

# Composición, estructura y rol social de las bandadas mixtas de aves de la selva montana de Yungas, provincia de Tucumán, Argentina

Fanjul, María Elisa<sup>1,2</sup>; Echevarria, Ada L.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina.  
marel79@yahoo.com.ar, mefanjul@lillo.org.ar

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina.

► **Resumen** — Las Bandadas Mixtas (BM) son asociaciones de diferentes especies de aves que se forman como estrategia para aumentar la eficiencia de forrajeo y reducir el riesgo de predación. Se determinó la estructura, composición y organización social de las BM de la Selva Montana de Yungas de Tucumán, Argentina. El estudio se realizó desde junio a agosto de 2006, 2007 y 2009, en el Parque Sierra de San Javier, Parque Nacional Campo de los Alisos y Finca Higuera. En cada sitio se realizaron visitas diarias, sumando un total de 90 muestras. Se especificó riqueza, abundancia, uso de estrato y sustrato de los participantes. Se observaron 124 BM, con 45 especies registradas. Según la ocurrencia y comportamiento se determinaron cuatro especies núcleos: *Chlorospingus flavopectus*, *Syndactyla rufosuperciliata*, *Phylloscartes ventralis* y *Basileuterus culicivorus*. En promedio, las BM estuvieron conformadas por tres a cinco especies, con un rango de 2 a 13 especies/BM. El sustrato más utilizado fue el follaje y el estrato más usado fue de 2 a 4,9 m. La conformación de BM durante la época desfavorable de búsqueda de alimento y detección de predadores (otoño-invierno) sería una táctica importante en las aves de Yungas de Tucumán, principalmente en el Parque Sierra de San Javier.

**Palabras clave:** Bandadas Mixtas, Aves, Especies Núcleos, Yungas, Tucumán.

► **Abstract** — "Composition, structure and social role of mixed species flocks of the subtropical mountain forest, Tucumán, Argentina". Mixed-species flocks (BM) are associations of different species of birds that form as a strategy to increase the efficiency of foraging and to reduce the risk of predation. The aim of this study was to determine the structure, composition and social organization of BM in the Subtropical Mountain Forest of Yungas, Tucumán, Argentina. Three sampling sites were determined: Sierra de San Javier Park, Campo de los Alisos National Park and Higuera Farm. Daily visits were conducted, from June to August 2006, 2007 and 2009, obtaining 90 samples. The richness and abundance of the flocks were identified as well as stratum and substrate used. One hundred and twenty four BM were observed, totalling 45 known species. Four nuclear species were detected, *Chlorospingus flavopectus*, *Syndactyla rufosuperciliata*, *Phylloscartes ventralis*, and *Basileuterus culicivorus*. On average the flocks were composed of three to five species, with a range of 2 to 13 species/BM. Foliage was the substrate most used with most used strata going from 2 to 4,9 m. Flock formation would be an important tactic for birds in the subtropical mountain forest of Tucumán to find food and avoid predators during the fall-winter seasons, mainly in the Sierra de San Javier Biological Park.

**Keywords:** Mixed-species flocks, Birds, Nuclear Species, Yungas, Tucumán.

## INTRODUCCIÓN

Las bandadas mixtas de aves son asociaciones de individuos, parejas o grupos de dos o más especies que se desplazan juntas y se alimentan en grupo (Morse, 1970; Munn y Terborgh, 1979; Powell, 1979; Hutto, 1994).

Principalmente esta asociación está dada por especies insectívoras y en segunda medida por especies omnívoras, frugívoras y/o granívoras (Morse, 1970; Hutto, 1994; Gram, 1998; Thiollay, 1999; Hino, 2000). En dichas bandadas, las especies desempeñan diferentes roles y reciben variados beneficios de dicha asociación (Munn, 1983). Numerosas son las hipótesis de causa de for-

mación de las mismas, siendo las dos siguientes las más relevantes: a) se forman como estrategia para aumentar la eficiencia de forrajeo y b) se forman para reducir el riesgo de predación (Moynihan, 1962; Morse, 1970; Powell, 1985; Hutto, 1988; Valburg, 1992; King y Rappole, 2000).

Las bandadas mixtas han sido observadas y estudiadas a lo largo de casi todos los continentes y en diferentes ambientes (Greig-Smith, 1978; Bell, 1982; Hutto, 1987; Latta y Wunderle, 1996; Thiollay, 1999; Hino, 2000; Develey y Stouffer, 2001; Tellería *et al.*, 2001; Farley *et al.*, 2008; Hsieh y Chen, 2011). En la región neotropical, han sido estudiadas desde los bosques tropicales de México (Gram, 1998), la Amazonía (Munn y Terborgh, 1979; Jullien y Thiollay, 1998), la selva Atlántica (Machado, 1999; Develey y Peres, 2000), el Cerrado (Tubelis, 2007), en los Andes (Herzog *et al.*, 2002; Bohórquez, 2003) y en la Patagonia (Ippi y Trejo, 2003). En las regiones subtropicales y templadas se forman con mayor frecuencia durante el otoño e invierno (época no reproductiva), cuando las condiciones climáticas son desfavorables y el recurso alimenticio generalmente es escaso y prácticamente desaparecen con el inicio de la época reproductiva (Morse, 1970; Croxall, 1976; Hutto, 1994; Gram, 1998; Vides-Almonacid, 1993; Maldonado-Coelho y Marini, 2003; Harrison y Whitehouse, 2011). Generalmente, pueden estar formadas no sólo por especies de aves residentes, sino también por especies migratorias, tanto las que realizan desplazamientos latitudinales como altitudinales (Morse, 1970; Ewert y Askins, 1991; Gram, 1998).

Las especies que conforman las bandadas pueden ser categorizadas según el rol de comportamiento que cumplen dentro de la misma en especies núcleo o líderes, especies secundarias y ocasionales (Moynihan, 1962; Morse, 1970; Hutto, 1994; Rappole, 1995; Maldonado-Coelho y Marini, 2000; Martínez, 2003). Además, entre las diferentes actividades que cumplen los miembros están las especies centinelas y las especies buscadoras. Las especies centinelas son las primeras en dar la alarma ante el acercamiento de

un potencial predador. Las especies buscadoras de insectos son especies inquietas (generalmente líderes) que realizan maniobras de búsqueda y captura de presas, provocando la caída de muchas de ellas y de esa manera otras especies aprovechan el alimento (generalmente especies secundarias u ocasionales) (Munn y Terborgh, 1979; Munn, 1983).

Los bosques andinos tropicales y subtropicales, distribuidos latitudinalmente sobre la vertiente oriental de los Andes, conformados por bosques nublados y selvas montañas, contienen una alta diversidad de aves (Haffer, 1987; Fjeldså, 1995; Stotz *et al.*, 1996; Malizia *et al.*, 2005). En la actualidad, estos bosques están considerados como uno de los sistemas naturales más frágiles ante la intervención humana, especialmente por procesos de degradación, sobreutilización y conversión en sistemas agrícolas y de pastoreo (Brown *et al.*, 2006).

En el noroeste de la Argentina y el sur de Bolivia se encuentra el límite sur de distribución de los Bosques Andinos Yungueños de América del Sur; son bosques húmedos subtropicales con precipitaciones concentradas en el período estival (noviembre-marzo). En conjunto con la selva misionera, estos dos núcleos selváticos, de similar superficie, representan menos del 2 % de la Argentina continental, pero acumulan más del 50 % de la biodiversidad del país (Brown *et al.*, 1993). En la Argentina, las Yungas ocupan una superficie estimada actual de 5.200.000 ha. Se extienden desde la frontera con Bolivia (23° de latitud Sur), distribuyéndose en Argentina por las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán y Catamarca (29° de latitud Sur) (Brown y Kappelle, 2001; Brown *et al.*, 2006; Malizia *et al.*, 2012). Producto de la disposición a lo largo del gradiente latitudinal, las Yungas se caracterizan por presentar un empobrecimiento paulatino de la diversidad biológica, principalmente en aves, mamíferos y árboles (Brown y Kappelle, 2001).

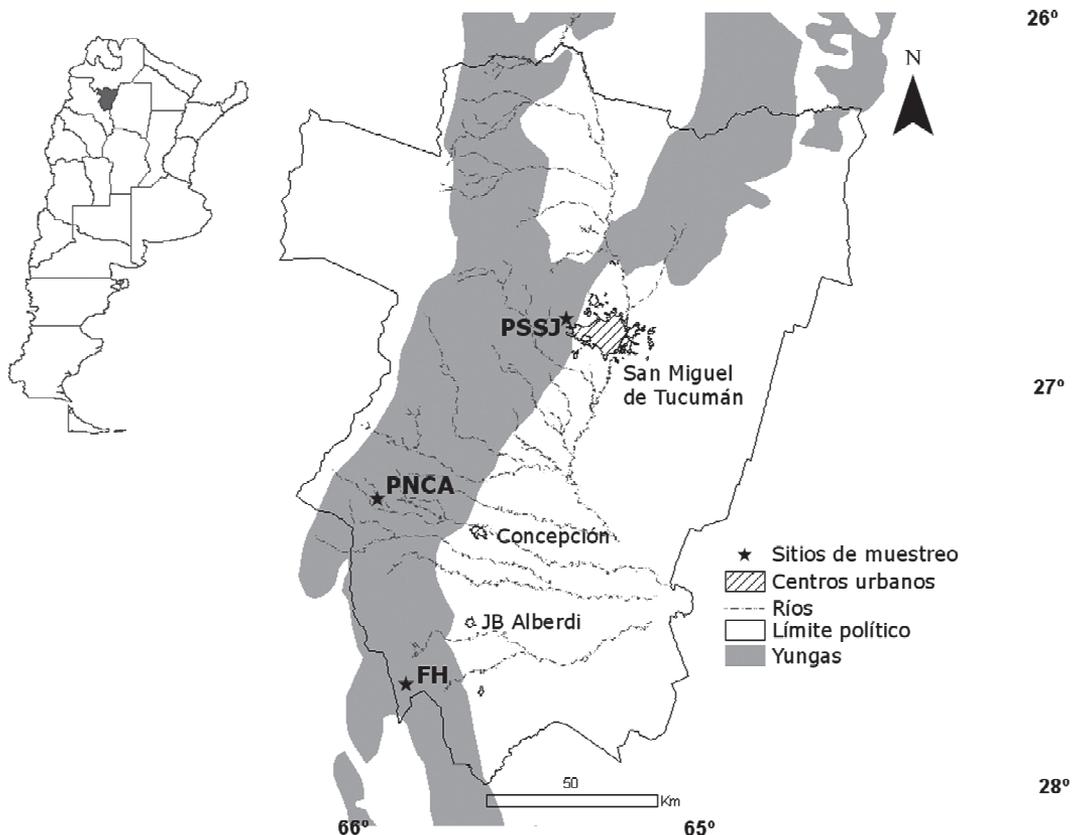
Es notable la escasez de estudios sobre las bandadas mixtas asociadas a la selva montana de Yungas en Argentina. Vides Almonacid (1993), Capllonch (1996) y Mangini y

Fanjul (2013) describen que la estrategia de participar de una bandada es principalmente utilizada durante la temporada seca de otoño e invierno de esta región. El conocimiento sobre las bandadas de la selva montana de Yungas en Argentina y particularmente de la provincia de Tucumán, son escasos, por lo que los objetivos del presente trabajo fueron: (1) definir la estructura y composición de especies dentro de una bandada mixta; (2) describir la variación de la composición y estructura según el gradiente latitudinal de las selvas de montaña de Yungas de la provincia de Tucumán; (3) describir el uso de hábitat por parte de los miembros de las bandadas y la variación de preferencia de hábitat de las especies y (4) describir la organización social.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

Se definieron tres sitios de estudio para la provincia de Tucumán: Parque Sierra de San Javier ( $26^{\circ} 47' S - 65^{\circ} 20' W$ , 930 msnm, Dpto. Yerba Buena), Parque Nacional Campo de los Alisos ( $27^{\circ} 20' S - 65^{\circ} 46' W$ , 1044 msnm, Dpto. Chicligasta) y Finca Higuierilla ( $27^{\circ} 45' S - 65^{\circ} 48' W$ , 898 msnm, Escaba, Dpto. J. B. Alberdi) (Fig. 1). Los sitios pertenecen a la provincia fitogeográfica de las Yungas, dentro del distrito de Selva Montaña, el cual se ubica entre los 700 y 1500 msnm aproximadamente (Cabrera, 1976). Éste es el piso altitudinal de máxima humedad dentro de las Yungas. Presenta precipita-



**Figura 1.** Mapa de ubicación de los sitios de estudio en la provincia de Tucumán, Argentina. Referencia: (PSSJ) Parque Sierra de San Javier; (PNCA) Parque Nacional Campo de los Alisos; (FH) Finca Higuierilla.

ciones anuales entre 1500 y 3000 mm, siendo el más diverso tanto en especies vegetales como animales, en relación a los otros pisos altitudinales yungueños (bosque montano y selva pedemontana). Presenta una gran riqueza de especies leñosas tales como: horco molle (*Blepharocalyx salicifolius*), laurel (*Cinnamomum porphyrium*), cedro (*Cedrela lilloi*), nogal (*Juglans australis*), arrayán (*Eugenia uniflora*). Todos los sitios estuvieron ubicados en la Selva Montana, entre los 900 y 1050 msnm. Los sitios se caracterizaron por estar en buen estado de conservación y con todos los estratos típicos de las selvas montanas desarrollados (herbáceo, arbustivo, arbóreo inferior, medio y superior).

#### RELEVAMIENTO DE AVES

Se realizó desde junio a agosto de 2006, 2007 y 2009. En cada sitio se realizaron visitas diarias durante 4 h a la mañana y 3 h a la tarde (Bibby *et al.*, 1993). Las recorridas se realizaron a lo largo de 10 sendas de muestreos separadas entre sí al menos por 1 km, siendo visitadas aleatoriamente, sumando un total de 90 muestras entre los tres sitios. Cuando se realizaba contacto con una bandada, se la seguía por un lapso máximo de 10 minutos, una vez finalizado el tiempo de observación se retornaba a la senda y se continuaba con el recorrido. Se especificaba riqueza y abundancia por bandada; uso de estrato más utilizado (sotobosque 0 a 1,9 m; dosel bajo 2 a 4,9 m; dosel medio 5 a 9,9 m y dosel alto más de 10 m) y sustrato más utilizado por los individuos observados, hojarasca, corteza, follaje y epífita (bromelias, musgos, líquenes). Además se tuvo en cuenta la parte del follaje (ramas leñosas gruesas, ramas leñosas finas, ramas de herbácea y hojas), las técnicas de forrajeo (a) Trepadores: especies que trepan los troncos de los árboles; b) Buscadores: especies que realizan maniobras de búsqueda de alimento, saltan de rama en rama, quedan momentáneamente observando a su alrededor hasta picar en el follaje y hojarasca; c) Vuelo acrobático: vuelan hacia arriba desde una percha y regresan luego al mismo lugar; d) Vuelo elástico: vuelan hacia arriba desde una percha,

capturan la presa y vuelven al mismo lugar) (Remsen y Robinson, 1990) y el rol social que cumplía cada individuo.

Para determinar el rol social se siguieron los criterios de Moynihan (1962) y Maldonado-Coelho y Marini (2000). En base a la frecuencia de ocurrencia de las diferentes especies en las bandadas y a las características de comportamiento de las mismas, se determinaron tres categorías, especies líderes o núcleos, secundarias y ocasionales: a) especies líderes contribuyen a la formación y/o al mantenimiento de las bandadas mixtas. Se encuentran en más del 50 % de las mismas en un área y gracias a su comportamiento determinan la dirección de los integrantes de la bandada. Se desplazan por todos los estratos, tanto del dosel como del sotobosque y se caracterizan por presentarse en el frente de la bandada, con plumajes opacos y poco llamativos pero con ceja o manchas en la cara de color blanco o crema; son activas y ruidosas y tienen llamados fuertes y distintivos (Moynihan, 1962; Morse, 1970; Hutto, 1994; Rappole, 1995; Maldonado-Coelho y Marini, 2000; Martínez, 2003); b) especies secundarias: presentes entre 10 y 50 % de ocurrencia en las bandadas, son menos activas y están generalmente cerca o detrás de las especies líderes, siguiendo su desplazamiento y aprovechando la búsqueda de alimento de las mismas; c) especies ocasionales: tienen una frecuencia de ocurrencia de menos 10 % en las bandadas; generalmente se retiran últimas y son más indiferentes a la actividad de las especies líderes (Moynihan, 1962; Morse, 1970; Hutto, 1994; Rappole, 1995; Maldonado-Coelho y Marini, 2000; Martínez, 2003).

#### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para determinar la similitud de la composición de especies entre los sitios, se utilizó el Índice de Similitud de Sorensen (Magurran, 1989), con datos cualitativos de presencia/ausencia de especies. Para evaluar si existen diferencias en cuanto a la composición de especies participantes de bandadas entre los sitios, se realizó el análisis multivariado no paramétrico Multiresponse Permu-

tation Procedures (MRPP); se utilizó una distancia de Bray-Curtis para medir la distancia entre los sitios (McCune y Grace, 2002). El análisis fue realizado en R (R Development Core Team, 2013) usando el paquete 'vegan'.

Para comparar la estructura (número de bandadas mixtas, número de especies y abundancia) entre los sitios se realizó un análisis no-paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar 1996) con un  $\alpha = 0,05$ . Para analizar las preferencias de uso de estratos y sustratos entre las especies se aplicó el índice de preferencia de hábitat ( $P_i$ ) siguiendo el criterio de Duncan (1983) y Latino y Beltzer (1999). Donde  $P_i = \log((V_i/A_i) + 1)$ ,  $V_i$  es el porcentaje de individuos registrados en cada unidad de ambiente y  $A_i$  es el porcentaje de cobertura correspondiente a cada unidad de ambiente. En este índice los resultados con valores superiores a 0,30 indican una alta preferencia por una determinada unidad estructural (sustrato o estrato), en tanto que los valores inferiores señalan una menor selectividad. El análisis fue realizado en HaviStat (Montenegro y Acosta, 2008).

Para clasificar a la avifauna en base a su hábito alimenticio y determinar los gremios tróficos, se utilizaron datos bibliográficos (Canevari *et al.*, 1991; Vides-Almonacid, 1993; Blake y Rougès, 1997; Giannini, 1999; Malizia, 2001; Rougès y Blake, 2001; Rougès, 2003; Nores com. pers.). Los gremios

que se diferenciaron fueron: insectívoros, frugívoros, granívoros, nectarívoros, omnívoros o una combinación de los mismos. Para la clasificación taxonómica se utilizó Remsen *et al.*, 2015.

## RESULTADOS

Se observaron 124 bandadas mixtas, con un total de 45 especies registradas. En promedio, las bandadas estuvieron compuestas entre tres a cinco especies y por cinco a ocho individuos cada una. Se encontraron representadas 16 familias. Tyrannidae y Thraupidae con siete especies fueron las que presentaron mayor riqueza. Se observaron en total 893 individuos, *Syndactyla rufosuperciliata* fue la especie más abundante (109 individuos), seguido por *Chlorospingus flavopectus* (95), *Phylloscartes ventralis* (90), *Basileuterus culicivorus* (75), *Myioborus bruniceps* (74) y *Turdus rufiventris* (69) (Apéndice).

El Parque Sierra de San Javier, registró el mayor número de bandadas mixtas (51), les siguieron Finca Higuerilla y Parque Nacional Campo de los Alisos (46 y 27 respectivamente). En promedio, las bandadas estuvieron conformadas entre tres a cinco especies, con un rango de 2 a 13 especies por bandada. El registro de mayor número de especies participantes y el de mayor número de individuos dentro de una bandada se dio en Finca Higuerilla (Tabla 1).

**Tabla 1.** Datos generales de las bandadas mixtas en los sitios de estudio de la provincia de Tucumán, Argentina.

	Parque Nacional		
	Parque Sierra de San Javier	Campo de los Alisos	Finca Higuerilla
Nº Total Bandadas Mixtas (BM)	51	27	46
Nº Total de Especies	27	24	34
Promedio Especie/BM	4,53 ± 2,48	3,30 ± 1,27	5,11 ± 2,73
Promedio Individuo/BM	7,53 ± 4,20	5,26 ± 2,63	8,04 ± 5,49
Nº Mínimo Especie/BM	2	2	2
Nº Máximo Especie/BM	13	7	13
Nº Mínimo Individuo/BM	2	2	2
Nº Máximo Individuo/BM	21	12	25
Estrato más usado	2-4,9 y 5-9,9 m	2-4,9 m	2-4,9 m
Sustrato más usado	Follaje	Follaje	Follaje

La similitud en la composición de especies entre los tres sitios fue del 65 % según el índice de Sorensen. De acuerdo al MRPP la composición de las bandadas mixtas entre los diferentes sitios es diferente a lo largo del gradiente de distribución ( $T = -8,19$ ;  $A = 0,054$ ;  $p < 0,0001$ , Tabla 2). El análisis no-paramétrico de Kruskal-Wallis determinó que existen diferencias significativas entre los sitios en el número de especies e individuos de las bandadas mixtas ( $H = 8,74$ ;  $p < 0,01$  y  $H = 6,70$ ;  $p = 0,034$ , respectivamente). El test a posteriori determinó que la diferencia está dada, en ambos casos, por el sitio Parque Nacional Campo de los Alisos.

El estrato más utilizado en porcentaje fue el estrato de dosel medio (31,94 %), seguido por dosel bajo (26,88 %), sotobosque (26,65 %) y dosel alto (14,56 %). El Índice de preferencia de hábitat por especie ( $P_i$ ) mostró, por ejemplo, una preferencia de uso de sotobosque de *Arremon flavirostris*, *Sicalis flaveola*, *Synallaxis frontalis* ( $P_i = 0,7$ ); para el dosel medio, por ejemplo, *Phaeomyias murina*, *Ochthoeca leucophrys* y *Amazilia chionogaster* ( $P_i = 0,6$ ); para el dosel bajo *Pachyramphus viridis*, *Saltator aurantirostris* y *Pipraeidea melanonota* ( $P_i = 0,7$ ) y nueve especies presentaron un elevado índice de preferencia ( $P_i = 0,9$ ) en relación al dosel alto, *Sporagra magellanica*, *Euphonia cyanocephala*, *E. chlorotica*, *Piranga flava*, *Thlypopsis sordida*, *Pipraeidea bonariensis*, *Cyclaris gujanensis*, *Cyanocorax chrysopterus* y *Camptostoma obsoletum* (Apéndice).

El sustrato más utilizado en porcentaje, por todas las especies, fue el follaje (80,63 %), seguido por corteza (10,30 %), hojarasca (7,39 %) y epífita (1,70 %). Dentro de follaje, rama leñosa fina fue el más utilizado (45,28 %), seguido por hoja (26,11 %), rama leñosa gruesa (20 %) y tronco herbácea (8,61 %). El Índice de preferencia de hábitat por especie ( $P_i$ ) mostró, por ejemplo, una preferencia de uso de la hojarasca de cinco especies, entre ellas, *Atlapetes citriniellus* ( $P_i = 0,8$ ), *Arremon flavirostris* ( $P_i = 1,1$ ) y *Sicalis flaveola* de ( $P_i = 1,2$ ). De las nueve especies que utilizaron preferentemente corteza, sólo dos fueron exclusivas, *Colaptes rubiginosus* y *Campephilus leucopogon* ( $P_i = 1$ ) y siete especies usaron el sustrato epífita, pero ninguna de manera exclusiva (Apéndice). Prefirieron rama leñosa gruesa 15 especies, seis especies de forma exclusiva *Sporagra magellanica*, *Euphonia chlorotica*, *Cyclaris gujanensis*, *Saltator aurantirostris*, *Pipraeidea melanonota* y *Troglodytes solstitialis* ( $P_i = 0,9$ ). De las 19 especies que prefirieron usar el sustrato de rama leñosa fina 12 especies prefirieron usarla de forma exclusiva, por ejemplo, *Turdus nigriceps* y *Pospiza melanoleuca* ( $P_i = 0,6$ ). El uso de preferencia del tronco de herbáceas se observó en cinco especies y para hojarasca de seis especies, ninguna de manera exclusiva (Apéndice).

La técnica de forrajeo más utilizada por las especies fue la de buscar, ya que 28 especies (81,41 %) utilizaron únicamente este

**Tabla 2.** Comparación de la composición de especies de las bandadas mixtas entre los distintos sitios de estudio en la provincia de Tucumán, Argentina. Referencia: (PSSJ) Parque Sierra de San Javier; (PNCA) Parque Nacional Campo de los Alisos; (FH) Finca Higuierilla. A: representa la probabilidad corregida dentro de los grupos y es una medida de la magnitud del efecto del tamaño de los grupos; T: el test estadístico multivariado; P: probabilidad.

Grupos	A	T	P
PBSSJ vs PNCA	0,05614	-7,117	0,00005
PBSSJ vs FH	0,03007	-4,469	0,00062
PNCA vs FH	0,03753	-4,993	0,00064

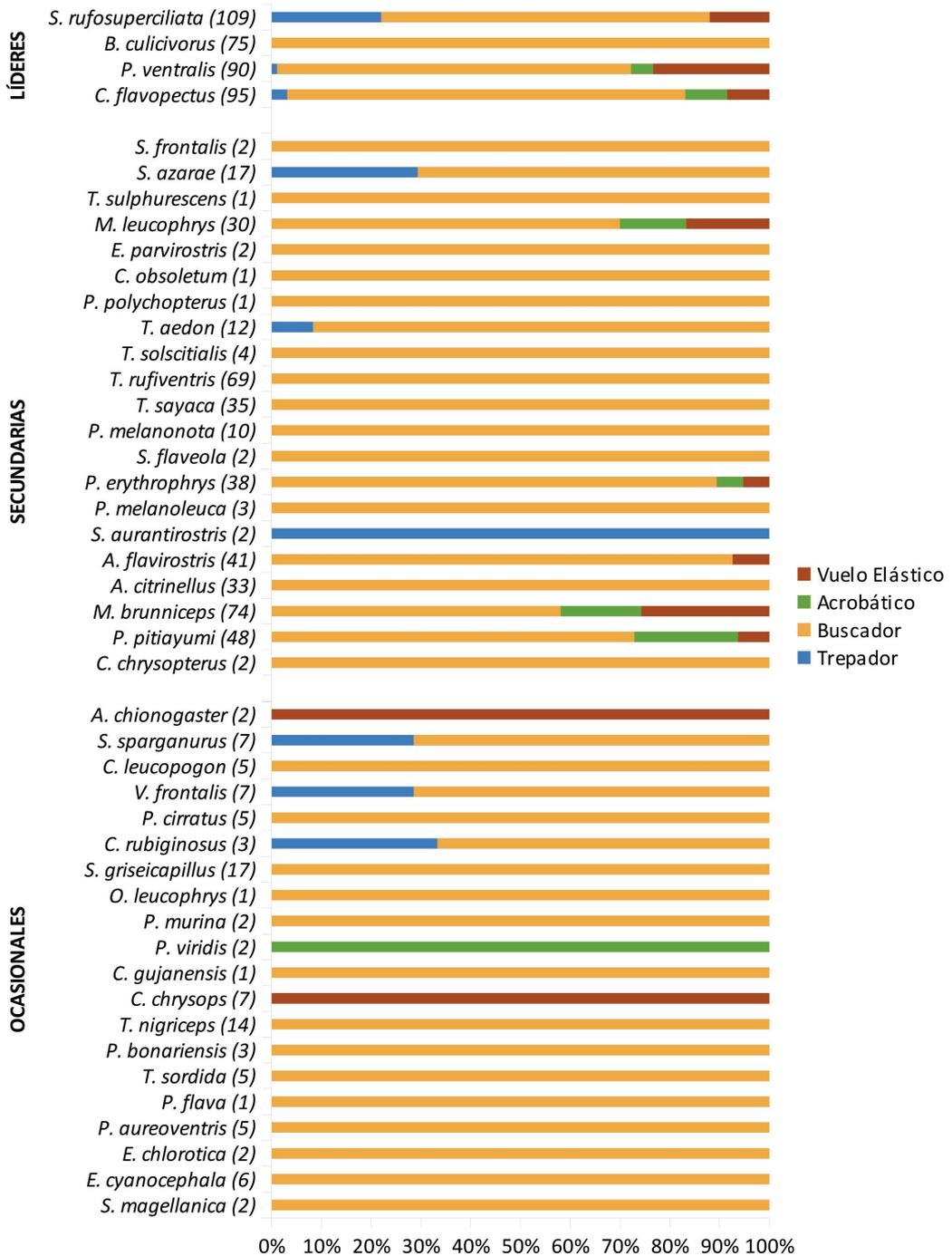


Figura 2. Técnica de forrajeo (%) de las especies participantes de bandadas mixtas en la Selva Montana de las Yungas de la provincia de Tucumán, Argentina. En paréntesis las abundancias totales.

método; le siguieron vuelo elástico (9,29 %), trepar (4,82 %) y vuelo acrobático (4,7 %). *Amazilia chianogaster* y *Cyanocorax chrysops* realizaron sólo vuelos elásticos; *Phachyrhynchus viridis* realizó únicamente vuelos acrobáticos y *Saltator aurantirostris* utilizó la técnica de trepar (Fig. 2).

En cuanto a los gremios tróficos, estuvieron representados seis de ellos, frugívoros, frugívoros insectívoros, granívoros, insectívoros, nectarívoros y omnívoros. El gremio mejor representado fue el de los insectívoros, con 19 especies, seguidos por el de los frugívoros-insectívoros, con 10 especies (Apéndice).

Se definieron por ocurrencia y comportamiento cuatro especies núcleo o líderes: *Chlorospingus flavopectus*, *Syndactyla rufosuperciliata*, *Phylloscartes ventralis* y *Basileuterus culicivorus*, 21 especies secundarias y 20 ocasionales. *Chlorospingus flavopectus* y *P. ventralis* fueron líderes en dos de los tres sitios (Apéndice). El uso del hábitat por las especies líderes fue variado. *Chlorospingus flavopectus* y *P. ventralis* estuvieron presente en todos los sustratos, usando preferentemente las hojas del follaje y comportándose principalmente como buscadores. Sin embargo *C. flavopectus* utilizó preferentemente los estratos superiores (dosel bajo y alto) mientras que *P. ventralis* el estrato medio (Apéndice, Fig. 2). *Basileuterus culicivorus* utilizó principalmente el estrato medio (de 2 a 4,9 m), ramas leñosa finas y tronco de herbáceas del follaje y fue solamente buscador. *Syndactyla rufosuperciliata* se caracterizó por ser líder principalmente de estrato medio, prefiere la corteza y las epífitas y principalmente utiliza la técnica de forrajeo de buscar.

## DISCUSIÓN

Para la provincia de Tucumán están descritas 179 especies típicas de las Yungas (Blendinger y Álvarez, 2009); el total de especies que formaron bandadas mixtas representan un 25 %, lo que constituye un parámetro destacable de la comunidad de aves. Numerosos autores describen que las características de la estacionalidad climática rela-

cionadas a cambios en la oferta alimenticia y en la presencia de predadores, a menudo asociada a la migración de especies en otoño-invierno, propiciaría una mayor formación de bandadas mixtas en sitios subtropicales (Morse, 1970; Ewert y Askins, 1991; Gram, 1998; Jayarathna *et al.*, 2013). Este mismo patrón ya fue descrito por Vides-Almonacid (1993) y Mangini y Fanjul (2013) y nuevamente observado en el presente estudio.

La estructura y composición de una bandada mixta está íntimamente relacionada con el tipo de ambiente donde interactúa, y aunque existe un recambio en los individuos y especies dentro de una bandada a través del tiempo y espacio, la mayoría de los miembros participan constantemente (Martínez, 2003; Zhang *et al.*, 2013) y son un componente importante de la comunidad de aves de cada región. Los resultados obtenidos de estructura y composición en el presente estudio, tendrían un patrón similar a lo observado en diferentes sitios neotropicales. Para la selva montana de Yungas de Tucumán se registraron 45 especies. En otras regiones neotropicales participaron desde 27 especies en bandadas de bosques tropicales deciduos de México (Gram, 1998) hasta 71 especies en los bosques atlánticos de Brasil (Maldonado-Coelho y Marini, 2003) (Tabla 3). Además en las selvas amazónicas de Perú, se registraron hasta 48 especies participantes (Munn y Terborgh, 1979). Los valores encontrados en Tucumán estarían entre los rangos de las bandadas mixtas de la selva amazónica y de bosques nublados andinos. Este patrón podría deberse a que la fisonomía de la selva montana es similar a la de los ambientes antes mencionados (formaciones arbóreas de dosel con sotobosque desarrollado y ricos en especies vegetales) (Brown y Kappelle 2001).

En general, la estructura de las bandada de Tucumán estuvieron compuestas, en promedio, por cuatro especies y por siete individuos y si bien el número de individuos en la bandada no siempre aumenta en proporción directa con el número de especies que la conforman (Martínez, 2003), en el presente estudio algunas bandadas presentaron nú-

mero alto de especies y de individuos, como por ejemplo en la Finca Higuerilla. Comparando con otras regiones, las bandadas, en promedio, de Tucumán, presentan valores intermedios, marcando nuevamente un patrón similar de conformación de bandadas neotropicales (Tabla 3).

Se ha podido observar una marcada influencia de los tangarás (Thraupidae) y de los tiránidos (Tyrannidae) en la composición de las bandadas, similar al patrón observado en otras regiones neotropicales (Munn y Terborgh, 1979; Gram, 1998; Thiollay, 1999; Bohórquez, 2003; Martínez, 2003; Pomara *et al.*, 2003). Se observó que en varios sitios neotropicales ciertos géneros, como *Basileuterus*, *Atlapetes*, *Myioborus*, *Veniliornis*, entre otros, participan en bandadas (Gram, 1998; Martínez, 2003; Bohórquez, 2003; Pomara *et al.*, 2003), lo que se repite en Tucumán, mostrando una predisposición a utilizar la estrategia de integrar una bandada mixta.

El Parque Nacional Campo de los Alisos, es un área protegida con una historia de uso antrópico reciente, ya que fue creado hace

dos décadas, presentó una estructura de bandadas con valores bajos en relación a los otros sitios de estudio. Estas diferencias podrían estar vinculadas al efecto de la reciente intervención y presencia del hombre en el área protegida y sus alrededores. Los cambios en la estructura y fisonomía de la vegetación, a nivel local producto de las actividades antrópicas afectarían a las bandadas mixtas. Esto se vio documentado, principalmente, en estudios vinculados a la sucesión secundaria de diferentes ambientes (Maldonado-Coelho y Marini, 2000. 2004; Zhang *et al.*, 2013). Sin embargo, en términos generales, el área protegida mantiene características típicas de las bandadas mixtas subtropicales.

Algunas especies en las bandadas mixtas han demostrado seguir presentando un comportamiento de preferencia para alguno de los estratos o sustratos considerados. Por ejemplo, *Arremon flavirostris*, considerado una especie preferentemente de estratos bajos o de sotobosque (Stotz *et al.*, 1996) continuó utilizando estos estratos mientras participaba dentro de bandadas mixtas. Similar

**Tabla 3.** Número promedio de individuos, especies participantes y número total de especies participantes observadas en bandadas mixtas en diferentes bosques y selvas neotropicales.

Localidad de estudio	Nº total de especies participantes en bandadas mixtas	Nº promedio de especies participantes en bandadas mixtas	Nº promedio de individuos participantes en bandadas mixtas	Fuente
Bosques tropicales deciduos (México)	27	6,5	10,6	Gram 1998
Bosques nublados (México)	39	9,3	19,3	Gram 1998
Bosques nublados (República Dominicana y Haití)	46	7,1	11,3	Latta & Wunderle 1996
Bosques atlánticos (Brasil)	71	6	10,9	Maldonado-Coelho & Marini 2004
Bosques de <i>Polylepis</i> (Bolivia)	10	2,8	5,4	Herzog <i>et al.</i> 2002
Bosques nublados andinos (Bolivia)	33	4,4	12,3	Martínez 2003
Selva montana de Yungas (Argentina)	45	4,3	6,9	Presente estudio

es lo que sucede con *Campephilus leucopogon*, carpintero típico de la zona que siguió utilizando la corteza de los árboles (Stotz *et al.*, 1996). En este estudio no se observaron especies exclusivas del sustrato de epífitas en comparación a lo observado en los bosques de altura de Bolivia, donde 16 especies fueron exclusivas de ese sustrato (Martínez, 2003). Sin embargo, es importante destacar que las bandadas mixtas de Tucumán utilizan todos los potenciales microhábitats presentes en la selva montana.

En numerosos estudios, principalmente de sitios tropicales, la mayoría de las bandadas se desplazan en los estratos superiores (dosel medio y alto) o son típicas de sotobosque (Munn, 1985; Powell, 1985; Martínez, 2003; Buitrón-Jurado 2008). Las bandadas mixtas de la selva montana de Tucumán son, especialmente, bandadas de estratos medios o de dosel bajo, aunque también se desplazan en otras alturas verticales de la vegetación; esto podría deberse a que la selva del área de estudio presenta un estrato arbóreo medio bien desarrollado y diverso, con pocos árboles emergentes en el dosel superior (Vides-Almonacid, 1993), lo que permitiría un mejor establecimiento de las bandadas en esos estratos.

Los gremios más representados en las bandadas fueron los insectívoros o insectívoros-frugívoros. Este patrón es similar al observado en bandadas mixtas de otras regiones del Neotrópico, donde la asociación está dada, por especies insectívoras y en segunda medida por especies omnívoras (Morse, 1970; Munn y Terborgh, 1979; Powell, 1979; Hutto, 1994; Gram, 1998; Thiollay, 1999; Hino, 2000).

Muchos autores han sugerido la importancia de las vocalizaciones (cantos y llamadas a pleno vuelo), de las características del plumaje (ceja o manchas en la cara) y del comportamiento de movimientos activos entre el follaje como estrategias para promover la cohesión interespecífica de los miembros de una bandada (Moynihan, 1962; Morse, 1970; Greig-Smith, 1978; Hutto, 1994; Rappole, 1995; Greenberg, 2000; Maldonado-Coelho y Marini, 2000; Harrison y White-

house, 2011). En el presente estudio, las cuatro especies consideradas núcleo o líderes por su comportamiento y frecuencia de ocurrencia, presentaron ya sea, vocalizaciones importantes (ej. *Syndactyla rufosuperciliata*), características distintivas en su plumaje (ej. mancha blanca alrededor del iris en *Chlorospingus flavopectus* o ceja blanca en *Basileuterus culicivorus*) y/o movimientos activos (ej. *Phylloscartes ventralis*). En diferentes sitios del Neotrópico, el género *Basileuterus* ha sido considerado importante por aportar especies líderes para la formación de bandadas, como lo mencionado por Powell (1979) en Costa Rica con *B. tristriatus*, por Pomara *et al.* (2007) en Panamá con *B. culicivorus*, y por Martínez (2003) en Bolivia con *B. signatus*.

*Chlorospingus flavopectus* es una especie importante en la formación y mantenimiento de las bandadas mixtas de Tucumán, ya que conformó bandadas en dos de los tres sitios de estudio. Esta especie ha sido mencionada como líder en otros estudios de las Yungas de Argentina (Vides-Almonacid, 1993; Mangini y Fanjul, 2013) y además fue mencionado en otros sitios neotropicales, como Costa Rica, Panamá y Bolivia (Buskirk *et al.*, 1972; Valburg, 1992; Martínez, 2003; Pomara *et al.*, 2003). A pesar de la controversia taxonómica de esta especie (Remsen *et al.*, 2015), es importante destacar que el género *Chlorospingus* a lo largo de su distribución neotropical es un formador y guía importante de las bandadas mixtas de Sudamérica.

Se ha podido observar que el rol de las diferentes especies que conforman una bandada mixta, pueden variar en relación a la estación del año, la localidad o la región (Isler y Isler, 1987). Este patrón coincide para algunas especies en este estudio, donde se pudo observar la variación en el rol entre las localidades como por ejemplo de *Pipraeidea melanonota*, *Piranga flava*, *Euphonia cyanocephala*, entre otras.

En general, se puede concluir que las bandadas mixtas de la selva montana de las Yungas de la provincia de Tucumán son de tamaño intermedio, diversas en composición y que cumplen con las generalidades ya

planteadas en otros sitios neotropicales. Es importante destacar que este es uno de los primeros estudios exclusivos de bandadas mixtas para las Yungas, lo cual servirá como base en el futuro para evaluar el estado de conocimiento y conservación general de las bandadas mixtas en la región. Futuros estudios podrían evaluar la respuesta de las bandadas mixtas ante el impacto antrópico en la región, tanto en la selva montana como en los otros pisos de las Yungas y también en las otras ecoregiones de la provincia.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a CONICET y Fundación Miguel Lillo por el financiamiento del trabajo. Al Dr. Manuel Nores por su constante guía y sugerencia a lo largo de la realización de la Tesis Doctoral que forma parte del presente estudio. A Administración de Parques Nacionales Seccional NOA, Administración del Parque Sierra de San Javier (UNT) y al Sr. Mauricio Flores por permitirnos el ingreso a los sitios de estudio. A John Blake, Peter Feisinger, Monique Halloy y revisores anónimos por sus valiosos aportes al manuscrito. A nuestros asistentes de campo, Paula Presti, Mirna Oviedo, Mariana Orce, Elizabeth Perea y Candela Russo. A Karina García por la colaboración en la elaboración del mapa.

#### LITERATURA CITADA

- Bell H. L. 1982. A bird community of lowland rainforest in New Guinea. 5. Mixed species feeding flocks. *Emu*, 82: 256-275.
- Bibby C. J., Burguess N. D., Hill D. A. 1993. Bird census techniques. British Trust for Ornithology and the Royal Society for the Protection of Birds. Academic Press Inc. San Diego State, USA.
- Blake J. G., Rougès M. 1997. Variation in capture rates of understory birds in El Rey National Park, northwestern Argentina. *Ornitología Neotropical*, 8: 185-193.
- Blendinger P. G., Álvarez M. E. 2009. Aves de la Selva Pedemontana de las Yungas australes. En: A. D. Brown, P. G. Blendinger, T. Lomáscolo y P. García Bes (eds.), *Selva Pedemontana de las Yungas. Historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*. Ediciones del Subtrópico, Tucumán, Argentina, pp. 233-272.
- Bohórquez C. I. 2003. Mixed-species bird flocks in a montane cloud forest of Colombia. *Ornitología Neotropical*, 14: 67-78.
- Brown A. D., Kappelle M. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. En: M. Kappelle y A. D. Brown (eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica, pp. 25-40.
- Brown A. D., Placci L. G., Grau H. R. 1993. Ecología y diversidad de las selvas subtropicales de la Argentina. En: F. Goin, F. Goñi (eds.), *Elementos de política ambiental*. Cámara de Diputados, Buenos Aires, Argentina, pp. 215-222.
- Brown A. D., Pacheco S., Lomáscolo T., Malizia L. R. 2006. Situación ambiental de los Bosques Andinos Yungueños. En: A. Brown, U. Martínez Ortíz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.), *La situación ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina, pp. 53-61.
- Buitrón-Jurado G. 2008. Foraging behavior of two species of manakins (Pipridae) in mixed-species flocks in Yasuní, Ecuador. *Ornitología Neotropical*, 19: 243-253.
- Buskirk W. H., Powell G. V. N., Wittenberger J. F., Buskirk R. E., Powell T. U. 1972. Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. *Auk*, 89: 612-624.
- Cabrera A. L. 1976. Regiones fitogeográficas de la Argentina. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería*, 2: 1-85.
- Canevari M., Canevari P., Carrizo G. R., Harris G., Rodríguez Mata J., Straneck R. J. 1991. Nueva guía de las aves argentinas. Tomo 2. Fundación Acindar, Buenos Aires. Argentina.
- Capllonch P. 1996. La avifauna de los bosques de transición del noroeste de Argentina. Tesis Doctoral. Univ. Nacional de Tucumán.
- Croxall J. P. 1976. The composition and behaviour of some mixed-species bird flocks in Sarawak. *Ibis*, 118: 333-346.
- Develey P. F., Peres C. A. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a Coastal Atlantic forest of Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 33-53.
- Develey P. F., Stouffer P. C. 2001. Effects of roads in movements by understory birds in mixed-species flocks in Central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 15: 1416-1422.
- Duncan P. 1983. Determination of the use of habitats by horses in Mediterranean wetland. *Journal of Animal Ecology*, 52: 93-109.
- Ewert D. N., Askins R. A. 1991. Flocking behavior of migratory warblers in winter in the Virgin Islands. *Condor*, 93: 864-868.
- Farley E. A., Sieving K. E., Contreras T. A. 2008. Characterizing complex mixed-species bird flocks using an objective method for determining species participation. *Journal of Ornithology*, 149: 451-468.

- Fjeldså J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J.L. Luteyn (eds.), Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. The New York Botanical Garden, New York, Bronx, pp. 89-102.
- Giannini N. P. 1999. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de semillas en San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Gram W. K. 1998. Winter participation by neotropical migrant and resident birds in mixed-species flocks in northeastern Mexico. *Condor*, 100: 44-53.
- Greenberg R. 2000. Birds of many feathers. The formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. En: S. Boinski y P. A. Garber (eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 521-558.
- Greig-Smith P. W. 1978. The formation, structure and function of mixed-species insectivorous bird flocks in West African Savanna Woodland. *Ibis*, 120: 284-297.
- Haffer J. 1987. Biogeography of Neotropical birds. En: T. C. G. Whitmore y T. Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Clarendon Press, Oxford, UK, pp. 105-150.
- Harrison N. M., Whitehouse M. J. 2011. Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour*, 81: 675-682.
- Herzog S. K., Soria A. R., Troncoso A., Matthysen E. 2002. Composition and structure of avian mixed-species flocks in a High-Andean *Polylepis* forest in Bolivia. *Ecotropica*, 8: 133-143.
- Hino T. 2000. Intraspecific differences in benefits from feeding in mixed-species flocks. *Journal of Avian Biology*, 31: 441-446.
- Hsieh F., Chen C. 2011. Does niche-overlap facilitate mixed-species flocking in birds? *Journal of Ornithology*, 152: 955-963.
- Hutto R. L. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in Western Mexico. *Condor*, 89: 282-292.
- Hutto R. L. 1988. Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. *Oikos*, 51: 79-83.
- Hutto R. L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in Western Mexico. *Condor*, 96: 105-118.
- Ippi S., Trejo A. 2003. Dinámica y estructura de bandadas mixtas de aves en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del noroeste de la Patagonia Argentina. *Ornitología Neotropical*, 14: 353-362.
- Isler M. L., Isler P. R. 1987. *The tanagers: Natural history, distribution and identification*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA.
- Jayarathna A., Kotagama S. W., Goodale E. 2013. The seasonality of mixed-species bird flocks in a Sri Lankan Rainforest in relation to the breeding of the nuclear species, Orange-Billed Babbler *Turdoides rufescens*. *Forktail*, 29: 138 - 139
- Jullien M., Thiollay J. M. 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understory bird flocks. *Journal of Animal Ecology*, 67: 227-252.
- King D. I., Rappole J. H. 2000. Winter flocking of insectivorous birds in Montane Pine-Oak Forests in Middle America. *Condor*, 102: 664-672.
- Latino S., Beltzer A. 1999. Ecología trófica del benteveo *Pitangus sulphuratus* (aves: Tyrannidae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina. *Orsis*, 14: 69-78.
- Latta S. C., Wunderle J. M. 1996. The composition and foraging ecology of mixed-species flocks in Pine Forests of Hispaniola. *Condor*, 98: 595-607.
- Machado C. G. 1999. A composição dos bandos mistos de aves na Mata Atlântica da Serra de Paranapiacaba, no sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 75-85.
- Magurran A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Vedral. Barcelona, España.
- Maldonado-Coelho M., Marini M. Â. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor*, 102: 585-594.
- Maldonado-Coelho M., Marini M. Â. 2003. Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de mata atlântica no sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 43: 31-54.
- Maldonado-Coelho M., Marini M. Â. 2004. Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biology Conservation*, 116: 19-26.
- Malizia L. R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *Condor*, 103: 45-61.
- Malizia L. R., Pacheco S., Blundo C., Brown A. D. 2012. Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas subtropicales de Argentina. *Ecosistemas*, 21: 53-73.
- Malizia L. R., Blendinger P. G., Álvarez M. E., Rivera L. O., Politi N., Nicolossi G. 2005. Bird communities in Andean Premontane forests of Northwestern Argentina. *Ornitología Neotropical*, 16: 231-251.
- Mangini G., Fanjul M. E. 2013. Conociendo las bandadas mixtas de aves y los efectos de la fragmentación en bosques y selvas de la provincia de Salta. *Temas de Biología y Geología del NOA*, 3: 68-76.
- Martínez O. 2003. Composición por especies y uso de sustratos por las bandadas mixtas de aves en un bosque nublado andino de Bolivia. *Ecología de Bolivia*, 38: 99-119.

- McCune B., Grace J. B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Montenegro J., Acosta A. 2008. HaviStat Versión 1.0 (Programa para inferir Uso, Preferencia de Hábitat y Amplitud de Nicho). Unesis- Departamento de Biología – Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia
- Morse D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40: 119-168.
- Moynihan M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. *Smithsonian Misc. Collect.* 143: 1-140.
- Munn C. A. 1983. Densidad de población, ecología y comportamiento de bandadas mixtas en la selva baja del Parque Nacional Manu, Madre de Dios, Perú. En: 1er Simposio de Ornitología Neotropical, Arequipa, Perú.
- Munn C. A. 1985. Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. En: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley (eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithology Monographs*, 36, pp. 683-712.
- Munn C. A., Terborgh J. W. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *Condor*, 81: 338-347.
- Pomara L. Y., Cooper R. J., Petit L. J. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four Neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forests. *Auk*, 120: 1000-1012.
- Pomara L. Y., Cooper R. J., Petit L. J. 2007. Modeling the flocking propensity of passerine birds in two Neotropical habitats. *Oecologia*, 153: 121-133.
- Powell G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *Auk*, 96: 375-390.
- Powell G. V. N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs*, 36: 713-372.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rappole J. H. 1995. The ecology of migrant birds. A Neotropical perspective. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. USA.
- Remsen J. V., Robinson S. K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology*, 13: 144-160.
- Remsen J. V., Jr., Cadena C. D., Jaramillo A., Nores M., Pacheco J. F., Pérez-Emán J., Robbins M. B., Stiles F. G., Stotz D. F., Zimmer K. J. (eds). 2015. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponible de <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>. [Consultado el 23 de julio de 2015].
- Rougès M. 2003. Bird community dynamics along an elevational gradient in subtropical montane forests. Ph.D. Thesis, University of Missouri-St. Louis.
- Rougès M., Blake J. G. 2001. Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *El Hornero*, 16: 7–15.
- Stotz D. F., Fitzpatrick F. W., Parker III T. A., Moskovits D. K. 1996. *Neotropical birds: Ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. USA.
- Tellería J. L., Virgós E., Carbonell R., Pérez-Tris J., Santos T. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos*, 95: 253-264.
- Thiollay J. M. 1999. Frequency of mixed-species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: and intertropical comparison. *Journal of Avian Biology*, 30: 282-294.
- Tubelis D. P. 2007. Mixed-species flocks of birds in the Cerrado, South America: a review. *Ornitología Neotropical*, 18: 75-97.
- Valburg L. K. 1992. Flocking and frugivory: the effect of social groupings on resource use in the Common Bush-Tanager. *Condor*, 94: 358-363.
- Vides-Almonacid R. 1993. Estudio comparativo de la taxocenosis de aves de bosques montaños de las Sierras de San Javier, Tucumán, Argentina: bases para su manejo y conservación. Tesis Doctoral. Univ. Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Zar J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ, 3<sup>rd</sup> ed.
- Zhang G., Han R., Huang Z., Zou F. 2013. Linking vegetation structure and bird organization: response of mixed-species bird flocks to forest succession in subtropical China. *Biodiversity and Conservation*, 22: 1965-1989.

**Apéndice.** Lista sistemática, abundancia total (n) y rol social de las especies en los tres sitios de muestreo; Índice de Preferencia (Pi) de estrato y sustrato (valores >0,3 prefieren, valores <0,3 no prefieren). Referencias: Lid: líder; Sec: secundaria; Oca: ocasional; Aus: ausente; N, Nectarívoro; I, Insectívoro; F, Frugívoro; F-I, Frugívoro-Insectívoro; O, Omnívoro; G, Granívoro; I-F, Insectívoro-Frugívoro.

Especies	n	Rol social / Sitios				Gremio Trófico	Estrato (Pi)				Sustrato (Pi)					
		P. Sierra San Javier	P.N. Campo de los Alisos	Finca Higuera			0-1,99 m	2-4,99 m	5-9,99 m	más de 10 m	Hojarasca	Corteza	Epifita	Rama Leñosa Gruesa	Rama Leñosa Fina	Tronco Herbácea
<b>Líderes</b>																
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	109	Sec	Sec	Lid	I	0,3	0,4	0,3	0,3	0,2	0,7	0,7	0,3	0,2	0,2	0
<i>Basileuterus culicivorus</i>	75	Lid	Sec	Sec	I	0,3	0,4	0,3	0	0	0,1	0	0,3	0,4	0,4	0,2
<i>Phylloscartes ventralis</i>	90	Sec	Lid	Lid	I	0,2	0,4	0,3	0,3	0	0	0	0,1	0,3	0,3	0,6
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	95	Lid	Lid	Sec	F - I	0,1	0,3	0,4	0,4	0	0,1	0,2	0,2	0,2	0	0,6
<b>Secundarias</b>																
<i>Synallaxis frontalis</i>	2	Aus	Sec	Aus	I	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Synallaxis azarae</i>	17	Sec	Sec	Sec	I	0,6	0,2	0	0,1	0	0,3	0,7	0,7	0,2	0	0,1
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	1	Aus	Aus	Sec	I	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	30	Sec	Sec	Sec	I	0,1	0,3	0,4	0,4	0	0	0,5	0,2	0,4	0,2	0,4
<i>Elaenia parvirostris</i>	2	Sec	Aus	Aus	I	0	0,4	0,5	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Campostoma obsoletum</i>	1	Aus	Sec	Aus	I	0	0	0	0,9	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	1	Aus	Aus	Sec	F	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Troglodytes aedon</i>	12	Sec	Oca	Sec	I	0,5	0,1	0,4	0	0	0,4	0,8	0,6	0,2	0,3	0
<i>Troglodytes solstitialis</i>	4	Aus	Sec	Aus	I	0	0	0,5	0,6	0	0	0	0,9	0	0	0
<i>Turdus rufiventris</i>	69	Sec	Sec	Sec	F - I	0,6	0,2	0,1	0,1	0,5	0	0	0,6	0,3	0	0
<i>Thraupis sayaca</i>	35	Sec	Sec	Oca	F	0,1	0,1	0,5	0,4	0	0,1	0	0,3	0,4	0	0,3
<i>Pipraeidea melanonota</i>	10	Sec	Aus	Oca	F - I	0,2	0,3	0,4	0,2	0	0	0	0,9	0	0	0
<i>Sicalis flaveola</i>	2	Aus	Aus	Sec	G	0,7	0	0	0	1,2	0	0	0	0	0	0
<i>Poospiza erythrophrys</i>	38	Sec	Sec	Oca	I - F	0,1	0,3	0,3	0,4	0	0,2	0,4	0,1	0,2	0,9	0,2
<i>Poospiza melanoleuca</i>	3	Aus	Aus	Sec	F - I	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Saltator aurantirostris</i>	2	Aus	Aus	Sec	F	0	0	0,7	0	0	0	0	0,9	0	0	0
<i>Arremon flavirostris</i>	41	Sec	Sec	Sec	O	0,7	0	0	0	1,1	0	0	0	0,1	0,4	0
<i>Atlapetes citrinellus</i>	33	Sec	Sec	Sec	O	0,5	0,3	0	0	0,8	0	0	0	0,3	0,7	0
<i>Myioborus bruniceps</i>	74	Sec	Sec	Sec	I	0,2	0,3	0,4	0,2	0	0,1	0	0	0,4	0,4	0,3
<i>Parula pitayumi</i>	48	Sec	Sec	Sec	I	0,2	0,3	0,4	0,3	0	0,1	0	0,1	0,4	0,1	0,4
<i>Cacicus chrysopterus</i>	2	Aus	Aus	Sec	I - F	0	0	0	0,9	0	0	0	0	0,6	0	0
<b>Ocasionales</b>																
<i>Amazilia chionogaster</i>	2	Oca	Aus	Oca	N	0	0,6	0	0	0	0	1,5	0	0	0	0,5
<i>Sappho sparganurus</i>	7	Aus	Oca	Oca	N	0	0,4	0,3	0,5	0	0	0	0,7	0,3	0	0
<i>Campephilus leucopogon</i>	7	Aus	Oca	Oca	I	0	0	0,6	0,4	0	1	0	0	0	0	0
<i>Veniliornis frontalis</i>	7	Oca	Aus	Oca	I	0,5	0,3	0	0,3	0,5	0,9	0	0,3	0	0	0
<i>Picumnus cirratus</i>	5	Oca	Oca	Aus	I	0	0,2	0,5	0,4	0	0,9	0	0,4	0	0	0
<i>Colaptes rubiginosus</i>	3	Aus	Aus	Oca	I	0	0,3	0,5	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	17	Oca	Oca	Sec	I	0,2	0,3	0,5	0	0	0,9	0	0,5	0	0	0,1
<i>Ochthoeca leucophrys</i>	1	Aus	Aus	Oca	I	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Phaenomyias murina</i>	2	Aus	Aus	Oca	F - I	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Pachyrhamphus viridis</i>	2	Aus	Aus	Oca	F	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Cyclaris gujanensis</i>	1	Aus	Oca	Aus	F - I	0	0	0	0,9	0	0	0	0,9	0	0	0
<i>Cyanocorax chrysops</i>	7	Aus	Aus	Oca	O	0,2	0	0,3	0,7	0	0,4	0	0	0,5	0	0
<i>Turdus nigriceps</i>	14	Oca	Aus	Aus	F - I	0,2	0,4	0,2	0,3	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	3	Oca	Aus	Aus	F	0	0	0	0,9	0	0,6	0	0,7	0	0	0
<i>Thlyptops sordida</i>	5	Oca	Aus	Aus	F	0	0	0	0,9	0	0	0	0,5	0,4	0	0
<i>Piranga flava</i>	1	Oca	Aus	Sec	F - I	0	0	0	0,9	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Pheucticus aureoventris</i>	5	Oca	Aus	Oca	G	0,2	0,2	0,2	0,6	0	0	0	0	0,2	0	0,7
<i>Euphonia chlorotica</i>	2	Oca	Aus	Oca	F	0	0	0	0,9	0	0	0	0,9	0	0	0
<i>Euphonia cyanocephala</i>	6	Oca	Sec	Aus	F	0	0	0	0,9	0	0	1	0,6	0,3	0	0
<i>Sporagra magellanica</i>	2	Aus	Oca	Aus	G	0	0	0	0,9	0	0	0	0,9	0	0	0