobosque alto, estrato medio y dosel; en gremios de aves insectívoras de 24 especies de bandadas mixtas de sotobosque: especies de probadoras de corteza (5 especies), atrapadores desde percha (4), probadores de hojas secas (5), buscadores de follaje (7), buscadores en epífitas (1) y buscadores de hojarasca (2).

Thamnomanes caesius está presente en todos los seis estratos (mayormente en arbustos y sotobosque bajo y alto (n = 194); mientras *T. ardesiacus* está el 50 % en arbustos (n = 46), ambas especies en el gremio atrapadores de percha. Mayormente captan Orthoptera para ambas especies (10 y 13, respectivamente (n = 19), el resto representan Odonata, Blattaria, Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera y Coleoptera.

Los coeficientes de Similitud de Jaccard de composición de todas las especies entre 8 bandadas de sotobosque varían de 0.33 a 0.60, demostrando gran variedad, reflejando un patrón mosaico del bosque (Tabla 1).

Erazo, 2010, en su "plot" de 25 ha con 4 bandadas mixtas de sotobosque registró 60, 42, 33 y 35 especies en los territorios, respectivamente, con un total de 73 especies de 18 familias. Ella hace una clasificación de las especies participantes en seis categorías de acuerdo al tamaño del territorio y la densidad poblacional. Las categorías son las siguientes:

Categoría I: Especies nucleares que mantienen el mismo tamaño de territorio con respecto a la bandada (5 especies).

Categoría II: Especies seguidoras que mantienen territorios más grandes que la bandada y con menor densidad poblacional que las especies de la categoría I (13 especies).

Categoría III: Especies seguidoras de bandadas con densidad poblacional mayor a las especies de la categoría I (14 especies).

Categoría IV: Especies de distribución en parches, ejemplo: lianeros, claros de bosque o estacionarios (12 especies).

Categoría V: Especies que participan con bandadas de dosel y ocasionalmente alternan con bandadas de sotobosque (8 especies).

Categoría VI: Especies ocasionales u oportunistas (21 especies).

Erazo demuestra que las rutas diarias en la época seca (agosto 2007) son más largas dentro de los territorios que las rutas en la época lluviosa (marzo 2008), mientras los conflictos en la época seca, que se dieron con la bandada vecina en los límites territoriales, eran más frecuentes que en la época lluviosa (en 12 días de observación: 15 versus 4). Tres bandadas recorren en promedio 9 887 m en una mañana en la época seca y un promedio de 6 700 m en época lluviosa.

Se observó que las bandadas llegan a reclutar mayor número de participantes durante la época seca (datos estadísticos en Erazo, 2010), cuando los recursos son más escasos y las aves no están anidando. El uso de territorio de la bandada también puede influir en ese 'reclutamiento', ya que mientras más áreas cubre la bandada en busca de recursos, más especies tienen la oportunidad de interactuar con ella.

Los datos del comportamiento reproductivo demuestran que en los períodos de enero a marzo las aves se están reproduciendo porque se las ha observado en cortejo, construyendo nidos e incubando. Las observaciones entre julio y agosto indican que las aves ya están con juveniles que se pueden mover con la bandada (datos de *Thamnomanes caesius, T. ardesiacus, Henicorhina leucosticta, Myrmotherula axillaris, Myrmoborus myotherinus, Turdus ignobilis, Euphonia xanthogaster*).

Erazo, 2010, calculó también el tamaño del territorio de siete especies (dentro del territorio de la bandada) observadas con detalles por medio de mapas basados en puntos precisos de avistamientos en un área de 25 ha: *Henicorhina leucosticta* (1.02 ha, n = 10) Figura 3; *Myrmotherula fjeldsaai* (1.4 ha, n = 2, en lianero); *Myrmoborus myotherinus* (2.2 ha, n = 3, en bosque colinado de tierra firme); *Microrhopias quixensis* (0.9 ha, n=1, en cobertura vegetal densa); *Hypocnemis cantator* (1.4 ha, n = 2 en bordes de bosque); un lek de *Lepidothrix coronata* (1.8 ha, n = 2) y un lek de *Pipra erythrocephala* (0.9 ha, n = 2). (Más información sobre las Figuras de los distintos territorios de las especies en Erazo, 2010).

Ojeda, 2011, en su "plot" de 25 ha encontró en cuatro bandadas mixtas de sotobosque un total de 109 especies en 17 familias, y toma en cuenta las 4 categorías propuestas por

Moynihan, 1962), Munn y Terborgh, 1979, Greenberg, 2000. Esta categorización aporta a la investigación con datos relacionados a las actividades que las diferentes especies realizan al interior de las bandadas mixtas, clasificándose de la siguiente manera:

Categoría Líder: 2 especies en las 4 bandadas del 'plot' de 25 ha, encargadas de formar, dar las señales de alerta, movimiento y cohesión a las bandadas mixtas. Están de 6h00 a 17h00; es decir más de 10 horas continuas, dentro del territorio de la bandada.

Categoría Núcleo: 8–10 especies en las 4 bandadas del 'plot' de 25 ha, que siempre están forrajeando en las bandadas mixtas. Están de 06h15 a 16h00, un estimado de 8 horas.

Categoría Seguidoras: 19–36 especies en las 4 bandadas del 'plot' de 25 ha. Son especies que pueden o no forrajear con las bandadas mixtas. Están hasta 4 horas, pero no desde la formación ni en la desintegración de la bandada.

Categoría Ocasionales: 1–21 especies en las 4 bandadas del 'plot' de 25 ha. Estas especies forrajean solas y se unen a bandadas mixtas cuando éstas pasan por su territorio, en un período de hasta 20 min en las bandadas.

El número de especies en las 4 bandadas presentes en el 'plot' de 25 ha es de 62, 60, 33, y 52, respectivamente y se nota que en las categorías seguidoras y ocasionales hay las mayores diferencias en los números

Ojeda, 2011, analiza y enfatiza la importancia del comportamiento y canto del sub-líder *Thamnomanes ardesiacus* con la clasificación del canto en cuatro tipos: (1) formación y ensamblaje, (2) cohesión, (3) alarma y (4) forrajeo; reforzando la importancia de ésta especie en la bandada.

Ojeda, 2001, presenta los detalles de las 15 bandadas mixtas de sotobosque estudiadas por Tobar, 2006, Buitrón, 2005, Erazo, 2010 y Ojeda, 2011 en sus diferentes "plots", en la parcela de 100 ha con el total de 143 especies en 21 familias (Tabla 2), con los límites de los territorios A hasta L (Figura 4).

Serrano, 2006, hace observaciones de las aves del sotobosque capturados en redes de neblina, con la intención de marcar individualmente las aves para obtener información sobre la muda y los movimientos de ciertas especies dentro del 'plot' 25 ha alrededor de la Torre de Observación. En esa área de estudio capturó un total de 868 individuos de 104 especies (en 24 familias) en 4364 horas red. Se marcaron 716 individuos y 163 (22.8 %) de ellos fueron recapturados.

Las cuatro especies con mayor número de capturas y recapturas fueron: *Glyphorynchus spirurus* (118 capturas y 41 (34.7 %) recapturas; *Lepidothrix coronata* 74/26 (35.1 %); *Pithys albifrons* 53/17 (32.1) y, *Dixiphia pipra* 33/7 (21.2 %).

De estas cuatro especies se analizó con más detalles las épocas de muda y la presencia de parche de incubación, obteniendo como resultado que la presencia del parche de incubación se observó en los meses de diciembre a febrero, mientras la muda de ala, cola y cuerpo ocurrió mayormente en agosto-septiembre.

Glyphorynchus spirurus se desplazó dentro de un área que cubrió tres diferentes territorios de bandadas mixtas del sotobosque. Marcado en territorio F el 10 de enero de 2002 y recapturado en el mismo sitio 6 meses más tarde (9 de agosto de 2002); cuatro meses después en territorio G, a 360 m de distancia y dos meses después en territorio H a 100 m del sitio anterior. El desplazamiento en línea recta es de 460 m; el individuo tiene por lo menos 12 meses. Otro ejemplo de un movimiento a más de un territorio de la bandada es de *Xenops minutus*, marcado en F el 2 de agosto de 2001 y después de 5 semanas se lo encontró en el mismo punto y después de 17 meses, el 22 de febrero de 2003, fue encontrado en territorio H, desplazándose alrededor de 583 m en línea recta.

Tabla 2. Composición de las bandadas mixtas de Sotobosque en 100 Ha. Taxonomía sigue la propuesta de Ridgely y Greenfield (2001).

	Familia	Especies	Area sombreada: presencia de las especies en las bandadas por Parcela															
			I. Galo B.				II. Marcelo T.				III. ma. José E.				IV. Ma. Isabel O.			
			15 Bandadasa mixtas de Sotobosque encontradas en 100ha															
			A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*
1	Cuculidae	*Piaya melanogaster*	■					■		■				■				■
2		*Piaya cayana*	■		■	■	■	■	■	■	■		■					
3	Trogonidae	*Trogon curucui*													■			
4		*Trogon viridis*		■	■		■	■			■		■	■	■			■
5		*Trogon violaceus*									■				■			**
6		*Trogon collaris*	■		■													
7		*Trogon melanurus*		■	■													
8		*Trogon rufus*	■			■	■											
9	Galbulidae	*Galbula albirostris*		■		■	■					■			■	■		
10		*Jacamerops aureus*	■								■		■	■				■
11	Bucconidae	*Monasa morphoeus*	■	■	■	■	■	■	■			■	■	■	■			■
12		*Monasa migrifrons*														■		
13		*Monasa flavirostris*										■	■			■		
14		*Nonnula brunea*									■		■			■		
15		*Chelidoptera tenebrosa*																**
16		*Malacoptila fusca*	■															
17	Capitonidae	*Capio auratus*	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	
18		*Eubucco richardsonii*		■	■	■	■			■	■		■					**
19	Ramphastidae	*Pteroglossus azara*	■							■								
20	Picidae	*Celeus elegans*	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■			■		■

Continuación Tabla 2.

Continuación Tabla 2.

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*
47	*Sittasomus griseicapillus*																
48	*Dendrexeatastes rufigula*																
49	*Xiphocolaptes promeropirhynchus*																
50	*Dendrocolaptes certhia*																
51	*Dendrocolaptes picummus*																
52	*Lepidocolaptes albolineatus*																
53	*Nasica longirostris*																
54	*Deconychura longicauda*																
55	**Thamnophilidae**																
56	*Thammomanes caesius*																
57	*Thammomanes ardesiacus*																
58	*Thamnophilus aethiops*																
59	*Thamnophilus schistaceus*																
60	*Thamnophilus murinus*																
61	*Myrmotherula longipennis*																
62	*Myrmotherula menetriesii*																
63	*Myrmotherula hauxwelli*																
64	*Myrmotherula axilliaris*																
65	*Myrmotherula erythrura*																
66	*Myrmotherula fjeldsaai*																
67	*Myrmotherula brachyura*																
68	*Myrmotherula ignota*																
69	*Myrmotherula ornata*																
70	*Myrmotherula obscura*																
71	*Myrmotherula sunensis*																
72	*Myrmotherula multostriata*																
73	*Microrhopias quixensis*																
	Terenura spodioptila																

Continuación Tabla 2.

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*
74	*Terenura humeralis*																
77	*Hylophylax poecilinota*																
76	*Cercomacra cinerascens*																
77	*Cercomacra serva*																
78	*Myrmoborus myotherinus*																
79	*Taraba major*																
80	*Cymbilaimus lineatus*																
81	*Pithys albifrons*																
82	*Phlegopsis erythroptera*																
83	*Phegosis nigromaculata*																
84	*Hylophylax naevia*																
85	*Hylophylax ochraceiceps*																
86	*Myrmeciza fortis*																
87	*Hypocnemis cantator*																
88	*Hypocnemis hypoxantha*																
89	*Pygiptila stellaris*																
90	*Rhegmatorhina melanosticta*																
91	*Gymnopithys leucaspis*																**
92	*Frederickena unduligera*																
93	*Sclateria naevia*																
94	*Herpsilochmus dugandi*																**
95	*Megastictus margaritatus*																**
96	**Conopophagidae** *Conopophaga peruviana*																
97	**Tyrannidae** *Attila spadiceus*																
98	*Terenotriccus erythrurus*																
99	*Tolmomyias assimilis*																
100	*Mionectes oleagineus*																
101	*Myopagis gaimardii*																

Continuación Tabla 2.

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*
102	*Myiobius barbatus*																**
103	*Platypsaris minor*																**
104	*Rhytipterna simplex*																
105	*Cnipodectes subbrunneus*																
106	*Laphotriccus vitiosus*																
107	*Rhynchocyclus olivaceus*																
108	*Poecilotriccus capitalis*																
109	**Cotingidae** *Lipaugus vociferans*																
110	**Pipridae** *Tyranneutes stolzmanni*																
111	*Lepidothrix coronata*																
112	*Pipra erythrocephala*																
113	*Dixiphia pipra*																
114	*Chloropipo holochlora*																
115	*Piprites chloris*																
116	**Vireonidae** *Hylophilus ochraceiceps*																
117	**Turdidae** *Turdus ignobilis*																
118	*Turdus albicollis*																
119	**Troglodytidae** *Henicorhina leucosticta*																
120	*Thryothorus coraya*																
121	*Thryothorus leucotis*																
122	*Donacobius atricapilla*																
123	*Microcerculus marginatus*																
124	**Polioptilidae** *Rhamphocaenus melanurus*																
125	*Microbates cinereiventris*																
126	**Thraupidae** *Tangara schrankii*																
127	*Tangara xanthogaster*																
128	*Tangara gyrola*																
129	*Tachyphonus surinamus*																
130	*Tachyphonus cristatus*																

Continuación Tabla 2.

			A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L*	M	N	O	L*
131		*Cyanerpes caeruleus*									■			■				■
132		*Habia rubica*	■	■							■							**
133		*Lanio fulvus*	■		■	■	■			■	■							**
134		*Hemithraupis flavicollis*									■							**
135		*Clorophanes spiza*	■	■	■	■				■								
136		*Euphonia xanthogaster*	■	■	■	■	■		■	■	■	■		■	■	■		■
137		*Euphonia laniirostris*	■					■				■			■			**
138		*Euphonia minuta*													■	■		**
139		*Euphonia rufiventris*		■			■			■					■	■		**
140	**Cardinalidae**	*Cyanocompsa cyanoides*									■				■			
141		*Saltator maximus*													■			
142		*Saltator grossus*	■		■		■		■	■								
143	**Icteridae**	*Cacicus cela*	■		■													
Total de especies presentes en cada bandada			**73**	**63**	**49**	**58**	**35**	**39**	**57**	**53**	**60**	**42**	**33**	**35**	**62**	**60**	**33**	**52**

Total de especies = 143; Total de familias = 21; Total de géros = 93

* Banda mixta de sotobosque analizada con el apoyo de Ma. José Erazo 2010 y censada hasta esta investigación

** Especies no registradas en el trabajo d Ma. José Erazo, 2010, para la bandada L.

Vale la pena enfatizar que dos especies núcleos se mantuvieron en el mismo territorio de la bandada: *Thamnomanes caesius* macho fue capturado el 26 de febrero de 2003 y recapturado el 14 de agosto de 2003 en el mismo territorio (F), mientras *Thamnomanes ardesiacus* hembra fue capturada el 7 de agosto de 2001 y recapturada el 25 de diciembre de 2002, 17 meses después, en el mismo territorio E. Estas dos especies claramente ocupan el territorio de su especie en la totalidad del territorio de la bandada mixta del sotobosque (Figura 2).

Casos observados de depredación dentro del sotobosque:

1. En agosto 14 del 2006 alrededor del medio día, la bandada 1 fue atacada por un ave rapaz blanca dentro del sotobosque, probablemente *Leucopternis melanops* o *L. albicollis*. Las aves se alertaron con los cantos de alarma de *Thamnomanes caesius* macho y hembra. Se escuchó el fuerte aleteo del ave rapaz y cómo sus alas golpeaban contra la vegetación aproximadamente a 6 m de altura. No se logró identificar el miembro de la bandada que fue la presa mientras el ave rapaz ascendía fuera del bosque. Las aves se mantuvieron en absoluto silencio y escondidas entre las hojas por 20 minutos. Finalmente cuando *T. caesius* dio su canto de dirección las aves lo siguieron dejando el área del incidente a los 30 minutos (Erazo, 2010).

2. La presencia de *Leucopternis albicollis* (junio 2007) y de *Micrastur gilvicollis* (enero 2008) alertó a *T. caesius* y T. *ardesiacus* y se emitieron el canto de alarma y se notó que la bandada se desplazó hacia la parte baja del sotobosque permaneciendo en silencio. No se presenció ningún ataque a la bandada (Ojeda, 2011).

3. Buitrón (2005) sobre ataques a las bandadas mixtas de sotobosque dice: "El único ataque observado de una rapaz a una bandada se efectuó en una bandada de tangaras cuando el elanio *Harpagus bidentatus* atacó a una *Tangara velia* mientras una tropa de *Saguinus tripartitus* era simultáneamente atacada por un *Leptodon cayannensis* incubante (28 de julio de 2004). Aunque *Harpagus bidentatus* ha sido reportado atacando aves, las descripciones han sido atribuidas a confusión con los azores *Accipiter bicolor* y *A. striatus*. En mi observación no hubo confusión en la identificación y al parecer el mismo individuo, fue observado dos días después al borde de la carretera en la misma

TABLA 3. (a) Número de especies compartidas entre las cuatro bandadas mixtas de dosel observadas. (b) Índice de Similitud de Jaccard entre las bandadas encontradas.

(a) Número de especies compartidas

	B1	B2	B3	B4
B1	-			
B2	81	-		
B3	63	62	-	
B4	54	56	60	-

(b) Índice de Jaccard

	B1	B2	B3	B4
B1	-			
B2	0.910	-		
B3	0.670	0.667	-	
B4	0.581	0.629	0.833	

área con un Tejidae (Reptilia: Lepidosauria) como presa". Con respecto a ataques de *Harpagus* a aves se presentan detalles en de Vries, 2007.

Dentro de la parcela, cerca de la Torre de observación, anidó *Spizaetus ornatus* (Sánchez, 2008) que extendió su territorio fuera de la parcela en un área de 3–4 km2. Nunca fue observado atacando a las bandadas mixtas.

Bandadas mixtas de aves del dosel.- Piedrahita, 2007, haciendo observaciones desde una torre de 30 m de altura registró un total de 178 especies de aves, pertenecientes a 30 familias. También observó que en sólo 5 familias se concentra el 52.6 % de la diversidad de la avifauna observada desde la Torre; estas son: Accipitridae (15 especies), Psittacidae (14), Picidae (12), Tyrannidae (23) y Thraupidae (28). En cuanto a la estructura gremial de estos registros, los gremios con mayor diversidad de especies de aves en el dosel fueron: los frugívoros (30.9 %), los insectívoros (34.8 %), los omnívoros (17.4 %) y las aves rapaces (12.4 %). El 48 % (86 especies pertenecientes a 18 familias) de éstas especies, fueron registradas como integrantes de dos bandadas mixtas del dosel.

Entre las familias con mayor diversidad de especies que integraron los dos territorios de las bandadas mixtas del dosel, alrededor de la Torre, se destacaron las siguientes: Thraupidae con 22 especies de aves de las 28 especies registradas en el dosel, Tyrannidae con 13 de las 23 especies registradas en el dosel, y Picidae con 11 de las 12 registradas en el dosel. En estas 3 familias se conformó aproximadamente el 53 % de la diversidad total de las especies que participaron en estas bandadas.

Piedrahita, 2007, distingue también 14 especies núcleo que poseen mayor frecuencia de asociación en bandadas mixtas de dosel, es decir, presencia en más del 25 % de las observaciones dentro de los dos territorios de las bandadas mixtas alrededor de la Torre. Sin embargo, 3 especies de esta categoría no se las consideró como especies núcleo por ser aves migratorias, ya que éstas están presentes sólo en una época del año, dependiendo si son migratorias boreales o australes.

De esta manera hay once especies nucleares: Familia Thamnophilidae, una especie: *Thamnophilus* cf. *amazonicus*.Familia Thraupidae, nueve especies: *Euphonia xanthogaster* (68.6 %, n = 35), *Cyanerpes caeruleus, Hemithraupis flavicollis, Tangara schrankii, Tachyphonus cristatus*, (las últimas 4 con el 45.7 %), *Dacnis cayana, Dacnis lineata, Chlorophanes spiza, Euphonia rufiventris*, (las últimas 4 entre 25–35 %). Familia Tyrannidae, una especie: *Myiopagis caniceps*.

En la categoría de especies seguidoras frecuentes se registró a 26 especies con una presencia del 8–23 % de las observaciones de bandadas mixtas registradas, mientras 49 especies de aves estuvieron dentro de la categoría especies seguidoras ocasionales con una participación de 1–2 bandadas (3– 6 %). Detalles de las especies en Piedrahita, 2007 y en el sitio web de la revista.

La Figura 5 demuestra el rango de visión (1 ha) para las bandadas mixtas de dosel alrededor de la Torre y el área para analizar la abundancia temporal de loros y guacamayos. Movimientos dentro de sus territorios indican la importancia de cresta de colina como límites (Figura 6).

Iglesias, 2007 observó cuatro bandadas mixtas del dosel (incluyendo las dos de Piedrahita, 2007, alrededor de la Torre de Observación), en un área de 50 ha y anotó cuatro bandadas adicionales que solamente ocupan en parte el espacio en la parcela total de 100 ha (Figura 7).

Las cuatro bandadas del dosel tienen 86, 84, 71 y 61 especies, respectivamente, de un total de 94 especies ubicadas en las 50 ha estudiadas. La Tabla 3 demuestra el número de especies compartidas y el Índice de Similitud

TABLA 4. Especies presentes en las bandadas mixtas de dosel encontradas, categorizadas de acuerdo a su jerarquía y su índice de propensión y ocurrencia

Especie	Número de observaciones formando parte de bandadas mixtas				No. participaciones	Índ. prop. [a]	(n = 4 bandadas)	
	1	2	3	4			No. bp[b]	Ind. Ocurr.[c]
Especies Líder								
Lanio fulvus *	0/26 **	0/18	38/40	9/9	47	0.505 (0.959) [§]	2	0.50
Myiopagis caniceps	26/26	18/18	39/40	7/9	90	0.968	4	1.00
Especies Núcleo (Participantes obligatorios)								
Myrmotherula obscura	25/26	18/18	35/40	9/9	87	0.935	4	1.00
Euphonia xanthogaster	25/26	12/18	37/40	6/9	80	0.860	4	1.00
Saltator maximus	26/26	15/18	32/40	7/9	80	0.860	4	1.00
Hylophilus hypoxantus	13/26	15/18	37/40	8/9	75	0.806	4	1.00
Tachyphonus luctuosus	18/26	15/18	30/40	8/9	71	0.763	4	1.00
Tangara velia	16/26	16/18	33/40	8/9	73	0.785	4	1.00
Hemitraupis flavicollis	17/26	12/18	29/40	6/9	64	0.688	4	1.00
Myiopagis gaimardii	10/26	6/18	32/40	6/9	54	0.581	4	1.00
Capito auratus	12/26	9/18	27/40	5/9	53	0.570	4	1.00
Chlorophanes spiza	15/26	14/18	22/40	0/9	51	0.548	3	0.75
Especies Facultativas (Participantes regulares)								
Euphonia rufiventris	18/26	8/18	16/40	4/9	46	0.495	4	1.00
Attila spadiceus	15/26	7/18	19/40	3/9	44	0.473	4	1.00
Tangara schrankii	11/26	12/18	17/40	3/9	43	0.462	4	1.00

Continuación Tabla 4.

Especie	1	2	3	4	No. participantes	Índ. prop[a]	No. bp[b]	Ind. Ocurr.[c]
Especies Facultativas (Participantes regulares)								
Eubucco richardsoni	14/26	9/18	15/40	5/9			4	1.00
Xenops minutus	9/26	11/18	17/40	5/9	42	0.452	4	1.00
Tangara chilensis	15/26	12/18	13/40	2/9	42	0.452	4	1.00
Myrmotherula brachyura	13/26	9/18	15/40	5/9	42	0.452	4	1.00
Celeus elegans	8/26	6/18	22/40	5/9	41	0.441	4	1.00
Dafnis cayana	15/26	9/18	11/40	6/9	41	0.441	4	1.00
Piaya cayana	14/26	8/18	16/40	3/9	41	0.441	4	1.00
Icterus chrysocephalus	13/26	11/18	13/40	3/9	40	0.430	4	1.00
Turdus lawrencii	10/26	7/18	17/40	6/9	40	0.430	4	1.00
Vireo olivaceus	3/26	0/18	30/40	6/9	39	0.419	3	0.75
Tachyphonus surinamus	15/26	6/18	12/40	6/9	39	0.419	4	1.00
Habia rubica	0/26	0/18	31/40	8/9	39	0.419	2	0.50
Trogon viridis	9/26	10/18	18/40	1/9	38	0.409	4	1.00
Tityra cayana	8/26	12/18	15/40	1/9	36	0.387	4	1.00
Pygiptila stellaris	13/26	8/18	12/40	2/9	35	0.376	4	1.00
Melanerpes cruentatus	9/26	8/18	12/40	5/9	34	0.366	4	1.00
Tachyphonus cristatus	19/26	14/18	0/40	0/9	33	0.355	2	0.50
Xiphorhynchus guttatus	12/26	12/18	6/40	1/9	31	0.333	4	1.00
Tangara nigrocincta	19/26	12/18	0/40	0/9	31	0.333	2	0.50
Dafnis lineata	14/26	5/18	9/40	2/9	30	0.323	4	1.00
Todirostrum chrysocrotaphum	13/26	6/18	8/40	1/9	28	0.301	4	1.00
Dendrexetastes rufigula	10/26	5/18	11/40	0/9	26	0.280	3	0.75
Tangara xanthogastra	13/26	12/18	0/40	0/9	25	0.269	2	0.50
Herpsilochmus dugandi	6/26	6/18	9/40	3/9	24	0.258	4	1.00

Continuación Tabla 4.

Especie	1	2	3	4	No. participantes	Índ. prop[a]	No. bp[b]	Ind. Ocurr.[c]
Especies Facultativas (Participantes regulares)								
Ornithion inerme	9/26	12/18	0/40	2/9	23	0.247	3	0.75
Trogon violaceus	7/26	4/18	8/40	3/9	16	0.237	4	1.00
Piculus flavigula	3/26	5/18	9/40	1/9	18	0.204	4	1.00
Euphonia laniirostris	4/26	5/18	8/40	2/9	19	0.204	4	1.00
Especies seguidoras (Participantes frecuentes)								
Myrmotherula erythrura	5/26	2/18	9/40	2/9	18	0.194	4	1.00
Cyanocorax violaceus	7/26	3/18	7/40	1/9	18	0.194	4	1.00
Piaya melanogaster	9/26	5/18	3/40	0/9	17	0.183	3	0.75
Monasa morpheus	8/26	4/18	2/40	3/9	17	0.183	4	1.00
Nasica longirostris	3/26	3/18	11/40	0/9	17	0.183	3	0.75
Selenidera reinwartdii	0/26	4/18	6/40	6/9	16	0.172	3	0.75
Notharchus macrorhynchos	9/26	6/18	0/40	0/9	15	0.161	2	0.50
Pachyramphus marginatus	0/26	6/18	7/40	2/9	15	0.161	3	0.75
Querula purpurata	5/26	3/18	6/40	1/9	15	0.161	4	1.00
Tangara callophrys	5/26	6/18	2/40	1/9	14	0.151	4	1.00
Cotinga cayana	10/26	4/18	0/40	0/9	14	0.151	2	0.50
Piprites chloris	6/26	2/18	5/40	1/9	14	0.151	4	1.00
Monasa flavirostris	4/26	7/18	2/40	0/9	13	0.140	3	0.75
Celeus flavus	1/26	3/18	8/40	1/9	13	0.140	4	1.00
Xiphorhynchus ocellatus	0/26	0/18	10/40	3/9	13	0.140	2	0.50
Myiornis ecaudatus	0/26	5/18	7/40	1/9	13	0.140	3	0.75
Terenotriccus erythrurus	4/26	2/18	6/40	1/9	13	0.140	4	1.00
Pionites melanocephala	4/26	2/18	6/40	0/9	12	0.129	3	0.75

Continuación Tabla 4.

Especie	1	2	3	4	No. participaciones	Índ. prop[a]	No. bp[b]	Ind. Ocurr.[c]
Especies seguidoras (Participantes frecuentes)								
Galbula chalcothorax	3/26	5/18	3/40	1/9	12	0.129	4	1.00
Cacicus cela	4/26	4/18	3/40	1/9	12	0.129	4	1.00
Tyrannulus elatus	3/26	2/18	5/40	2/9	12	0.129	4	1.00
Piaya minuta	5/26	6/18	0/40	0/9	11	0.118	2	0.50
Philydor erythropterus	5/26	6/18	0/40	0/9	11	0.118	2	0.50
Euphonia minuta	7/26	4/18	0/40	0/9	11	0.118	2	0.50
Psarocolius angustifrons	5/26	5/18	0/40	0/9	10	0.108	2	0.50
Philydor erythrocercus	8/26	2/18	0/40	0/9	10	0.108	2	0.50
Tolmomyias assimilis	3/26	4/18	2/40	1/9	10	0.108	4	1.00
Tolmomyias viridiceps	5/26	5/18	0/40	0/9	10	0.108	2	0.50
Contopus cooperi	6/26	4/18	0/40	0/9	10	0.108	2	0.50
Myiarchus tuberculifer	4/26	2/18	3/40	1/9	10	0.108	4	1.00
Participantes ocasionales								
Trogon curucui	6/26	0/18	3/40	0/9	9	0.097	2	0.50
Lipaugus vociferans	4/26	0/18	5/40	0/9	9	0.097	2	0.50
Hemithraupis guira	5/26	4/18	0/40	0/9	9	0.097	2	0.50
Xenops tenuirostris	3/26	1/18	3/40	1/9	8	0.086	4	1.00
Cotinga mayana	1/26	2/18	4/40	1/9	8	0.086	4	1.00
Cyanerpes caeruleus	4/26	4/18	0/40	0/9	8	0.086	2	0.50
Tangara mexicana	2/26	3/18	2/40	1/9	8	0.086	4	1.00
Monasa nigrifrons	3/26	2/18	1/40	1/9	7	0.075	4	1.00
Vireo flavoviridis	3/26	4/18	0/40	0/9	7	0.075	2	0.50
Dryocopus lineatus	2/26	4/18	0/40	0/9	6	0.065	2	0.50
Mionectes oleagineus	2/26	2/18	2/40	0/9	6	0.065	3	0.75
Iodopleura isabellae	3/26	0/18	2/40	0/9	5	0.054	2	0.50
Euphonia chrisopasta	2/26	1/18	1/40	1/9	5	0.054	4	1.00

Continuación Tabla 4.

Especie	1	2	3	4	No. participantes	Índ. prop[a]	No. bp[b]	Ind. Ocurr.[c]
Especies accidentales								
Myrmotherula axillaris	2/26	2/18	0/40	0/9	4	0.043	2	0.50
Platypsaris minor	0/26	0/18	2/40	2/9	4	0.043	2	0.50
Campephilus melanoleucos	2/26	1/18	0/40	0/9	3	0.032	2	0.50
Contopus virens	1/26	2/18	0/40	0/9	3	0.032	2	0.50
Jacamareops aureus	1/26	1/18	0/40	0/9	2	0.022	2	0.50
Icterus croconotus	1/26	1/18	0/40	0/9	2	0.022	2	0.50
Campephilus rubicollis	1/26	0/18	0/40	0/9	1	0.011	1	0.25
Zimmerius gracilipes	0/26	0/18	1/40	0/9	1	0.011	1	0.25

a. Índice de propensión a formar parte de las bandadas mixtas para cada especie

b. Número de bandadas en las que cada especie fue observada

c. Índice de Ocurrencia de cada especie en las cuatro bandadas mixtas de dosel encontradas

* Especie considerada líder para las bandadas mixtas 3 y 4

** Número total de observaciones para cada Bandada

§ Índice calculado tomando en cuanta sólo a las bandadas 3 y 4

de Jaccard. Las dos bandadas del bosque de borde (1 y 2 al lado de la carretera) son más similares entre ellas. Igual lo son las bandadas del bosque del interior entre ellas (3 y 4).

Los tamaños territoriales de cada bandada variaron entre 12.5–15.4 ha (Figura 7).Los territorios son irregulares, al parecer limitados mayormente por la presencia de áreas extensas de pantano (Figura 8).

Iglesias, 2007, reconoce 6 diferentes categorías de acuerdo a la jerarquía y ocurrencia de las especies: Especies Líder (2 especies: *Lanio fulvus, Myiopagis caniceps*); especies Núcleo (participantes obligatorios) (10 especies: *Myrmotherula obscura, Euphonia xanthogaster, Saltator maximus, Hylophilus hypoxantus, Tachyphonus luctuosus, Tangara velia, Hemithraupis flavicollis, Myiopagis gaimardii, Capito auratus, Chlorophanes spiza*); especies Facultativas (participantes regulares) (31 especies); especies seguidoras (participantes frecuentes) (30 especies); participantes ocasionales (13 especies) y participantes accidentales (8 especies). El detalle de esta clasificación puede observarse en la Tabla 4.

La familia mejor representada fue Thraupidae con 23 especies participantes, el género *Tangara* con 7 y *Euphonia* con 5 especies, seguida por la familia Tyrannidae con 18 especies.

En los dos territorios de bosque de borde de la carretera, no se observó la especie líder *Lanio fulvus*; en su lugar, el sub-líder *Myiopagis caniceps* lideró estos dos territorios. En estas dos bandadas las 4 especies más audibles son *Euphonia rufiventris, E. xanthogaster, Myiopagis caniceps* y el ave migratoria *Vireo olivaceus,* de acuerdo a los espectrogramas analizados en Piedrahita, 2007.

Otras bandadas mixtas del dosel.- Se han identificado tres bandadas mixtas adicionales relacionadas a tangaras, vencejos, loros y guacamayos.

De acuerdo a Piedrahita, 2007, la familia Thraupidae presentó una diversidad de 28 especies en el sitio de la observación de la Torre. Desde esta Torre, se registró ocasionalmente a las bandadas de tangaras, ya que sus complicados movimientos durante el forrajeo y las altas velocidades de vuelo, dificultaron el muestreo. Aun así, se registró por 7 ocasiones bandadas de tangaras compuestas por las siguientes especies: *Cyanerpes caeruleus, Dacnis cayana, D. lineata, Euphonia chrysopasta, E. rufiventris, E. xanthogaster, Hemithraupis flavicollis, Tachyphonus cristatus, T. luctuosus, T. surinamus, Tangara callophrys, T. nigrocincta, T. schrankii* y *T. velia*. El número máximo de especies y de individuos presentes en una bandada de Thraupidae fue de 6 y 12, respectivamente.

Desde la torre de observación, se registraron también bandadas mixtas temporales de dos y tres especies de la familia Apodidae, con *Streptoprocne zonaris, Chaetura brachyura, Ch. cinereiventris, Panyptila cayennensis* y *Tachornis squamata*. Las asociaciones mixtas más frecuentes de estas especies fueron entre *Streptoprocne zonaris* y *Chaetura brachyura*. Esta asociación se debió a las nubes de termitas (Isoptera) que estuvieron en vuelo nupcial, las mismas que también fueron aprovechadas como alimento por otras especies de aves como las rapaces *Ictinea plumbea* y *Harpagus bidentatus*.

Desde la misma torre, igualmente se registró un total de 15 especies de loros y guacamayos como bandadas mono-específicas de Psittacidae, de ellas 3 fueron las especies más comunes con 0.77 a 0.55 individuos/hora:*Brotogeris cyanoptera, Pionites melanocephala* y *Ara macao;* las siguientes 3 especies fueron de mediana abundancia con 0.43 a 0.2 individuos/hora:*Ara ararauna, Pionus menstruus y Pionopsitta barrabandi*; y las especies con menos frecuencia dentro del área de estudio fueron *Amazona farinosa, A. ochrocephala, A. amazonica, Orthopsittaca manilata*, todas con menos de 0.1 individuos/hora.

Otras especies como *Ara severa, Pyrrura melanura, Forpus sclateri, Amazona festiva* y *Ara chloroptera* fueron registradas rara vez, particularmente las dos últimas que fueron observadas esporádicamente.

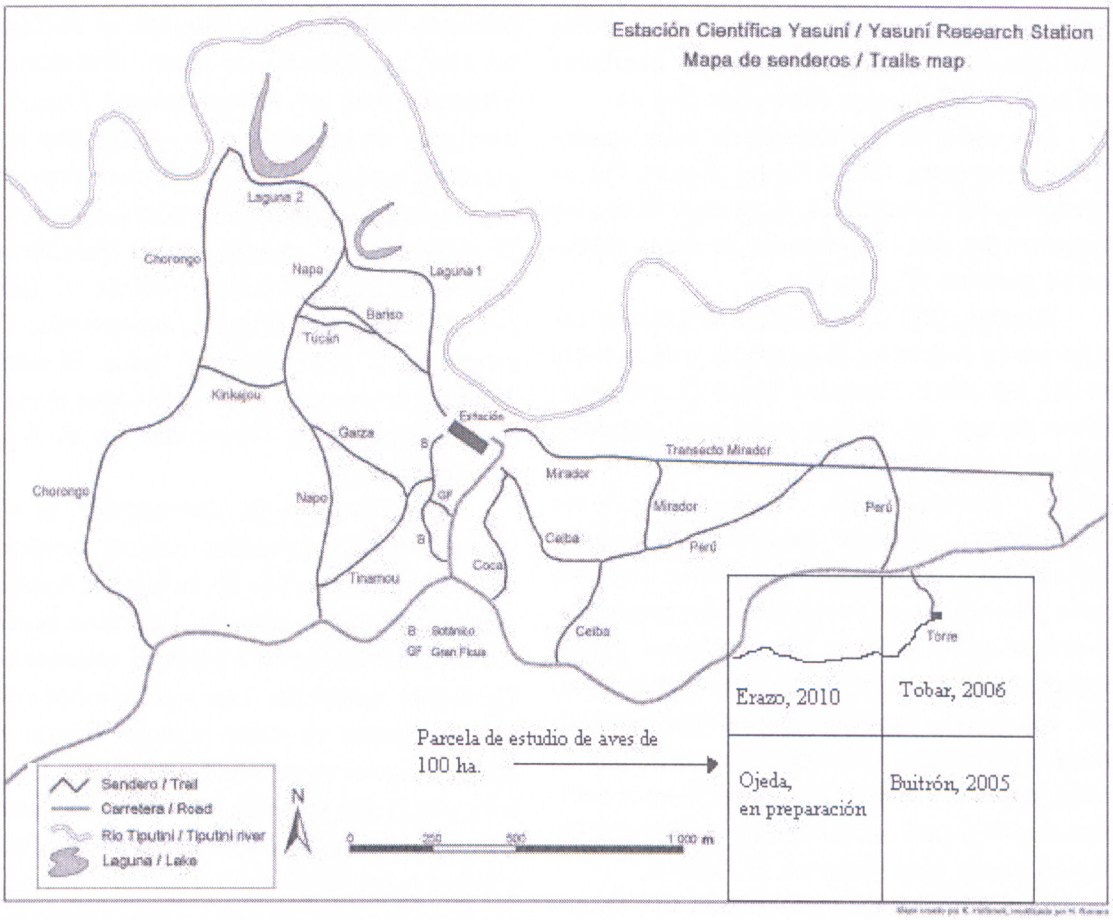
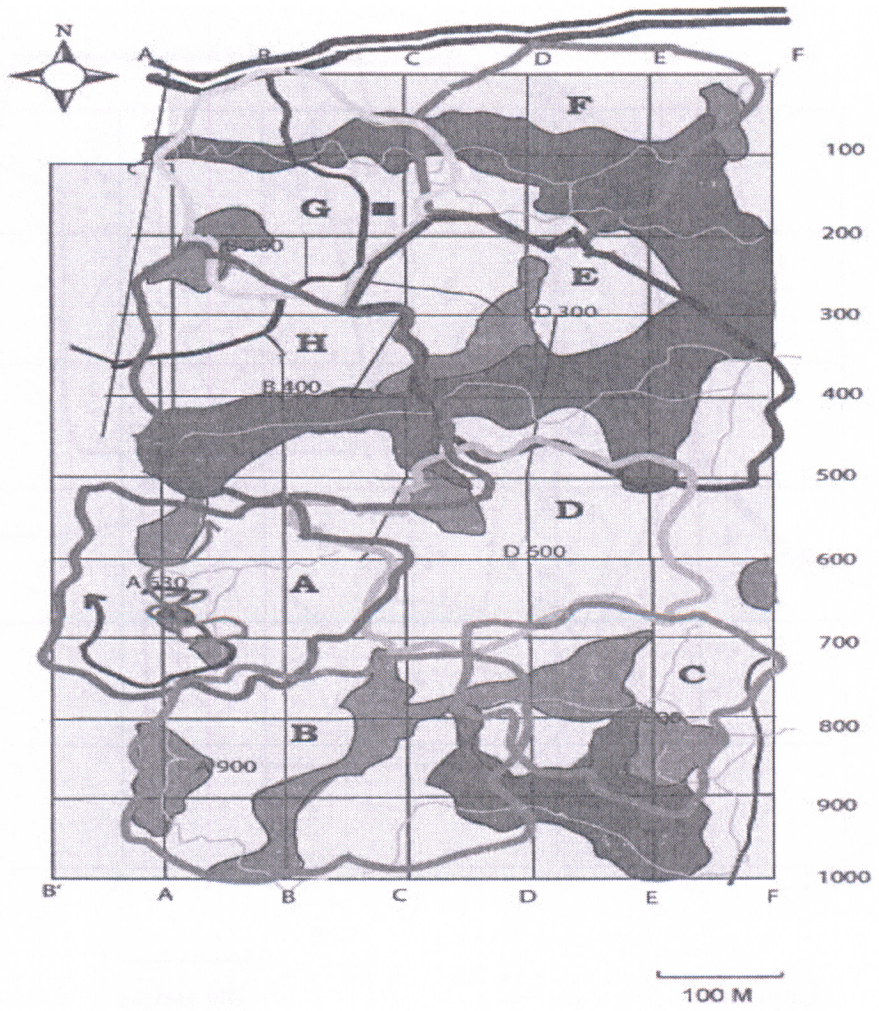


Figura 1. Área de estudio de la parcela de avifauna de 100 ha en los alrededores de la Estación Científica Yasuní. (Fuente: ECY).

Ara macao presentó mayor abundancia de individuos en agosto-septiembre, con grupos de entre 5–12 individuos. *Ara ararauna* mostró una mayor abundancia en febrero-marzo, una disminución en agosto-septiembre y un leve aumento en diciembre-enero, aunque estadísticamente no presentó preferencias por alguna época. *Ara severa* solo se observó en febrero-marzo con bandadas hasta 10 individuos, mientras en las otras épocas desapareció completamente.

El patrón general de la variación en la abundancia de loros y guacamayos presenta explicaciones en la fenología de algunos árboles de dosel importante para la alimentación. El estudio de Melo, 2000 y Silva, 2000, sobre la avifauna asociada a especies de árboles de leguminosas reporta la depredación de los frutos de estos árboles de dosel por los loros y guacamayos. La fructificación ocurre primordialmente en el inicio de diciembre hasta finales de febrero en *Cedrelinga catenaeformis;* y de noviembre hasta enero, para *Parkia multijuga.*

En una sola estación de fructificación, Melo (2000), reporta que hasta un 19 % de los frutos de *C. catenaeformis* fueron aprovechados por las especies *Amazona amazonica, A. ochrocephala, Pionites melanocephala, Pionopsitta barrabandi* y *Pionus menstruus.* Según estos parámetros, un aumento en la actividad de los loros o número de individuos por hora podría ser el resultado de los grupos familiares visitando los sitios de alimentación.



LEYENDA

A-F — Senderos de división de la parcela con dirección norte sur.

100-1 000 — Senderos de división de la parcela con dirección oeste este.

Cuadrícula de la parcela

Sendero Torre

Carretera NPF-Tivacuno

Senderos extras

Sendero de cacería huaorani

Torre de observación

Riachuelos

Bandada

A — Código de bandada

C100 — Área de reunión de bandada mixta

Límites de los 8 territorios (representados con 8 colores diferentes)

Ruta (11 agosto de 2004)

Ruta (16 agosto de 2004)

Habitat

Lianeros

Pantano

Tierra firme

Figura 2. Mapa de vegetación, territorios de 8 bandadas mixtas y rutas de movimiento en dos diferentes días para una bandada mixta de sotobosque en la parcela de 50 ha, km 9 vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní.

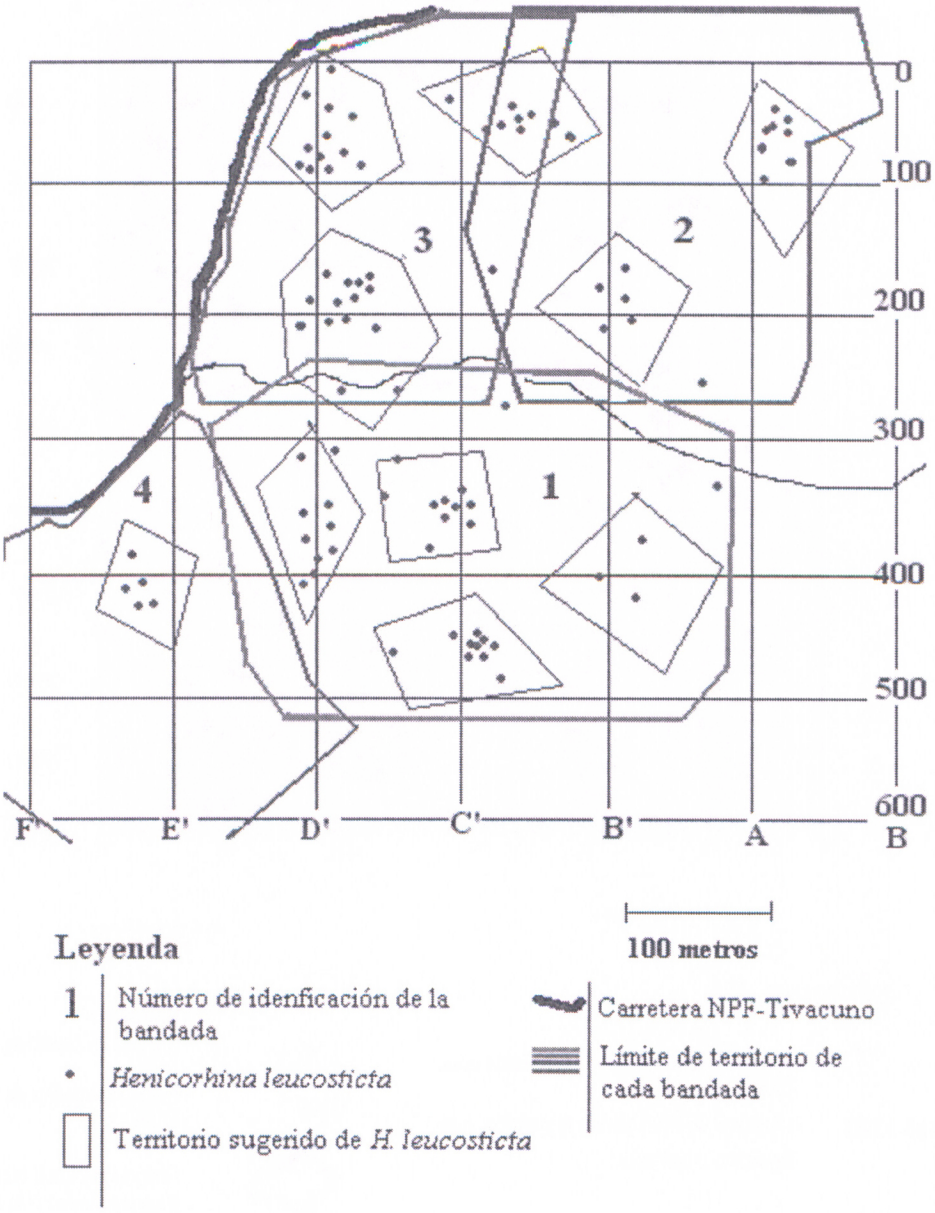
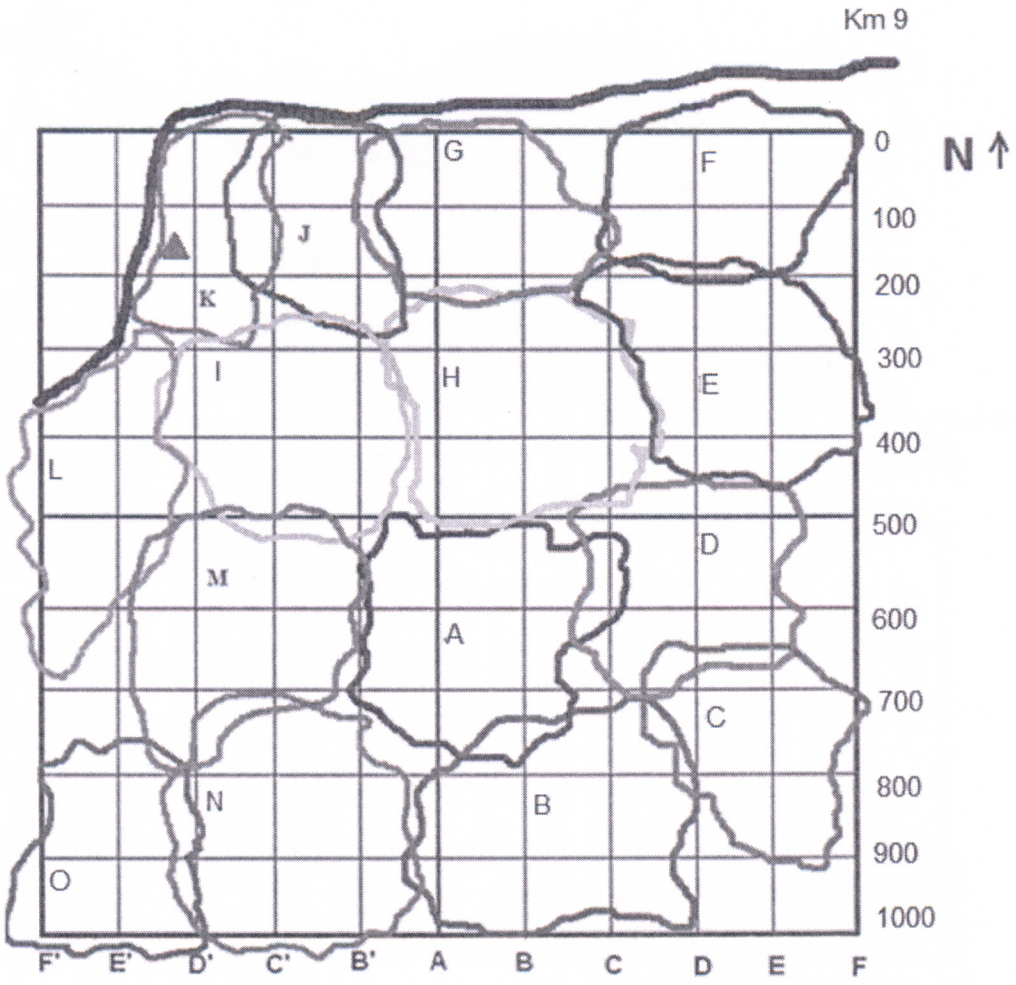


Figura 3. Sitios de ocurrencia de Henicorhina leucosticta, y una aproximación del tamaño de su territorio.



LEYENDA:

Límites: Este - Oeste. Línea F- F'
Norte – Sur. Línea 0-1000

Carretera NPF-Tivacuno

Torre de Observación

A-L Código de bandada

Límites de los territorios de las 15 bandadas en diferentes colores

Figura 4. Mapa de distribución y territorios de las 15 bandadas mixtas de sotobosque registradas en una parcela de 100 ha, ubicada en el km 9, vía NPF-Tivacuno, Parque Nacional Yasuní; elaborada con datos adicionales de tres áreas de 25 ha, analizadas por Buitrón (2005), Tobar (2006), Erazo (2010).

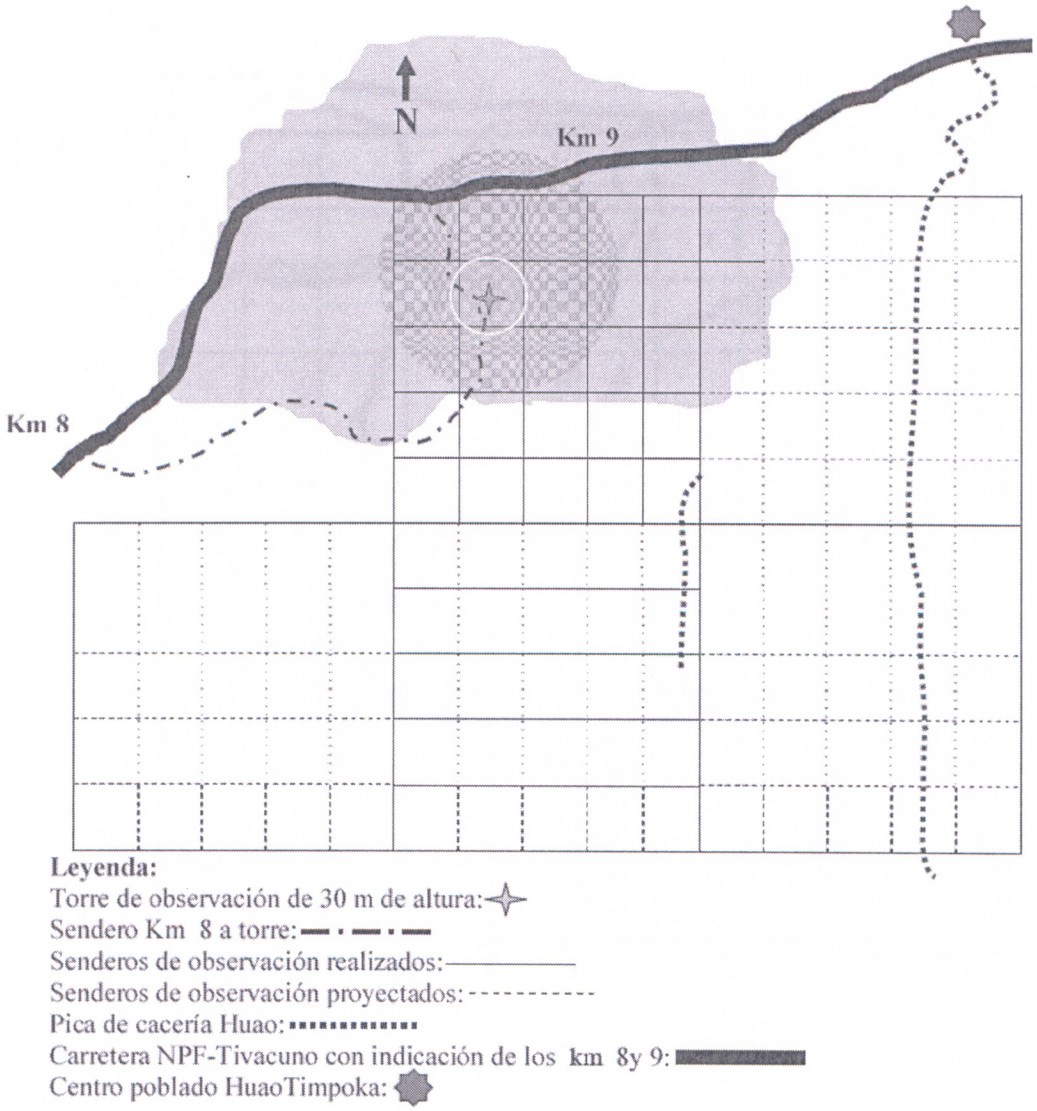


Figura 5. Diseño de la parcela de 150 ha del proyecto "Aves de Bandadas Mixtas". La parte sombreada muestra la distancia máxima de observación del dosel para la identificación de aves como loros, guacamayos, águilas y carroñeras; el círculo con cuadrícula es el área para analizar la abundancia temporal de loros y guacamayos; el círculo en amarillo muestra el rango de visión para las bandadas mixtas de dosel. Cada cuadrícula corresponde a 1 ha (10000 m2).

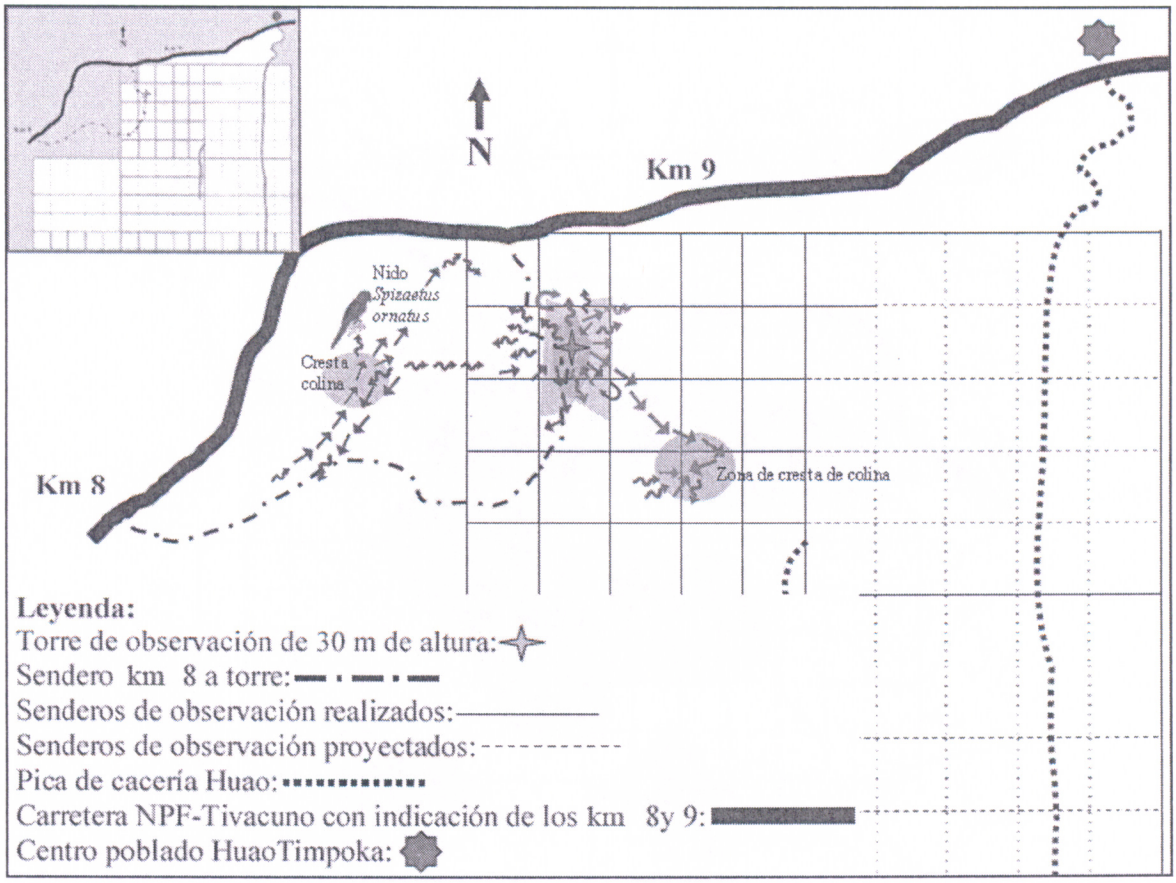


Figura 6. Movimientos de dos bandadas mixtas de dosel dentro de sus territorios. Cada territorio tuvo aproximadamente 10 ha de superficie. Nótese el solapamiento de los dos territorios alrededor de la Torre

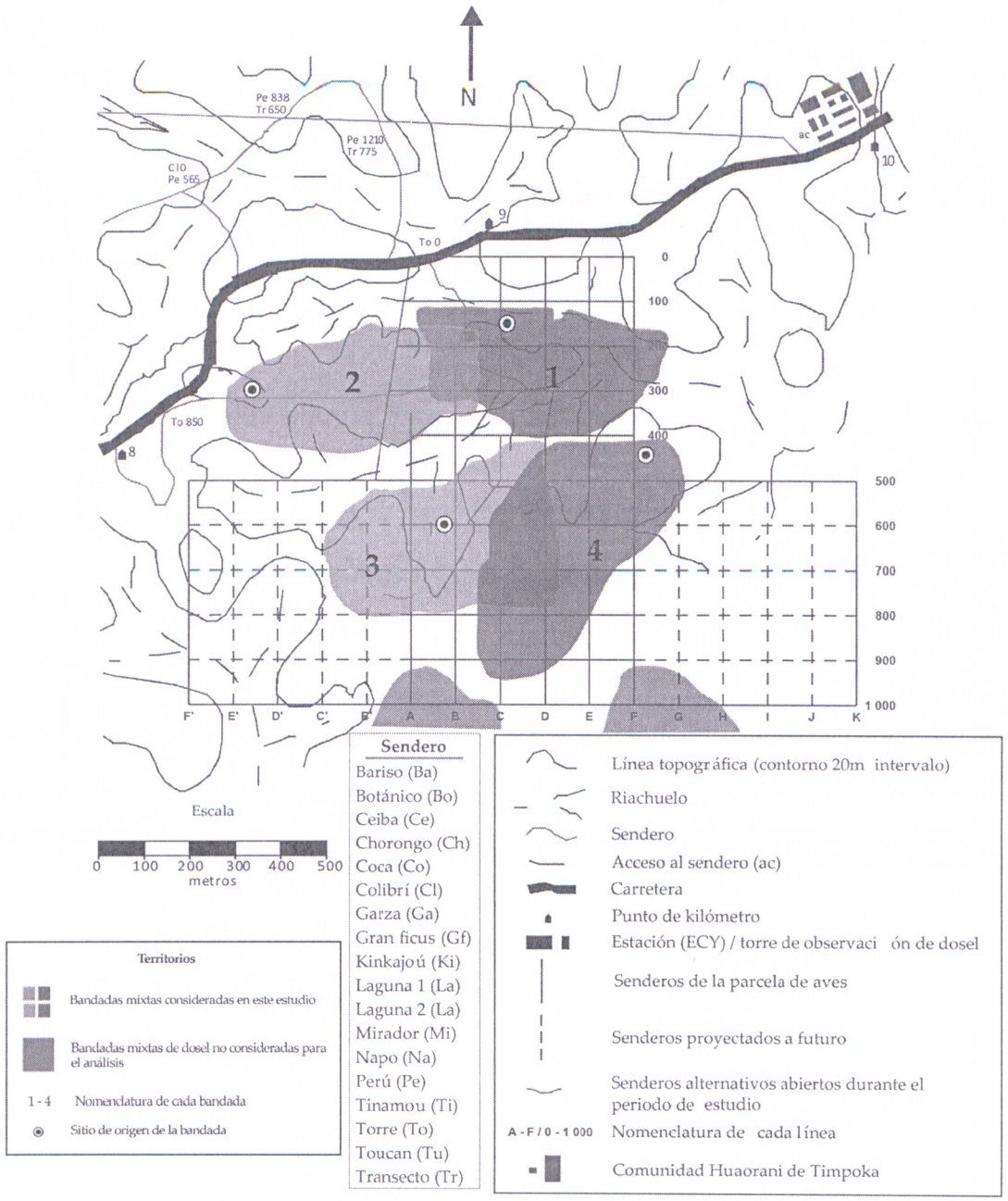


Figura 7. Distribución de los territorios para cada bandada, con sus respectivos sitios de formación (Realizado sobre el mapa modificado de F. Koester).

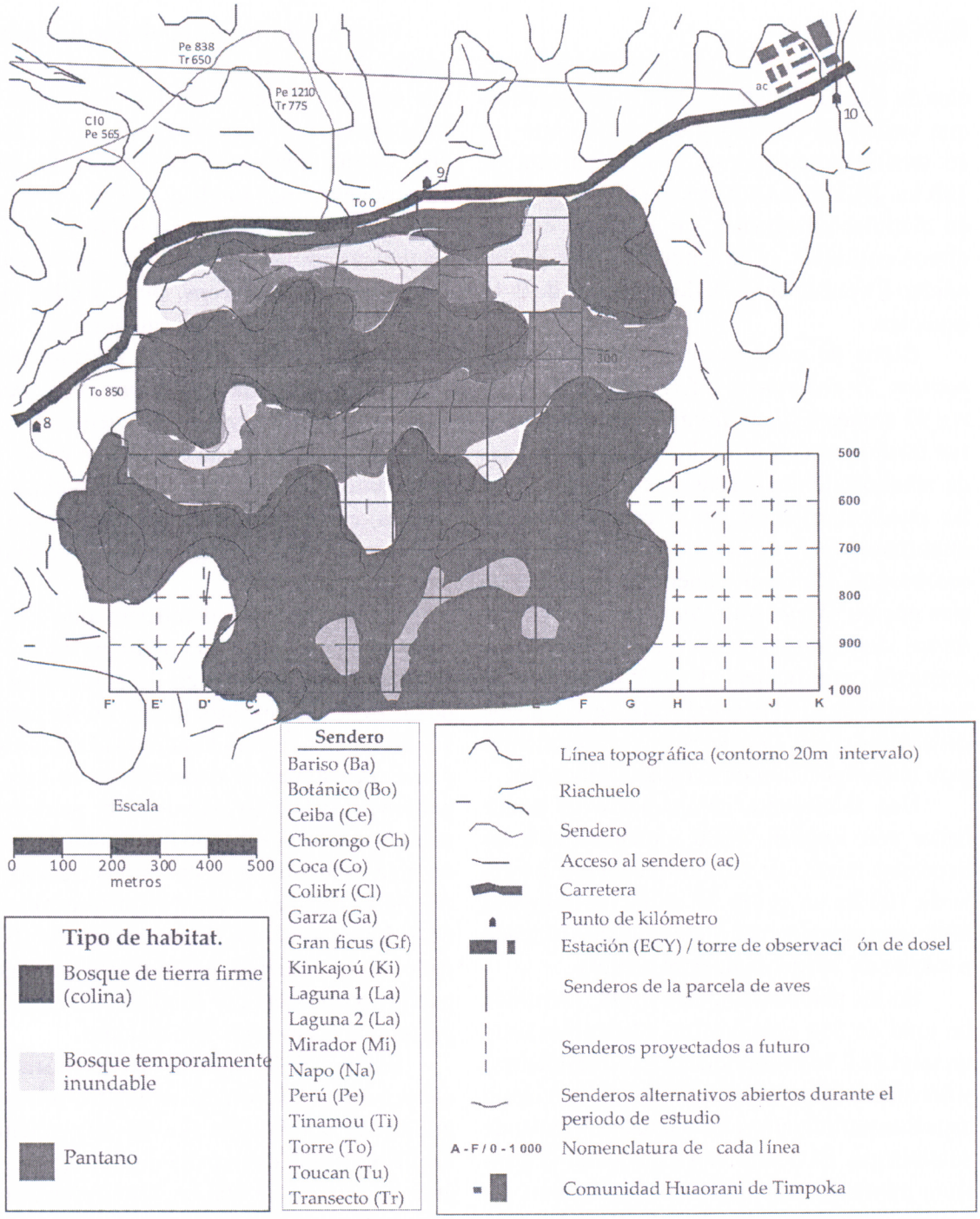


Figura 8. Mapa de distribución de los distintos tipos de hábitat considerados en y en los alrededores del área de estudio (realizado sobre el mapa modificado, elaborado por F. Koester).

DISCUSIÓN

Los participantes de las diferentes especies de aves en bandadas mixtas del sotobosque varían en número y categoría entre los 15 territorios encontrados en la parcela de 100 ha. Diferentes autores clasifican las aves en distintas categorías, sin embargo coincidimos con ellos en la categoría de especies núcleo ("core-species"), de alrededor de 9-12 especies.

Cinco de estas especies (*Thamnomanes caesius, T. ardesiacus, Myrmotherula axillaris, M. menetriesii, M. longipennis)*, coinciden sus territorios con el de las bandadas mixtas de sotobosque analizadas por nosotros, y se las puede considerar como características e importantes para la composición de aves de sotobosque. De igual manera las cuatro especies núcleo (*Xyphorhynchus ocellatus, X. guttatus, Automolus infuscatus, Glyphorynchus spirurus*), que ocupan de 2–3 territorios de las bandadas mixtas estudiadas, se las puede considerar como características e importantes para la composición de aves de sotobosque.

Una interesante comparación se puede hacer con English, 1998, quien estudió las bandadas mixtas de sotobosque en una parcela de 100 ha en el km 37 en la vía Pompeya NPF (una estación petrolera), un sitio ubicado a menos de 10 km de nuestra parcela.

En su parcela, English, 1998, identifica un total de 284 especies (en 43 familias) con un total de 2 159 individuos (2 115 residentes) y considera 98 especies (en 18 familias) como especies participantes de bandadas mixtas de sotobosque. Él define una especie de la bandada mixta de aves de sotobosque como: *(as having been seen following the flock for over 30 minutes and/or with the core of the flock for over 50 m and/or moving with the core of the flock on three separate occasions)* "aquella que ha sido observada siguiendo la bandada por un periodo de tiempo de más de 30 minutos, acompañando al núcleo de la bandada por más de 50 metros, y/o moviéndose con el núcleo de la bandada en más de tres ocasiones".

Pese a que la metodología de identificación de las especies de aves en las bandadas mixtas difieren entre las propuestas por English, 1998, y nuestra investigación (2001–2011), coincidimos en 8 especies núcleo de las 12 propuestas por English. Las 4 con las que diferimos son: *Hyloctistes subulatus, Philydor erythrocercus, Rhamphocaenus melanurus y Hylophilus ochraceiceps*, pues a ellas nosotros las ubicamos en otras categorías.

English, 1998, otorga a *Glyphorynchus spirurus* la categoría *understory flock species found frequently* (especie frecuente en sotobosque) y calcula a esta especie entre las más abundantes con más de 100 individuos (50 parejas) en su parcela de 100 ha. De esto podemos concluir que existen un estimado de 1 pareja por cada 2 ha.

Nuestro estudio demuestra que *G. spirurus* es una especie que participa en 2–3 diferentes bandadas mixtas de sotobosque; es decir, tiene un desplazamiento en un área de 15–20 ha siendo esta la actividad de la especie. Para estimar la densidad de la especie, partiendo de la actividad descrita, se debe tomar en cuenta el territorio que ocupa dentro de un área específica que, en ambos estudios, es de 100 ha de sotobosque. Nosotros estimamos de 5–6 parejas dentro de una parcela de 100 ha dado su movimiento, en contraste con las 50 parejas propuestas por English, 1998, en una parcela de las mismas dimensiones.

Erazo, 2010, registró 10 territorios de *Henicorhina leucosticta* en cuatro bandadas mixtas de sotobosque (en 25 ha), mientras English, 1998, estimó 25 individuos en su área de estudio de 100 ha. Una reflexión sobre el número de individuos de una especie merece más atención ya que los individuos capturados en redes no aclaran la densidad, más bien indican la actividad. Probablemente el error está en lo mencionado por English al momento de referirse a la captura de *Henicorhina leucosticta*: *Avoided mist nets, perhaps because of fine-grained knowledge of territory and slow movements through*

the forest "*Henicorhina leucosticta*: Evita su captura en redes, posiblemente por el conocimiento del territorio y su movimiento lento dentro del bosque".

English, 1998, además considera a *Thamnomanes ardesiacus* como:*found with virtually every understory flock*"encontrado virtualmente en cada bandada de sotobosque" y concluye que: "*called infrequently in a flock unless in an aggressive interaction with another flock. My impression was that T. ardesiacus had a limited role in flock structure, if any at all*" (Canta de manera poco frecuente dentro de una bandada a no ser que sea en una interacción agresiva con otra bandada. Mi impresión fue que *T. ardesiacus* tenía un papel limitado dentro de la estructura de la bandada, si acaso tenía alguno).

Esta opinión difiera claramente con la de Ojeda, 2011, pues en su investigación no solo identifica a *T. ardesiacus* como sub-líder en las bandadas estudiadas, sino que concluye que con sus comportamientos y cantos, el *T. ardesiacus* aporta en la dirección, cohesión, alarma y forrajeo de la bandada mixta de sotobosque.

A 20 km de distancia de nuestra parcela, Blake, 2007, investigó en dos parcelas de 100 ha la riqueza de las especies y composición de las aves de sotobosque observando y capturando las aves en redes de neblina (en las meses de febrero y abril durante 2002-2005) registrando un total de 285 y 281 especies, respectivamente en los dos "plots": Harpía y Puma. Un resultado muy similar a lo que obtuvo English, 1998, en su parcela de 100 ha con un total de 284 especies registradas.

En el estudio de Blake, 2007, no se considera un efecto de época de reproducción (febrero-abril), si existiese alguno, elemento que en nuestra investigación fue considerado con especial interés pues permite muestrear en distintas épocas del año y tener un mejor "snapshot" de la comunidad de aves en el sotobosque.

La metodología de Blake, 2007, ha sido muy distinta a la empleada en nuestros estudios, en donde seguíamos las distintas bandadas mixtas de sotobosque con las diferentes composiciones de sus participantes y mapeando los límites de cada uno de los 15 territorios en 100 ha. Blake, 2007, no intenta presentar estimaciones de la densidad de las especies, tal y como lo menciona: "rather, I present a snapshot (repeated across years) of the numbers of individuals detected, by sight or sound" (mejor dicho, yo presento un 'snapshot' (repetido a lo largo de los años) de los números de los individuos detectados, de vista o por sonido) y llega a un total de 15 943 y 15 857 registros ("detections"), números que dicen algo sobre las diferencias de la presencia si se analizan a nivel de especie.

Como aves características de sotobosque nuestro estudio toma en cuenta las especies líderes, *Thamnomanes caesius* y *T. ardesiacus*, en contraste con la apreciación de Blake quien tiene estas dos especies en un "ranking" de 6 y 13,en el 'plot' Harpía; y 2 y 21 en el 'plot' Puma, respectivamente. Estas especies tampoco constan en la lista de 20 especies indicadoras de los 'plots' Harpía y Puma, más bien, ninguna de las especies núcleos determinadas en nuestro estudio es incluida en la lista de indicadores de Blake, 2007, y solamente consta *Xyphorhynchus*, siendo en nuestro estudio una especie obligatoria en la bandada.

Blake y Loiselle, 2008, presentan datos sobre la supervivencia de aves de sotobosque con un promedio de 0.58. Nuestros datos de supervivencia son más bien anecdóticos ya que las recapturas fueron insuficientes para la mayoría de las especies, descubriendo que algunas vivieron más de 18 meses.

El cálculo de la variable de supervivencia efectivamente tiene relación directa con las capturas y recapturas, en donde ciertas especies de la parte superior del sotobosque caen con menor frecuencia en las redes de neblina, en comparación con las especies de la parte inferior del sotobosque. Entre las especies que

se encuentran en el estrato alto del sotobosque está *T. caesius,* mientras que *T. ardesiacus* es más frecuente de encontrar en el estrato bajo del sotobosque, tal y como se demuestra en nuestro estudio (Buitrón, 2005). Esto también se demuestra en los datos de Blake y Loiselle, 2008, donde la relación entre capturas y recapturas de las dos especies es de *T. caesius*108/18 versus *T. ardesiacus* 129/57.

Pese a esta coincidencia, nos parece que Blake y Loiselle deberían tomar en cuenta las diferencias de estratos en el momento de calcular la supervivencia de las aves de sotobosque, evitando el posible error del cálculo de la variable de supervivencia como relacionado exclusivamente con las variables de captura y recaptura.

Blake y Loiselle, 2009, capturaron 157 especies en 4 001 individuos, (en los dos 'plots' de 100 ha sumados), durante los meses febrero y abril en 2002–2005, mientras en nuestro estudio se capturaron 104 especies (en 24 familias) de 868 individuos durante ocho salidas con una duración de entre 15–30 días de trabajo de campo, entre agosto del 2001 y agosto del 2003, en un área de 25 ha.

En estos estudios y en anteriores (de Vries, 2001; Jaramillo y de Vries, 2002) las especies *Glyphorynchus spirurus, Pithys albifrons y Lepydothrix coronata* son capturadas en mayor número, relacionado con la actividad, sin ser especies con la mayor densidad.

Considerando la participación en las 15 bandadas de sotobosque registramos seis especies presentes en todas las 15 bandadas: *Thamnomanes caesius, T. ardesiacus*, *Myrmotherula longipennis, M. axillaris*, (Thamnophilidae), *Glyphorynchus spirurus* (Dendrocolaptidae), *Henicorhina leucosticta* (Troglodytidae), mientras 12 especies fueron presentes en 12–14 bandadas: *Monasa morphoeus* (Bucconidae), *Capito auratus* (Capitonidae), *Xenops minutus, Automolus infuscatus* (Furnariidae), *Xyphorhynchus guttatus* (Dendrocolaptidae), *Thamnophilus schistaceus, T. murinus, Hylophylax ochraceiceps* (Thamnophilidae), *Mionectes oleagineus* (Tyrannidae), *Lepidothrix coronata* (Pipridae), *Euphonia xanthogaster* (Thraupidae). Consideramos a estas 18 especies como las especies de aves características o indicadoras de bandadas mixtas de sotobosque.

En las cuatro bandadas mixtas del dosel participaron un promedio de 21 especies, y en total se registraron 94 especies participantes en las bandadas del dosel pertenecientes a 18 familias. Para caracterizar la bandada del dosel existen dos especies como líderes: *Lanio fulvus* (Thraupidae) y *Myiopagis caniceps* (Tyrannidae) y diez especies núcleo o participantes obligatorios: *Myrmotherula obscura, Euphonia xanthogaster, Saltator maximus, Hylophilus hypoxantus, Tachyphonus luctuosus, Tangara velia, Hemithraupis flavicollis, Myiopagis gaimardii, Capito auratus, Chlorophanes spiza*; estas 12 especies las consideramos como especies características o indicadoras de aves de bandadas mixtas de dosel.

CONCLUSIONES

- En la parcela de 100 ha en el km 9 de la vía NPF-Tivacuno en el PNY hay 15 bandadas mixtas de aves de sotobosque con un total de 143 especies de aves; y, 4 bandadas mixtas de aves de dosel con un total de 94 especies. Varias especies de dosel bajan al sotobosque y participan así en ambas bandadas de los dos estratos.
- Las diferencias en la composición de las especies y números de aves de las bandadas mixtas de sotobosque en la parcela de 100 ha demuestran el patrón mosaico del bosque en la Amazonia.
- La riqueza de especies de aves en una parcela de 100 ha en el Parque Nacional Yasuní, en la Amazonia ecuatoriana, después de un estudio de 10 años, alcanzó un registro de 358 especies.
- La especie líder de la bandada mixta de aves de sotobosque es *Thamnomanes caesius* con varios cantos distintos como: canto de dirección de la bandada, canto

de preparación, canto de alarma, canto de interrogación, cantos de estrés, cantos de forrajeo. *Thamnomanes ardesiacus* es importante como sub-líder con cuatro diferentes cantos: formación y ensamblaje, cohesión, alarma y forrajeo, asociados a sus comportamientos. La especie líder de la bandada mixta de aves del dosel es *Lanio fulvus*, en su ausencia funciona *Myiopagis caniceps* como líder. Por ende, estas cuatro especies merecen especial atención en programas de conservación.

- Concluimos también que 24 especies que obtuvieron más de 35 observaciones de forrajeo relacionado con la altura vertical en el sotobosque, lo hicieron en un rango de 0.41 m (*Henicorhina leucosticta*) a 13.5 m (*Capito auratus*). El rango del promedio de altura vertical de las bandadas mixtas fue más amplio al considerar también los promedios de las especies frecuentes, ocasionales y accidentales que se asociaron a las bandadas de sotobosque en menos ocasiones que las especies obligatorias y regulares.
- La extensión de los hábitats en el área de 50 ha fue de: 74 % (37 ha) bosque colinado de tierra firme, 9.5 % (4.8 ha) lianeros y 16.5 % (8.2 ha) de pantano, demostrando el patrón mosaico del bosque.
- Los territorios de las bandadas mixtas del dosel son más extensas que los de las bandadas mixtas de sotobosque: 12.5 a 15.4 versus 5.2 a 8.5 respectivamente, demostrando la estructura más compleja de la vegetación dentro del sotobosque.
- Analizamos las frecuencias de uso en 6 estratos: suelo, arbustos, sotobosque bajo, sotobosque alto, estrato medio y dosel; en gremios de aves insectívoras de 24 especies de bandadas mixtas de sotobosque: especies de probadoras de corteza (5 especies), atrapadores desde percha (4), probadores de hojas secas (5), buscadores de follaje (7), buscadores en epífitas (1) y buscadores de hojarasca (2); obteniendo datos sobre la diversidad de la participación de las aves en los estratos mencionados.
- Calculamos también que las rutas diarias de las bandadas mixtas de sotobosque en la época seca (agosto 2007) son más largas dentro de los territorios que las rutas en la época lluviosa (marzo 2008).
- Se calculó el tamaño del territorio de siete especies (dentro del territorio de la bandada) en un área de 25 ha, donde merece mencionarse que la especie *Henicorhina leucosticta* registró 10 territorios con un promedio de 1.02 ha.
- Se demuestra la importancia del comportamiento y canto del sub-líder *Thamnomanes ardesiacus* con la clasificación del canto en cuatro tipos: (1) formación y ensamblaje, (2) cohesión, (3) alarma y (4) forrajeo; reforzando la importancia de ésta especie en la bandada.
- De entre las cuatro especies con mayor número de recapturas se analizó detalladamente las épocas de muda y la presencia de parche de incubación, obteniendo como resultado que la presencia del parche de incubación se observó en los meses de diciembre a febrero, mientras que la muda de ala, cola y cuerpo ocurrió mayormente en agosto-septiembre. Esto es una clara indicación de que la época de anidación está en los meses de diciembre-febrero.
- *Glyphorynchus spirurus* se desplazó dentro de un área que cubrió tres diferentes territorios de bandadas mixtas del sotobosque, indicando que una especie puede participar en varios territorios de bandadas mixtas del sotobosque.
- Las dos bandadas mixtas del bosque de borde del dosel al lado de la carretera, son más similares entre ellas. De la misma manera las dos bandadas del bosque del interior; por lo tanto, hay diferencias notables de la influencia del ser humano en la ecología de las aves, al construir una carretera dentro de un área del bosque húmedo tropical.

- Es erróneo pensar que al deforestar unas cuantas hectáreas y quitar los territorios en los que las aves se encuentran, éstas podrán buscar en el "extenso bosque" otro sitio para sobrevivir. Este extenso bosque está en armonía con el entorno, adaptado a sus características, de tal manera que en las cien hectáreas contiguas a las deforestadas existen ya otras 15 bandadas mixtas de sotobosque y otras 4 bandadas mixtas de dosel, además de las diferentes especies que ocupen esas áreas. Esto es un hecho que debe tomar en cuenta la Biología de la Conservación.

AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) por apoyar y financiar el proyecto de avifauna durante todos estos años. Al Ministerio de Ambiente por permitirnos investigar en el Parque Nacional Yasuní. A los Directores de la Estación Científica Yasuní (ECY), Dr. Friedemann Koester, M.Sc. Pablo Jarrín, M. Sc. David Lasso y su personal por toda la ayuda logística y atención necesaria. A los colaboradores de campo: Anelio Loor, Wilson Loor, Milton Zambrano, Gabriel Grefa, Pablo Alvia, quienes delinearon y abrieron los senderos de los cuadrantes de 100 x 100 m, en total 22 km; los asistentes Augusto Sola, Rubén Jarrín, Daniela Tobar, Sofía Ruiz, Miguel Galarza, José Hidalgo, Fabián Falconí, Juan José Bravo, Margarita Baquero, Johanna Rodríguez, Carolina Portero, Esteban Guevara, Juan Galarza, David Donoso, José Parra, María José Pozo, Carlos Rodríguez, Salime Jalil, Miguel Durango, Gabriela Irazábal, Alicia Franco, Noemí Cevallos, Juan Carlos Crespo, Alejandro Saa, Héctor Cadena y los estudiantes de los múltiples cursos de Técnicas de Biología de Campo de la PUCE, a todos ellos por el trabajo de campo realizado. A Peter y Rosemary Grant quienes inspiraron a Tjitte de Vries, por el entusiasmo demostrado luego de su visita a Yasuní quienes, tras observar la riqueza del bosque tropical de la Amazonia, propusieron y alentaron la recopilación de los resultados de las once tesis de licenciatura, dirigidas en la PUCE. A las observaciones anónimas realizadas al documento borrador, pues sirvieron de base para mejorar la claridad del contenido del documento; y a Andrés Pazmiño por sus aportes en mejorar la estructura del documento, poniendo con mayor claridad y orden las ideas de los coautores y los resultados de sus investigaciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Baquero LE. 2003. Estructura y función de algunas vocalizaciones de *Thamnomanes caesius* (Thamnophilidae), líder de bandadas mixtas de sotobosque del bosque tropical en el Parque Nacional Yasuní. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 100 pp.

Baquero LE, Piedrahita P, Tobar M, Sánchez P, Serrano A, Buitrón G, Iglesias A & de Vries TJ. 2003. Cantos de movimiento, forrajeo, alarma y cortejo de *Thamnomanes caesius* en bandadas mixtas de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní. Pp. 127–128. En: Memorias. XXVII Jornadas Ecuatorianas de Biología "Pedro Núñez Lucio". Sociedad Ecuatoriana de Biología, Universidad Central del Ecuador, Quito.

Blake JG. 2007. Neotropical forest bird communities: a comparison of species richness and composition at local and region scales. *Condor*, **109**: 237–255.

Blake JG y Loiselle BA. 2008. Estimates of apparent survival rates for forest birds in eastern Ecuador. *Biotropica*, **40**(4): 485–493.

Blake JG y Loiselle BA. 2009. Species composition of neotropical understory bird communities: local versus regional perspectives based on capture data. *Biotropica*, **41**(1): 85–94.

Buitrón G. 2005. Competencia interespecífica en aves de bandadas mixtas de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní, Amazonia ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 167pp.

Buitrón G, Piedrahita P, Tobar M, Baquero LE, Sánchez P, Serrano A, Iglesias A y de Vries TJ. 2003. Dietas y composición de forrajeo de aves de sotobosque formadoras de bandadas mixtas en el Parque Nacional Yasuní. Pp. 128–129. En: Memorias. XXVII Jornadas Ecuatorianas de Biología "Pedro Núñez Lucio", Sociedad Ecuatoriana de Biología, Universidad Central del Ecuador, Quito.

English HP. 1998. Ecology of mixed species understory flocks in Amazonian Ecuador. *Doctoral Thesis*, University of Texas, Austin, USA.

Erazo MJ. 2010. Estructura social y dinámica de bandadas mixtas de aves de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní, Amazonia ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. Pp. 85.

Greenberg R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed species flocks of forest birds. En: On the Move: Horo and Why Animals Travel in Groups. Eds. S Boinski y PA Garber, pp 521-568. Princeton University Press. Princeton, New Jersey., USA.

Iglesias A. 2007. Efectos de varios factores bióticos y abióticos en la composición y utilización de territorios de bandadas mixtas de dosel en una parcela de 50 ha en el Parque Nacional Yasuní. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 156 pp.

Jaramillo J. y de Vries TJ. 2002. Estudio de Flora y Fauna en el Bloque 31, Parque Nacional Yasuní. Ministerio del Ambiente - PUCE, Quito, Ecuador.

Melo C. 2000. Avifauna asociada a *Cedrelinga catenaeformis* (Mimosaceae) en el Parque Nacional Yasuní, Amazonia Ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 135pp.

Moyniham M. 1962. The organization of probable evolution of same mixed-species flocks of Neotropic birds. Smithsonian Micellaneous Collections, 143:1-40.

Munn CA. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. *Ornithological Monographs*, **36**:683–712.

Mum CA y Terborgh JW. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. Condor, 81: 338-344.

Ojeda I. 2011. Composición de bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha del Parque Nacional Yasuní, Amazonia Ecuatoriana y la influencia del canto de *Thamnomanes ardesiacus* (Thamnophilidae) en su cohesión. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. Pp. 110.

Piedrahita P 2007. Aspectos socio–ecológicos de bandadas mixtas de dosel en el bosque tropical del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. Pp. 131.

Piedrahita P, Tobar M, Baquero L, Sánchez P, Serrano A, Buitrón G, Iglesias A y de Vries TJ. 2003. Composición de bandadas mixtas de dosel en el bosque tropical lluvioso del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. Pp. 152–153. En: Memorias. XXVII Jornadas Ecuatorianas de Biología "Pedro Núñez Lucio". Sociedad Ecuatoriana de Biología. Universidad Central del Ecuador, Quito.

Piedrahita P, de Vries TJ, Tobar M y Sánchez P. 2003. Aves de Dosel y composición de bandadas mixtas en el bosque tropical del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Revista de la Pontificia Universidad Católica*, **71**:185–199.

Piedrahita P, Iglesias A, Tobar M, Buitrón G, Serrano A, Baquero L, Erazo MJ, Ojeda I, Sánchez P y de Vries TJ. 2012. Lista anotada de la avifauna en una parcela de 100 ha y en los alrededores de la Estación Científica Yasuní, Parque Nacional Yasuní, Ecuador (en esta edición).

Powell GVN. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid–elevation forest. *Auk*, **96**: 375–390.

Sánchez P. 2008. Biología reproductiva del águila adornada, *Spizaetus ornatus* (Accipitridae, Falconiformes), en el Parque Nacional Yasuní, Amazonia ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 93 pp.

Serrano A. 2006. Morfometría, correlaciones entre muda y parche de incubación y movimientos de aves de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 89 pp.

Silva F. 2000. Avifauna relacionada a *Inga bourgonii*, *I. edulis* e, *I. marginata*, y a *Parkia balslevi* y *P. multijuga* en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 122pp.

Terborgh J, Robinson S, Parker T, Munn C y Pierpont M. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* **60**: 213–238.

Tobar M. 2006. Movimiento, composición y territorio de bandadas mixtas de sotobosque en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Tesis de Licenciatura*, PUCE. 122 pp.

Tobar M, de Vries TJ, Piedrahita P, Baquero L, Sánchez P y Serrano A. 2003 Composición y territorio de bandadas mixtas de sotobosque en el bosque tropical del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador*, **71**: 167–184.

de Vries Tj. 2001a. Las joyas escondidas en el sotobosque de la Amazonía Ecuatoriana: la avifauna que pocos conocen. *Nuestra Ciencia*, 3: 31–34. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, PUCE, Quito.

de Vries TJ. 2001b. Bird diversity in Ecuadorian cloud forests– Why are there so many hummingbirds and tanagers? En: Epiphytes and Canopy Fauna of the Otonga Rain Forest (Ecuador). Results of the Bonn–Quito Epiphyte Project.Funded by the Volkswagen Foundation (Vol 2 of 2).J. Nieder& W. Barthlott (eds.). Pp. 301–309.

de Vries TJ. 2007. La Historia Natural del Elanio Bidentado, *Harpagus bidentatus*, en el Bosque del Río Toachi, Otongachi, Pichincha. *Nuestra Ciencia*, **9**: 59–60.

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