

**ECOLOGÍA DE FORRAJE Y ESTRUCTURA DE BANDADAS MIXTAS EN
ECOSISTEMAS AGROFORESTALES EN EL DEPARTAMENTO DE
ANTIOQUIA**

JENNY MARYORY MUÑOZ ZAPATA

TRABAJO DE GRADO

ASESOR PRINCIPAL

Gabriel Jaime Colorado Zuluaga Ph D.

ASESOR ENLACE

Sandra Pérez Pareja Cordinadora de pregrado

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MEDELLIN

2011

RESUMEN

El comportamiento de asociación en grupos sociales es un fenómeno común en muchos grupos animales incluyendo las aves. Las aves se asocian en grupos interespecíficos denominados bandadas mixtas que se encuentran en todos habitats terrestres. Dos hipótesis principales han sido propuestas para explicar este comportamiento social: mejorar la obtención de alimento y disminuir el riesgo de predación. Con el fin de poner a prueba la hipótesis de facilitación social en el comportamiento de forrajeo derivado de la asociación en bandadas mixtas, se estudió la estructura de bandadas mixtas y el comportamiento de forrajeo de especies migratorias y residentes que se unen a ellas en ecosistemas agroforestales en el departamento de Antioquia. Se evidenció un efecto positivo del agrupamiento en bandadas mixtas en el forrajeo a través del aumento de la tasa de forrajeo y la tasa de movimiento en tres especies migratorias y dos especies residentes, así como cambios en el comportamiento de forrajeo de las especies, con una tendencia a incluir más maniobras y sustratos cuando una especie se encontraba forrajeando en una bandada mixta. Adicionalmente, se documentó un efecto del tamaño de grupo en el forrajeo para algunas de las especies estudiadas, con la tendencia que el forrajeo aumentó con el tamaño del grupo. Estos resultados, en conjunto, sugieren un beneficio en el forrajeo derivado de la participación en bandadas mixtas. Adicionalmente, los resultados de esta investigación evidencian un aporte de los sistemas agroforestales en el mantenimiento de sistemas sociales y de relaciones intra e interespecíficas que ocurren en las comunidades de aves.

*A mi papá, mi mamá, mi hermano,
y Santiago.*

.....a quienes aman lo que hacen.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue posible gracias a la financiación parcial de The Nature Conservancy.

A Gabriel Colorado, por sus enseñanzas como asesor y amigo. Por apoyar mis ideas locas, sin tu ayuda este trabajo nunca hubiera sido posible. Gracias por mostrarme que la ciencia es para gente real.

A mí Mamá Lucina a mí Papá Alfonso y a mi hermano por su apoyo y compañía en todas las decisiones de mi vida. Especialmente a mis padres, pues todo lo que hago tiene el amor que ustedes me enseñaron a ponerle a las cosas.

A Santiago, aunque siempre pensé que no existían personas como tú, me hace muy feliz saber que estaba equivocada. Gracias por llegar a mi vida y quedarte.

A mis amigos Paula, Santiago, Jaime, Laura L. ,Maria, David ,Giovany, Laura G. y Gustavo Suarez por todas los sueños que vivimos juntos, es increíble lo fácil y bonita que es la vida cuando se tienen amigos como ustedes.

A mis amigos Cris, Laura C, y Fabio porque a pesar de la distancia, todas mis acciones llavan algo de ustedes.

A Ana Lucia, Camilo, Rafael y Yuliana porque llenaron mi vida de buenos momentos.

Al Instituto de Biología y a todas las personas que hicieron de esta carrera la mejor decisión de mi vida.

TABLA DE CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN	11
FORMULACIÓN DEL PROBLEMA.	14
HIPÓTESIS	15
OBJETIVOS	15
ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS	16
Área de estudio	16
Bandadas mixtas	17
Comportamiento de forrajeo	18
RESULTADOS	21
Bandadas mixtas	21
Ecología de forrajeo	22
Tasa de forrajeo	23
<i>Efecto del contexto social</i>	25
Tasa de movimiento	30
<i>Efecto del contexto social</i>	32
Técnicas de forrajeo	35
DISCUSIÓN	39
CONCLUSIONES	45
LITERATURA CITADA	46
APÉNDICES	50

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de especies e individuos promedio observados en 106 bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío en tres localidades en Antioquia, Colombia. Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral

Tabla 2. Resultados de prueba-ANOVA para comparar la tasa de forrajeo por sexo en especies de aves observadas en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. migratorias Neotropicales y especies residentes * Aves migratorias Neotropicales.

Tabla 3. Resultados de prueba-ANOVA para evaluar el efecto del sexo en la tasa de movimiento de las especies migratorias Neotropicales y especies residentes. Valores muestran media \pm DE y tamaño muestral

Tabla 4. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de forrajeo con (a) hora del día (b) día de la temporada y (c) nubosidad, para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes.

Tabla 5. Resultados de prueba-ANOVA para la diferencia en la tasa de forrajeo de aves migratorias Neotropicales * y aves residentes entre individuos forrajeando solitarias y en bandadas mixtas. Se incluyen los resultados corregidos por las covariables día de la temporada y nubosidad para las especies *Leiothlipsis peregrina* y *Zimmerius chrysops*. Valores muestran la media \pm DE y y tamaño muestral .

Tabla 6. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de forrajeo y (a) riqueza y (b) abundancia de aves en la bandada, para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. G.l.: grados de libertad.

Tabla 7. Modelos de regresión lineal para relacionar la tasa de forrajeo y (a) hora del día, (b) día de la temporada y (c) clima para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales * y tres residentes encontradas en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

Tabla 8. Resultados de prueba-ANOVA para evaluar la diferencia en la tasa de movimiento de aves migratorias Neotropicales* y aves residentes entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas. Se incluyen los resultados corregidos por las covariables día de la temporada para las especies *Dendroica fusca* y *Zimmerius chrysops*. Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral

Tabla 9. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de movimiento y (a) riqueza y (b) abundancia de aves en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales *y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. *g.l.*: grados de libertad.

Tabla 10. Maniobras y sustratos utilizados por tres especies migratorias * y dos especies residentes, que se conservaron cuando estaban solitarios y en bandada y que se adicionaron cuando estaban en bandada .

Tabla 11. Porcentaje de las principales maniobras de forrajeo y sustratos usadas por las especies focales, discriminadas por el contexto social.

Tabla 12. Resultados de prueba-U de Mann Whitney para la diferencia en la mediana de la tasa de maniobras aéreas entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas para especies de aves migratorias Neotropicales* y residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localidades de estudio.

Figura 2. Relación entre la tasa de forrajeo y el día de la temporada en dos especies de aves migratorias Neotropicales en agroecosistemas de sombrío. Izquierda *Dendroica cerulea*, derecha *Leiothlipsis peregrina*.

Figura 3. Relación entre la tasa de forrajeo y la nubosidad en la especie residente *Zimmerius chrysops*.

Figura 4. Relación entre tasa de forrajeo y la riqueza de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia

Figura 5. Relación entre tasa de forrajeo y el Número de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío.

Figura 6. Relación entre la tasa de forrajeo y el día de la temporada para tres especies de aves en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

Figura 7. Relación entre tasa de movimiento y el tamaño de la bandada para las especies residentes *Zimmerius chrysops* y *Parula pitiayumi*.
a. Número de especies, b. Número de individuos

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice A. Definición de los términos utilizados para describir el comportamiento de forrajeo. Adaptado de Remsem & Robinson 1990.

Apéndice B. Porcentaje de ocurrencia de las especies de aves más comúnmente observadas en bandadas mixtas en agroecosistemas con sombrío en Antioquia, Colombia. Se presentan las especies observadas en 20% o más de las bandadas

Apéndice C. Número de especies de aves por familia en las 106 bandadas observadas en agroecosistemas con sombrío.

Apéndice D. Familias y especies de aves observadas en 106 bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío en la Cordillera Occidental y Central en los Andes de Antioquia, Colombia.

Apéndice E. Porcentaje de las maniobras de forrajeo y sustratos utilizados por las especies focales discriminadas por el contexto social.

Apéndice F. Resultados de prueba-ANOVA multifactor para la diferencia en la tasa de movimiento de la especie residente *Zimmerius chrysops* entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas corregida por la covariable día de la temporada.

Apéndice G. Resultados de prueba-ANOVA multifactor la diferencia en la tasa de forrajeo de las especies *Zimmerius chrysops* y *Leiothlipys peregrina* entre individuos forrajeando solitarias y en bandadas mixtas corregidas por las covariables clima y día de la temporada.

INTRODUCCIÓN

Forrajear en grupos es un comportamiento común en muchos taxas animales, incluyendo invertebrados, mamíferos, peces y especialmente aves (Morse 1970, Barnard 1983, Faaborg 1988, Krause & Ruxton 2002), las cuales pueden conformar grupos multiespecíficos de forrajeo denominados bandadas mixtas. Las bandadas mixtas son una importante forma de organización social en las aves que se encuentra en diversos ecosistemas en todo el planeta (Morse 1977, Diamond 1981, Powell 1985, Terborgh 1990), particularmente en los bosques tropicales (Morse 1977, Powell 1985, Thiollay 1999), en donde la mayoría de especies paserinas participan en bandadas de gran complejidad que ocurren durante el año (Munn 1985, Moynihan 1962, Terborgh 1990, Jullien & Tiollay 1998). Estas bandadas consisten en asociaciones de dos o más especies que se mueven forrajeando juntas (Morse 1970) independiente de la localización de un recurso (Powell 1985). Estas asociaciones interespecíficas han sido motivo de constante interés e investigación para ornitólogos y ecólogos de comunidades, que tratan de entender el significado adaptativo de unirse a bandadas mixtas, la descripción de patrones entre comunidades (Goodale et al 2010), y en particular, las razones por las cuales algunas especies participan y otras no (e.g Buskirk 1976, Morse 1977, Powell 1985, Terborgh 1990, Thiollay & Jullien 1998, Sridhar et al. 2009). El significado adaptativo de la asociación en bandadas mixtas ha sido ampliamente documentado y aunque la prevalencia de este comportamiento social y la teoría del comportamiento de asociación en grupos sugieren que los beneficios de forrajear en bandadas mixtas deberían sobrepasar los costos para la mayoría de individuos generando un efecto positivo en el *fitness* (Hutto 1987, Chen and Hsieh 2002, Maldonado-Coelho and Marini 2004, Pomara et al. 2007), los beneficios que se adquieren y la manera en que las especies superan los costos de esta asociación han sido motivo de continuos e intensos debates, y de investigación durante las últimas décadas (Pulliam 1973, Powell 1974, Bertram 1978, Hutto 1987, Terborgh 1990, Jullien & Clobert 2000; Beauchamp 2004, Sridhar et al 2009).

Dos hipótesis principales no excluyentes se han propuesto para explicar el comportamiento de asociación de las aves en bandadas mixtas (revisado en Morse 1970). Una de las

hipótesis sugiere que las aves adquieren beneficios en el forrajeo al adquirir más alimento a través de varios mecanismos posibles: alimentarse de insectos espantados por otros miembros de la bandada (Munn and Terborgh 1979, Powell 1985), capturar más presas al visitar más sitios por unidad de tiempo (Pomara et al. 2003), adquirir información transferida por otros miembros de la bandada acerca de nuevas presas, sustratos o maniobras (Krebs 1973 , Sasvari 1992, Master y Rusell 1993, Valburg 1992) o referente a la localización de áreas con más alimento disponible (Moynihan 1962) y con menos competencia (Morse 1970). Alternativamente, la otra hipótesis sugiere una reducción en el riesgo de predación a través de diferentes mecanismos incluyendo la detección temprana del depredador por efecto de "muchos ojos" (Powell 1979), una menor probabilidad de ser encontrado por un depredador (Inman & Krebs 1987) debido al aparente "efecto de confusión" que experimentan los depredadores durante el ataque (Neil y Cullen 1974) y la presencia de especies centinelas en las bandadas (Terborgh 1990). En general, los miembros de las bandadas pueden beneficiarse reduciendo el riesgo de predación e incrementando la eficiencia de forrajeo si emplean menos tiempo buscando depredadores y, por tanto, más tiempo alimentándose (King y Rappole 2000). Por otro lado, participar en bandadas puede también generar costos para los individuos por la competencia de recurso con otros miembros de la bandada (Alatalo 1981), por el kleptoparasitismo (Munn 1986, Jullien 1998), y por el aumento del riesgo de predación, ya que las aves moviéndose en grupos son más ruidosas que solitarias y, por tanto, más fácilmente detectables por un depredador. Sin embargo, la importancia relativa de cada hipótesis varía entre especies (e.g Hino 1998) y entre regiones (Knowlton 2010).

Numerosos estudios se han realizado para entender el balance costo-beneficio que ha permitido que este comportamiento de asociación se mantenga. Sin embargo, pocos estudios sistemáticos de este tipo se han realizado en el Neotrópico, particularmente en los Andes, que han sido reconocidos como uno de los mayores centros de diversidad del mundo (Rodríguez-Mahecha et al. 2004). Esta cadena montañosa se caracteriza, entre otros aspectos, por albergar bandadas mixtas ideales para estudiar el comportamiento de asociación debido a que son componentes esenciales de la comunidad de aves durante todo el año y se caracterizan por una alta complejidad, diversidad y tamaño (Moynihan 1962,

Powell 1985, Terborgh 1990 & Thiollay 1999), además de incorporar varias especies migratorias Neotropicales durante el periodo invernal del hemisferio Norte (Powell 1985). Desafortunadamente, gran parte de los Andes han sido transformados por la deforestación y la degradación de hábitat (Wright 2005), convirtiendo los paisajes naturales en áreas agrícolas (Stotz et al. 1996). Este proceso de transformación del paisaje afecta tanto las especies como los sistemas sociales incluyendo bandadas mixtas, debido principalmente a los cambios en las características de hábitat y en el alimento disponible (Maldonado-Coelho y Marini 2004). Estos procesos de deforestación y establecimiento de cultivos generan además cambios en la estructura y dinámica de las bandadas mixtas (Peron y Crochet 2009, Sridhar & Sankar 2008), y probablemente en los beneficios que las especies obtienen de ellas. En conjunto, los altos niveles de deforestación en el Neotrópico, en particular en los Andes, y la expansión de la frontera agrícola por el aumento en la demanda de recursos, han creado la necesidad de evaluar el potencial aporte a la conservación que brindan los ecosistemas con cobertura arbórea como las plantaciones de sombrío. Sin embargo, a pesar de su potencial en el sostenimiento de las comunidades de aves, se conoce poco acerca de la funcionalidad ecológica y la importancia de los sistemas agroforestales en el mantenimiento de interacciones y en el sostenimiento de grupos funcionales como bandadas mixtas.

En este estudio se evaluó la ecología de forrajeo y se describió la estructura de bandadas mixtas en ecosistemas agroforestales de sombrío (i.e. café y cardamomo bajo condiciones de sombra) en el suroeste de Antioquia, Colombia.

FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

El fenómeno de asociación a grupos-bandadas mixtas se presenta en muchos grupos taxónomicos, incluyendo las aves. Este fenómeno ha sido de gran interés biológico por su potencial como modelo en la ecología de comunidades para examinar patrones y entender la evolución de sistemas sociales, así como las razones que llevan a las especies a participar en ellas.

Numerosos estudios han examinado los costos y beneficios que trae para las aves unirse a bandadas mixtas, y generalmente se ha sugerido que la participación en estas bandadas beneficia a las especies incrementando la eficiencia de forrajeo y/o disminuyendo el riesgo de predación. Sin embargo se sabe que las especies difieren en el grado de beneficios o costos derivados de esta asociación (Moynihan 1962, Hutto 1994, Hino 1998, Goodale and Beauchamp 2010). El aumento en la eficiencia de forrajeo, la disminución en el riesgo de predación o ambos beneficios han sido evidenciados en algunas especies de aves que participan en bandadas mixtas (Buskirk 1976, Grubb 1987, Dolby & Grubb 1998, Thiollay & Jullien 1998, Thiollay 1999, 2003, Beauchamp 2004, Sridhar 2009). A pesar de ser un sistema social cosmopolita, para la mayoría de las especies de aves en los Andes, en donde las bandadas presentan una alta complejidad (Gill 1995), poco se conoce acerca de las razones por las que participan en bandadas mixtas y de las relaciones que ocurren entre las especies, lo que convierte a estas asociaciones interespecíficas Neotropicales en un sistema de gran interés para evaluar hipótesis sobre el fenómeno de agrupación de especies para forrajear juntas. Particularmente en Colombia, se han publicado pocos estudios de bandadas mixtas, y que especialmente evalúen los costos-beneficios que se derivan de esta asociación (e.g. Bohorquez 2003, Colorado 2011).

Por tanto, el estudio detallado del forrajeo de algunas de las especies que participan en las bandadas mixtas en Colombia, permitirá evaluar los costos-beneficios que se derivan de esta asociación.

OBJETIVOS

General

Evaluar el efecto del comportamiento de asociación en bandadas mixtas en la eficiencia y dinámica de forrajeo en diferentes especies de aves migratorias y residentes en ecosistemas agroforestales en el departamento de Antioquia.

Específicos

Caracterizar las bandadas mixtas en términos de riqueza y composición en ecosistemas agroforestales de sombrío.

Determinar las diferencias en la tasa de forrajeo y de movimiento de las diferentes especies dentro y fuera de las bandadas mixtas.

Evaluar las diferencias en el sustrato y las maniobras utilizadas por las especies para alimentarse cuando están dentro y fuera de las bandadas.

Relacionar el tamaño de la bandada con su velocidad de desplazamiento .

HIPÓTESIS

El comportamiento de asociación en bandadas mixtas afecta la eficiencia de forrajeo de las especies de aves.

A partir de esta hipótesis derivamos las siguientes predicciones,

- Los individuos de una especie aumentan la eficiencia de forrajeo cuando hacen parte de bandadas mixtas, presentando una tasa de forrajeo mayor .
- Los individuos de una especie aumentan la velocidad de forrajeo cuando hacen parte de bandadas mixtas, presentando una tasa de movimiento mayor que cuando estén forrajeando solitarios. Esta velocidad aumenta con el tamaño de la bandada.
- Los individuos de una especie utilizan sustratos-maniobras diferentes cuando hacen parte de bandadas mixtas y cuando están forrajeando solitarios.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se realizó en tres fincas con agrosistemas de sombrío ubicadas al Norte de la Cordillera de los Andes en los municipios de Jericó ($5^{\circ}48'57''$ N, $75^{\circ}48'9,7''$ W - $5^{\circ}48'54''$ N, $75^{\circ}48'8,4''$ W) y Támesis ($05^{\circ}44'54.4''$ - W $75^{\circ}42'12.9''$) en la Cordillera Occidental, y en el municipio de Fredonia ($N 05^{\circ}56'06.8''$ - W $75^{\circ}39'12.1''$) en la Cordillera Central, en el departamento de Antioquia, Colombia. Los sitios de estudio se localizan a lo largo del valle del río Cauca entre los 1600 y 1950 metros sobre el nivel del mar (msnm) y presentan una temperatura promedio anual que oscila entre los 19-23 C, en lo que corresponde a la zona de vida de bosque húmedo Premontano (bh-PM; Holdridge 1987). Esta región presenta un paisaje heterogéneo con remanentes de bosque nativo, bosques secundarios, cafetales con sombrío, cafetales a libre exposición y pastizales. El registro de datos en campo se realizó durante los meses de Enero - Marzo de 2011, época que coincide con el periodo en el cual las aves migratorias Neotropicales se encuentran en sus cuarteles de invierno en Colombia.



Figura 1. Localidades de estudio

Bandadas mixtas

La información sobre composición, riqueza y tamaño de las bandadas mixtas se colectó mediante observaciones sistemáticas, realizando una búsqueda intensiva auditiva y visual entre las 6:00- 12:00 y 14:00-17:00 usando binoculares 10 x 42, caminando a paso constante a lo largo de senderos que cubrían el interior de cada una de las fincas. Cada sitio fue visitado durante 10-12 días, para un total de esfuerzo de muestreo de 111,6 +/- 10,4 horas por finca. Se excluyeron los períodos de lluvia fuerte.

Una bandada mixta de aves se definió como un grupo de al menos dos especies diferentes separadas un máximo de 10 m forrajeando y moviéndose juntas en una dirección similar (Morse 1970) sin una concentración externa de recurso (Stotz 1993). Las bandadas fueron localizadas y seguidas el mayor tiempo posible, hasta un tiempo máximo de 120 minutos, registrando las especies y el número de individuos de cada especie, además de la fecha, la hora, el estado de clima y las especies de aves que hacían parte de la bandada y que vocalizaron. Para asegurar independencia de observaciones entre bandadas, después de haber registrado por completo una de ellas, se reinició la búsqueda a un mínimo de 150 m de distancia, y se evitó censar en días consecutivos el mismo sendero.

La velocidad de la bandada (tasa de movimiento) se obtuvo midiendo la distancia recorrida y el tiempo transcurrido durante este recorrido (distancia recorrida/unidad de tiempo; Hutto 1994, Morse 1970). Para ello se marcó el sitio inicial donde se detectó la bandada y el sitio final donde se detuvo la observación, midiendo la distancia recorrida con un GPS y cuantificando el tiempo que tardó en recorrerla.

Selección de especies

Se seleccionaron siete especies de la comunidad de aves que fuesen comunes a los tres sitios de estudio. El criterio de selección se basó en que estas especies potencialmente forrajearan tanto dentro de bandadas mixtas como por fuera de ellas (obs pers), así como en su estatus migratorio (i.e. migratoria Neotropical y residente). Las especies focales residentes fueron *Zymmerius chrysops*, *Parula pitiayumi* (Familia Parulidae), *Hemithraupis guira* (Familia Thraupidae) y las especies migratorias fueron *Dendroica cerulea*, *Leothlipys peregrina*, *Wilsonia canadensis* y *Dendroica fusca* (Familia Parulidae).

Comportamiento de forrajeo

Los datos de comportamiento de forrajeo de las especies focales se obtuvieron al momento de encontrarse una bandada mixta. Para cada individuo de las especies focales detectado se describió el contexto social del ave, en bandada mixta o solitario (que incluyó aves forrajeando en parejas), el sexo y la altura de forrajeo. Se describió el comportamiento de forrajeo el mayor tiempo posible para cada individuo usando binoculares 10x42, una micrograbadora digital OLYMPUS ws 500, y un cronómetro digital. El tiempo de registro se obtuvo en segundos (s), iniciando 5 segundos después de ser detectada el ave. El comportamiento de forrajeo se describió usando una adaptación de las categorías propuestas por Remsem & Robinson 1990 para la búsqueda de alimento, sitio de forrajeo (sustrato, estrato horizontal y vertical) y maniobras (Apéndice A).

Estas observaciones fueron transcritas a una base de datos y permitieron calcular las siguientes variables:

Tasa de forrajeo: Número de intentos de captura de presas por minuto. Incluyó las maniobras aéreas y no aéreas descritas en el Apéndice A. Incluyó tanto los ataques efectivos como los intentos.

Tasa de movimiento: Número de movimientos por minuto. Incluyó las maniobras salto, vuelo salto, vuelo corto, vuelo largo, cambio de posición.

Tasa de maniobras aéreas: Número de maniobras aéreas por minuto. Incluyó las maniobras salto ataque, vuelo ataque, vuelo ataque sostenido, atrapa cayendo, persigue.

Para minimizar el riesgo de describir el mismo individuo dos veces, se describió sólo un individuo por especie o sexo o estado de plumaje en cada bandada encontrada y individuos solitarios separados al menos 250 m. Se excluyeron observaciones menores a 10 segundos o bajo condiciones de lluvia.

Análisis de datos

Para cada bandada observada, se calculó la riqueza total de especies, y el número total de individuos. De las siete especies focales, cinco tuvieron observaciones suficientes

forrajeando solitarias y en bandadas mixtas para llevar a cabo el análisis (Especies migratorias: *Dendroica fusca*, *Wilsonia canadensis* y *Leiothlipsis peregrina*. Especies residentes: *Parula pitaiayumi* y *Zimmerius chrysops*). El tratamiento taxonómico y la nomenclatura siguió la propuesta por la SACC (The South American Classification Committee, por sus siglas en inglés), versión Mayo 17 de 2011.

Se realizaron los análisis estadísticos usando el programa STATGRAPHICS Centurion XVI (Statpoint 2005). Evalué la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk's y para aquellas variables que no cumplieron el supuesto de distribución normal y homogeneidad de varianzas empleé la transformación $\log(x+1)$. Para todos los análisis estadísticos, se empleó un $\alpha = 0.05$ para indicar significancia estadística. Las variables tasa de captura, tasa de movimiento y tasa de maniobras aéreas fueron analizadas para evaluar diferencias entre individuos forrajeando solitarios y en bandada mixta.

Tasa de forrajeo

Para evaluar el posible efecto de localidad y sexo en el análisis del contexto social en la tasa de forrajeo, se realizó un análisis de varianza. La tasa de forrajeo no difirió entre las localidades de estudio (Jerico, Tamesis, Fredonia ; $P > 0.05$) para todas las especies estudiadas, excepto para *L. peregrina* que evidenció diferencias significativas en sus tasas de forrajeo entre localidades. Por su parte, ninguna de las especies presentó diferencias en sus tasas de forrajeo asociadas al sexo. Por tanto, los datos de todas las localidades y sexos se analizaron juntos.

También se evaluó la variación de la tasa de forrajeo a través del día (i.e. hora del día), y a través de la temporada (i.e. día de la temporada) y con el clima entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas. Para esto, se realizaron los siguientes modelos de regresión lineal para cada especie:

Tasa de forrajeo y hora del día

Tasa de forrajeo y día de la temporada

Tasa de forrajeo y clima

Adicionalmente, se realizaron regresiones lineales para relacionar el efecto del tamaño y riqueza de bandadas en la tasa de forrajeo de las especies focales.

Aquellas variables que tuvieron un efecto significativo en el análisis de la tasa de forrajeo en relación al contexto social, fueron incluidas como covariables. Para tal efecto, se realizó un análisis de varianza multifactor (ANOVA multifactor) para examinar la contribución de estos factores en la variación de la tasa de forrajeo, incluyendo el contexto social (solitario, en bandada) como factor principal y controlando por las covariables que tuvieron un efecto significativo en la tasa de forrajeo.

Tasa de movimiento

Se realizó el mismo tipo de análisis y tratamiento de datos que con la variable tasa de forrajeo (i.e. ANOVA, ANOVA multifactor y regresión lineal).

Tasa de maniobras aéreas

Para evaluar las diferencias en la mediana de la tasa de maniobras visibles asociadas con el contexto social, se empleó una prueba U de Mann Whitney. Para los cálculos de la visibilidad de maniobras se siguió la clasificación descrita en el Apéndice A..

RESULTADOS

BANDADAS MIXTAS

Se observaron 106 bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío en las que participaron 107 especies de aves pertenecientes a 17 familias (Apéndice D), incluyendo 27 especies migratorias Neotropicales y 80 especies residentes. La riqueza media por bandada (\pm DE) fue de 13.58 ± 8.04 especies, y el tamaño medio de bandada fue de 19.72 ± 13.17 individuos (Tabla 1).

Tabla 1. Número de especies e individuos promedio observados en 106 bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío en tres localidades en Antioquia, Colombia. Valores muestran la media \pm DE.

Localidad	Número de especies	Número de individuos
Jérico	13.04 ± 8.66 (44)	17.39 ± 13.80
Fredonia	12.84 ± 5.72 (37)	19.05 ± 9.64
Tamesis	14.26 ± 8.75 (25)	22.60 ± 13.82
Promedio	13.57 ± 8.04 (106)	19.72 ± 13.17

La bandada de mayor tamaño estuvo conformada por al menos 76 individuos de 46 especies, e incluyó aves migratorias y residentes. Las especies migratorias y residentes más comúnmente detectadas asociadas a bandadas mixtas fueron *Dendroica fusca* (en 89.62% de las bandadas) y *Zimmerius chrysops* (66.98%; Apéndice B), respectivamente. 13.21% de las especies de aves detectadas unidas a bandadas se encontraron en una sola bandada. Las familias más frecuentemente detectadas en bandadas mixtas fueron los Atrapamoscas (Tyrannidae, 28 especies), las Reinitas (Parulidae, 16) y las Tangaras (Thraupidae, 13; Apéndice C). En estas bandadas mixtas participaron las especies endémicas *Miarchus apicalis*, *Dacnis hartlaubi* y *Picumnus granadensis*, y las especies con criterio de amenaza a nivel global *Dendroica cerulea* (VU) y *Vermivora cryoptera* (NT; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, UICN).

Las bandadas tuvieron territorios aparentemente definidos y permanecieron activas durante todo el día, con aparentes períodos de descanso (Obs.per). La tasa media de movimiento de

las bandadas fue de 1.95 metros/min (n=34), y no se relacionó significativamente con el tamaño de la bandada ($p>0.05$).

ECOLOGÍA DE FORRAJE

Se caracterizó el comportamiento de forrajeo de 336 individuos de 7 especies de aves, cuatro migratorias Neotropicales (*Dendroica fusca*, *Dendroica cerulea*, *Leiothlipsis peregrina*, *Wilsonia canadensis*) y tres residentes (*Zimmerius chrysops*, *Hemithraupis guira*, *Parula pitiayumi*) en agroecosistemas de sombrío. Se describió un tiempo total de 536,78 minutos (32207 s) de forrajeo. El comportamiento de forrajeo descrito se discriminó según el contexto social en solitario (s) y en bandada (b) entre especies *D. fusca* (b: 6680 s; s:1992 s, *D. cerulea* (b:6164 seg s:347 seg), *L. peregrina* (b:2688 s:968), *W. Canadensis* (b:1850 s:1688), *Z. chrysops* (b:1747; s: 1793), *H. guira* (b:2470 s:294), *P. pitiayumi*(b:2267 s:1259). Para la especie residente *H. guira* y para la migratoria Neótroical *D. cerulea* no se obtuvieron suficientes registros forrajeando solitaria para evaluar el efecto del contexto social. Las especies migratorias y residentes con dimorfismo sexual aparente (*Dendroica fusca*, *Dendroica cerulea*, *Wilsonia canadensis*, *Hemithraupis guira*) no difieron en la tasa de forrajeo entre sexos.($P>0.05$, Tabla 2), ni en la tasa de movimiento entre sexos ($P>0.05$, Tabla 3)

Tabla 2. Resultados de prueba-ANOVA para comparar la tasa de forrajeo por sexo en especies de aves observadas en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. migratorias Neotropicales y especies residentes * Aves migratorias Neotropicales. Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral

<i>Especies</i>	<i>Sexo</i>		<i>F</i>	<i>P</i>
	<i>Macho</i>	<i>Hembra</i>		
<i>Dendroica fusca</i> *	1,490 \pm 0,109 (38)	1,584 \pm 0,104(42)	0,39	0,5
<i>Wilsonia canadensis</i> *	0,874 \pm 0,184 (20)	1,120 \pm 0,238 (12)	0,67	0,4
<i>Dendroica cerulea</i> *	1,541 \pm 0,106(52)	1,35 \pm 0,186 (17)	0,72	0,4
<i>Hemithraupis guira</i>	1,317 \pm 0,137 (27)	1,481 \pm 0,179 (16)	0,53	0,5

Tabla 3. Resultados de prueba-ANOVA para evaluar el efecto del sexo en la tasa de movimiento de las especies migratorias Neotropicales y especies residentes. Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral

<i>Especies</i>	<i>Sexo</i>		<i>F</i>	<i>P</i>
	<i>Macho</i>	<i>Hembra</i>		
<i>Dendroica fusca</i> *	24,29 \pm 1,17 (38)	23,582 \pm 1,115 (42)	0,19	0,6619
<i>Wilsonia canadensis</i> *	25,67 \pm 2,06 (20)	24,72 \pm 2,662 (12)	0,08	0,7804
<i>Dendroica cerulea</i> *	24,79 \pm 1,09 (52)	23,74 \pm 1,908 (17)	0,23	0,6335
<i>Hemithraupis guira</i>	2,836 \pm 0,076 (27)	2,815 \pm 0,098 (16)	0,03	0,8683

TASA DE FORRAJEJO

La tasa de forrajeo varió entre las especies desde 0 capturas/minuto (todas las especies) hasta 29.5 capturas/ min (*L. peregrina*). La mayor tasa de forrajeo la presentó la especie migratoria *L.peregrina* (8.17 ± 6.84 , n=40).

La tasa de forrajeo no varió con la hora del día para ninguna de las especies estudiadas ($p>0.05$, Tabla 6), ni tampoco durante la temporada en las especies migratorias *Dendroica fusca*, *Wilsonia canadensis* y en las especies residentes *Parula pitiayumi*, *Zimmerius chrysops*, y *Hemithraupis guira* ($p>0.05$, Tabla 4). Adicionalmente, no se evidenció una variación significativa en la tasa de forrajeo asociada al porcentaje de nubosidad en las especies *Dendroica cerulea*, *Dendroica fusca*, *Wilsonia canadensis*, *Parula pitiayumi* y *Hemithraupis guira* ($p>0.05$, Tabla4).

La tasa de forrajeo aumentó durante la temporada en las especies migratorias *Dendroica cerulea* ($\beta=0,0279 \pm 0,0098$, $t=2,86$, $p < 0,01$) y *Leiothlipys peregrina* ($\beta= 0,04485 \pm 0,0141$, $t= 3,19$, $p < 0,01$, Tabla 4, Figura 2). Por su parte, la tasa de forrajeo aumentó con el porcentaje de la nubosidad solo en la especie residente *Zimmerius chrysops* ($\beta=0,02136 \pm 0,01017$, $t=2,100$, $p > 0.1$, Tabla 4, Figura 3).

Tabla 4. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de forrajeo con (a) hora del día (b) día de la temporada y (c) nubosidad, para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes.

Especies	N	Hora		Día de la temporada		Nubosidad	
		F	P	F	p	F	P
<i>Wilsonia canadensis</i>	33	1,66	0,2076	1,59	0,2166	0,46	0,5063
<i>Leiothlipys peregrina</i>	40	3,22	0,0807	10,18	0,0028	2,92	0,0963
<i>Dendroica cerulea</i>	69	1,12	0,2928	8,15	0,0057	0,17	0,6821
<i>Parula pitiayumi</i>	35	2,60	0,1166	0,05	0,8276	1,48	0,2317
<i>Hemithraupis guira</i>	43	1,09	0,3030	1,64	0,2073	0,03	0,8537
<i>Zimmerius chrysops</i>	34	0,55	0,4643	3,33	0,0774	4,41	0,0460
<i>Dendroica fusca</i>	80	0,61	0,7972	1,19	0,2780	0,00	0,9583

Figura 2. Relación entre la tasa de forrajeo y el día de la temporada en dos especies de aves migratorias Neotropicales en agroecosistemas de sombrío. Izquierda *Dendroica cerulea*, derecha *Leiothlipys peregrina*.

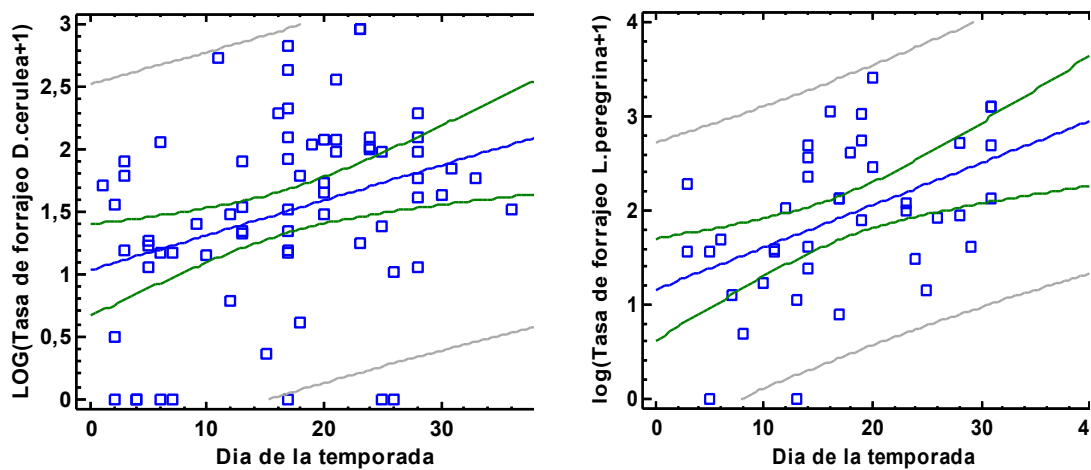
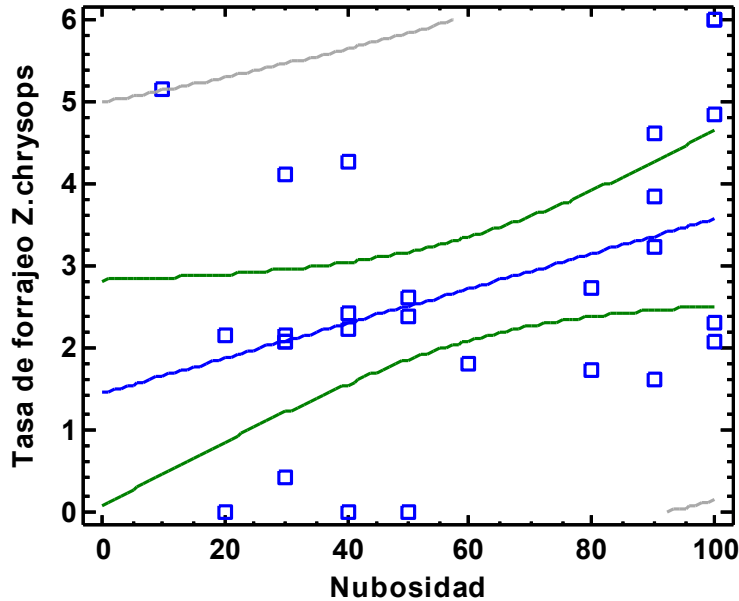


Figura 3. Relación entre la tasa de forrajeo y la nubosidad en la especie residente *Zimmerius chrysops*.



Efecto del contexto social en la tasa de forrajeo

Los individuos que estaban unidos a bandadas forrajearon a una tasa mayor que aquellos solitarios en las especies migratorias *Dendroica fusca* (ANOVA, $F_{1, 78} = 20,77$, $P < 0.001$), *Leiothlipys peregrina* (ANOVA, $F_{1, 38} = 21,88$, $P < 0.001$), *Wilsonia canadensis* (ANOVA, $F_{1, 31} = 54,04$, $P < 0.001$), y las especies residentes *Parula pitiayumi* (ANOVA, $F_{1, 33} = 18,13$, $P < 0.001$) y *Zimmerius chrysops* (ANOVA, $F_{1,32}=13,39$, $P < 0.001$, Tabla 5). Debido a que en las variables día de la temporada y nubosidad tuvieron efecto en la tasa de forrajeo de las especies *L. peregrina* y *Z. chrysops*, respectivamente, se incluyeron en el análisis del efecto del contexto social en la tasa de forrajeo, utilizando día de la temporada y nubosidad como covariables. Al de incluirlas en el análisis, no hubo evidencia de diferencias en la tasa de de forrajeo debidas a la nubosidad en *Zimmerius chrysops* ($p > 0.05$) pero si al día de la temporada en *Leiothlipys peregrina* (ANOVA, $F_{1, 37} = 5, 35$, $P = 0,03$). Sin embargo el efecto del contexto social fue mayor en la tasa de forrajeo de la

especies que el de las covariables (*Leiothlipys peregrina* , $F_{1, 37} = 5, 35, P < 0,001$) Apéndice G).

Tabla 5. Resultados de prueba-ANOVA para la diferencia en la tasa de forrajeo de aves migratorias Neotropicales * y aves residentes entre individuos forrajeando solitarias y en bandadas mixtas. Se incluyen los resultados corregidos por las covariables día de la temporada y nubosidad para las especies *Leiothlipys peregrina* y *Zimmerius chrysops* . Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral.

<i>Especies</i>	<i>En bandada</i>	<i>Solitario</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Dendroica fusca</i> *	1,6802 \pm 0,0737(66)	0,8773 \pm 0,1599(14)	20,77	0,000
<i>Wilsonia canadensis</i> *	1,4315 \pm 0,592 (22)	0,0801 \pm 0,1792(11)	54,04	0,000
<i>Leiothlipys peregrina</i> *	2,1143 \pm 0,656 (35)	0,6571 \pm 0,6121 (5)	21,88	0,000
<i>Parula pitiayumi</i> *	1,4885 \pm 0,10576(27)	0,4817 \pm 0,2115(7)	18,13	0,000
<i>Zimmerius chrysops</i> *	3,3036 \pm 0,3069 (21)	1,4131 \pm 0,4156(13)	13,39	0,030

Efecto del tamaño de la bandada en la tasa de forrajeo

Adicional al efecto del contexto social, la tasa de forrajeo varió con la riqueza y abundancia de la bandada. La tasa de forrajeo aumentó con el número de especies dentro de la bandada en las especies focales *Dendroica fusca* ($\beta=0,0275 \pm 0,0084$ $t=3,2736$ $P=0,0016$), *Wilsonia canadensis* ($\beta=0,0442 \pm 0,0137, t=3,230, P=0,0029$), *Leiothlipys peregrina* ($\beta=0,0472 \pm 0,0127, t=3,7068$ $P < 0,001$), *Parula pitiayumi* ($\beta=0,0280 \pm 0,0103, t=2,7267, P = 0,0103$) y *Zimmerius chrysops* ($\beta=0,09221 \pm 0,0320, t=2,8806$ $P = 0,0078$; Tabla 6, Figura 4).

Tabla 6. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de forrajeo y (a) riqueza y (b) abundancia de aves en la bandada, para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. G.l.: grados de libertad.

Especies	g.l.	Número de especies en la bandada		Número de individuos en la bandada	
		F	P	F	p
<i>Dendroica fusca</i>	1, 72	10,72	0,0016	9,50	0,0029
<i>Wilsonia canadensis</i>	1, 31	10,43	0,0029	12,08	0,0015
<i>Leiothlipsis peregrina</i>	1, 38	13,74	0,0007	9,76	0,0035
<i>Dendroica cerulea</i>	1,59	0,23	0,6334	1,19	0,2797
<i>Parula pitiayumi</i>	1,32	7,43	0,0103	7,76	0,0089
<i>Hemithraupis guira</i>	1,38	0,85	0,3634	2,57	0,1174
<i>Zimmerius chrysops</i>	1,26	8,30	0,0078	10,36	0,0034

Figura 4. Relación entre tasa de forrajeo y la riqueza de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

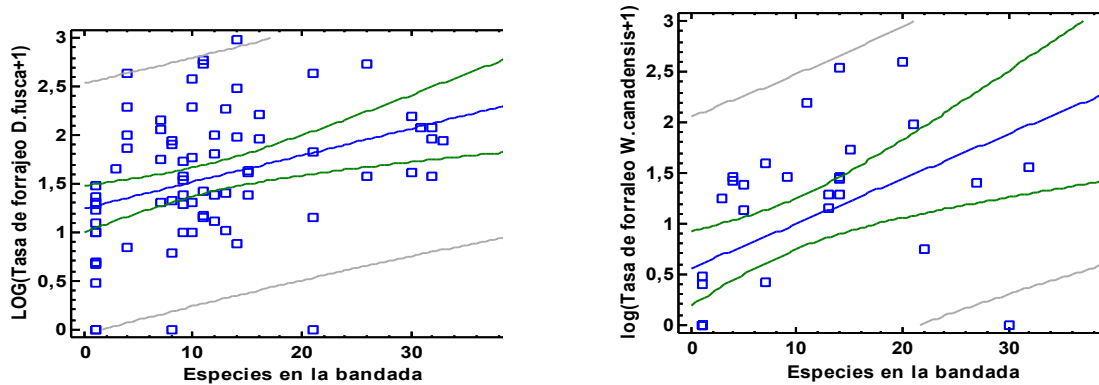
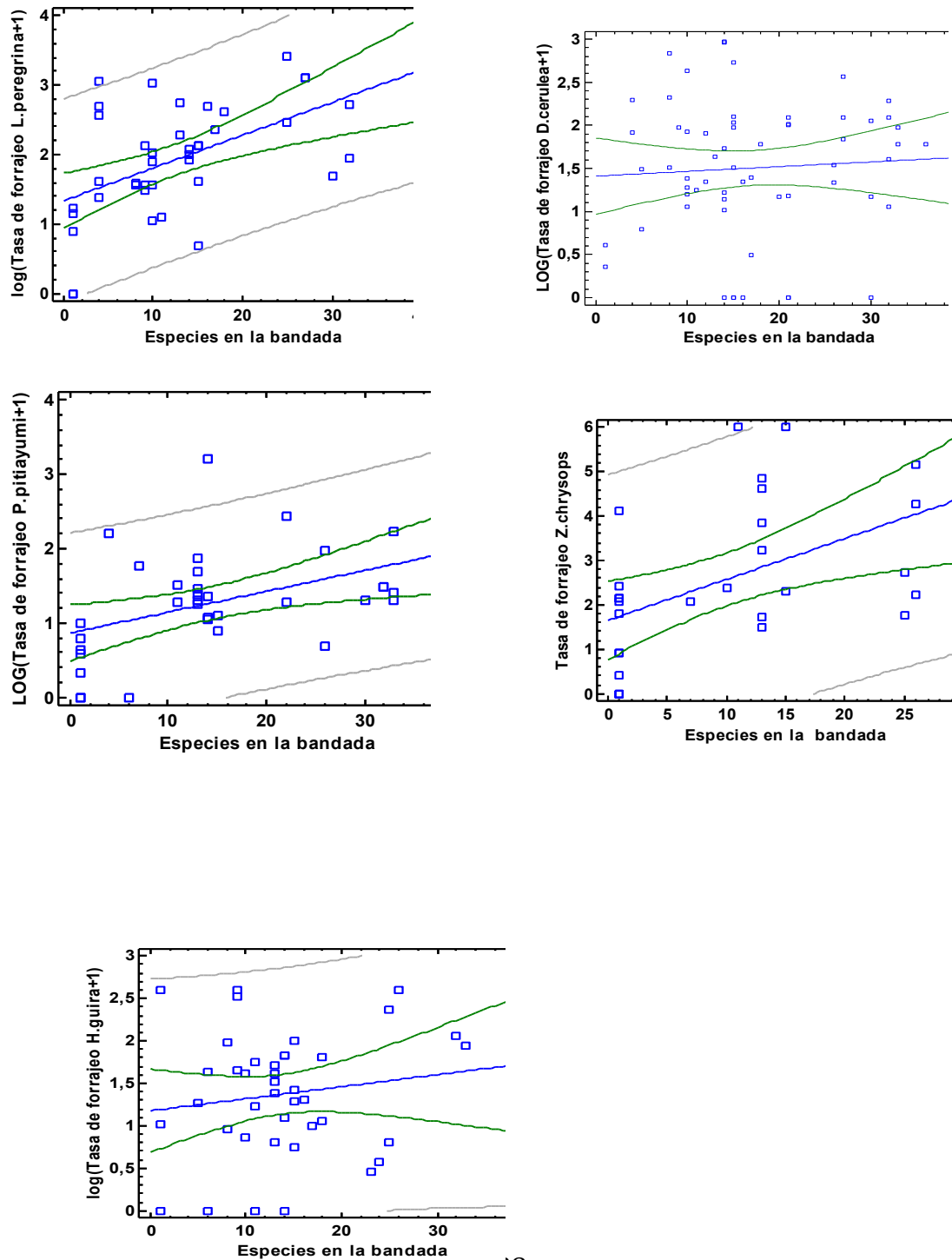


Figura 4.(Continuación) Relación entre tasa de forrajeo y la riqueza de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.



Igualmente, la tasa de forrajeo incrementó con el número de individuos dentro de la bandada para *D. fusca* ($\beta=0,0166\pm 0,0054$, $t=3,0819$, $P = 0,0029$), *W. canadensis* ($\beta=0,03139\pm 0,0090$ $t=3,4764$, $P = 0,0015$), *L. peregrina* ($\beta=0,02616 \pm 0,0084$, $t=3,1242$, $P = 0,0035$), *P. pitiayumi* ($\beta=0,01756\pm 0,0063$, $t=2,7851$, $P =0,0089$) y *Z. chrysops* ($\beta=0,0670\pm 0,0208$, $t=3,2182$, $p= 0,0034$; Tabla 6, Figura 5).

Figura 5. Relación entre tasa de forrajeo y el Número de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío.

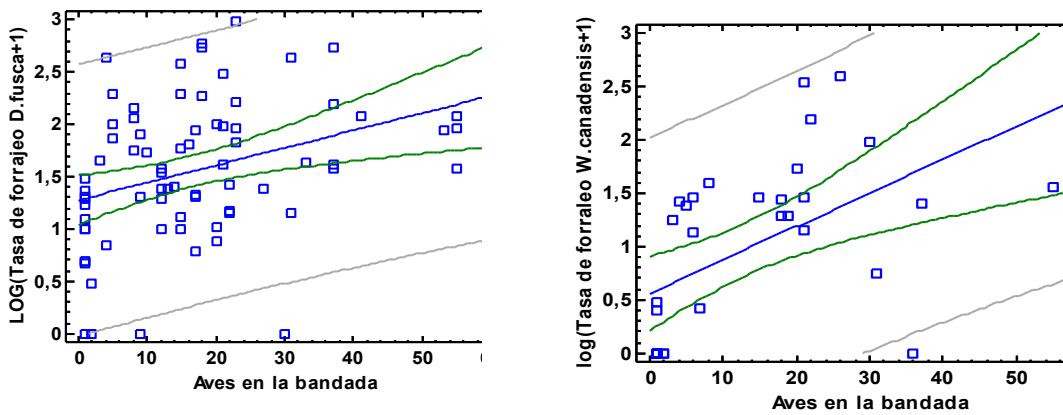


Figura 5. Relación entre tasa de forrajeo y el Número de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío.

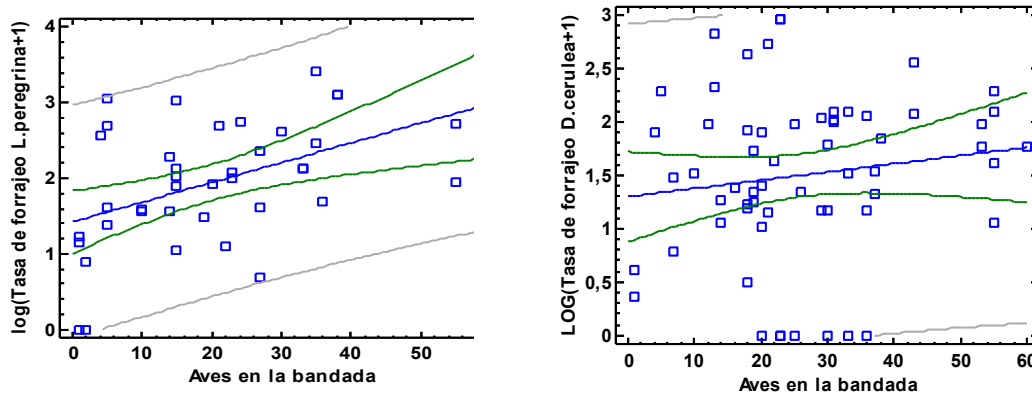
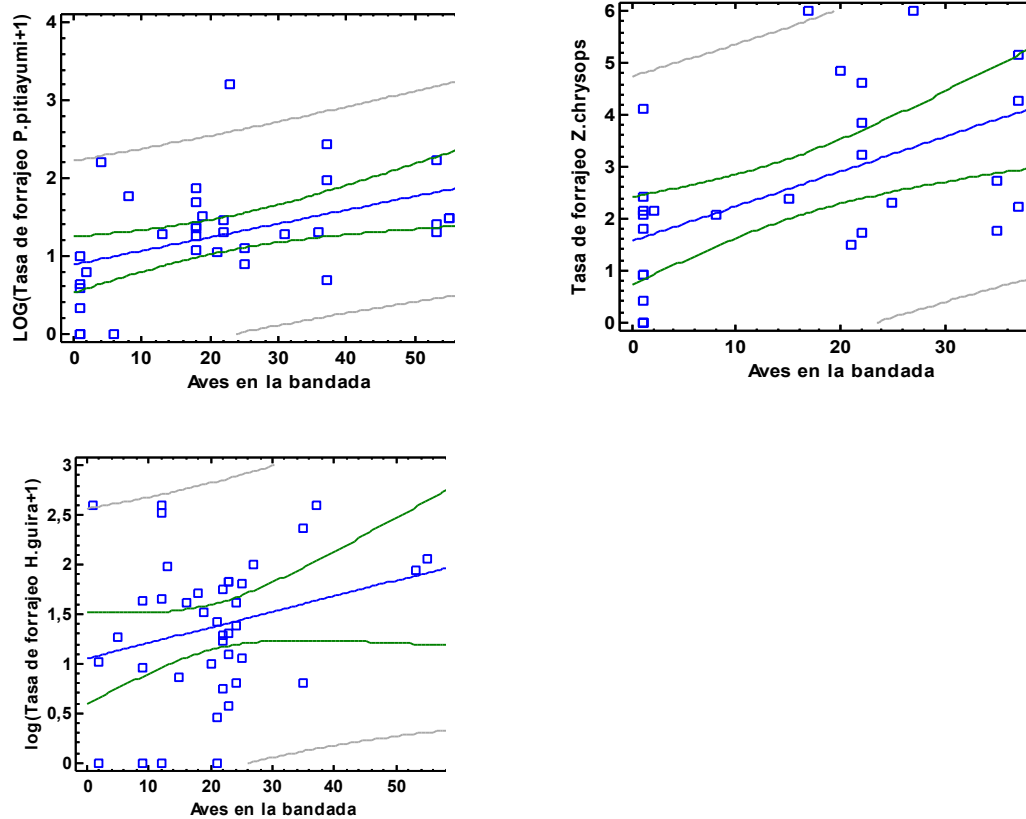


Figura 5 (Continuación). Relación entre tasa de forrajeo y el Número de especies en la bandada para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales y tres residentes en agroecosistemas de sombrío.



Las especies *Dendroica cerulea* y *Hemithraupis guira* no presentaron evidencia de un efecto del tamaño de la bandada en la tasa de forrajeo ($p > 0.05$, Tabla 9).

TASA DE MOVIMIENTO

La tasa de movimiento varió entre las especies desde 2 movimientos/ min (*Z. chrysops*) hasta 47.21 movimientos/ min (*Wilsonia canadensis*). La especie *Wilsonia canadensis* presentó la mayor tasa promedio de movimiento (25.3 ± 8.94 $n=33$), mientras que la especie *Zimmerius chrysops* presentó la tasa promedio de movimiento más baja (6.6 ± 4.6 $n=33$).

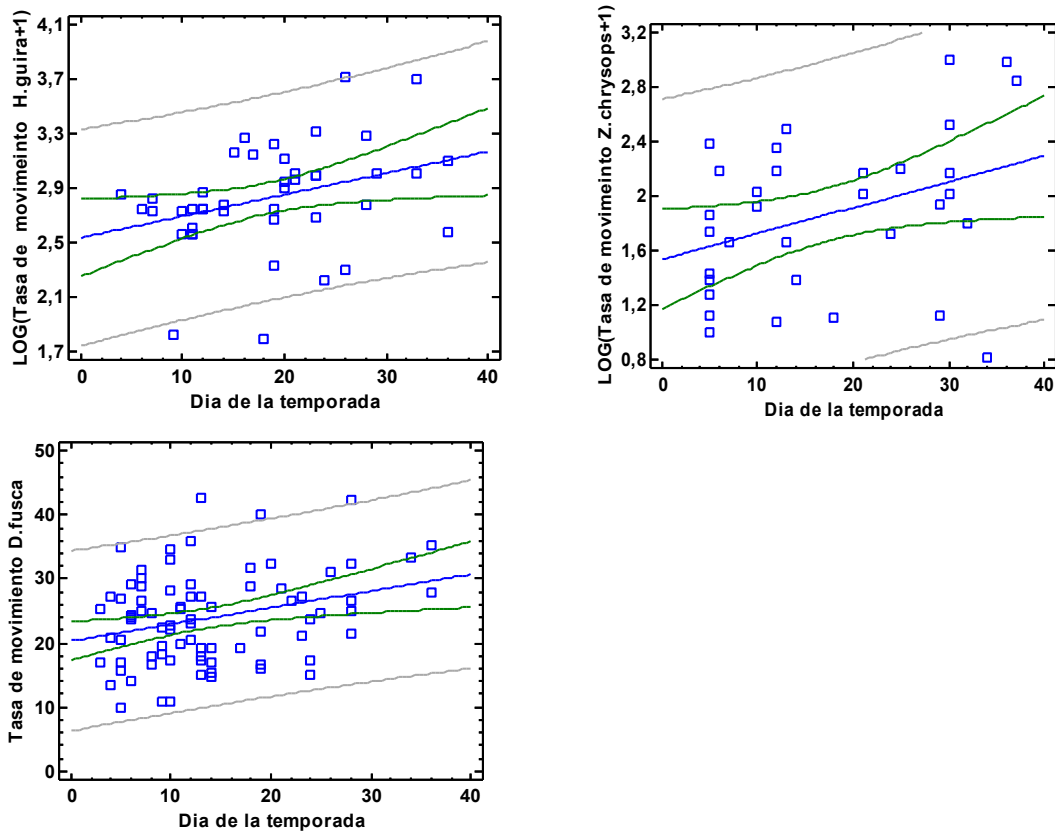
La tasa de movimiento de las especies no varió con la hora del día, ni con el porcentaje de nubosidad para ninguna de las especies estudiadas ($P > 0.05$, Tabla 7) Ni tampoco con el día

de la temporada para las especies *Dendroica cerulea*, *Wilsonia canadensis*, *Leiothlipys peregrina*, y *Parula pitiayumi* ($P > 0.05$, Tabla 7). Sin embargo, la tasa de movimiento aumentó durante la temporada para la especie migratoria *Dendroica fusca* ($\beta = 0,2596 \pm 0,0946$, $t = 2,7434$, $P = 0,0075$) y para las especies residentes *Zimmerius chrysops* ($\beta = 0,0189 \pm 0,0087$, $t = 2,1751$, $P = 0,0374$) y *Hemithraupis guira* ($\beta = 0,0158 \pm 0,0069$, $t = 2,2807$, $P = 0,0278$, Tabla 7, Figura 5).

Tabla 7. Modelos de regresión lineal para relacionar la tasa de movimiento y (a) hora del día, (b) día de la temporada y (c) clima para cuatro especies de aves migratorias Neotropicales * y tres residentes encontradas en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

<i>Especies</i>	<i>N</i>	<i>Hora</i>		<i>Día de la temporada</i>		<i>Clima</i>	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Wilsonia canadensis</i> *	33	4,00	0,0544	1,76	0,1940	0,00	0,967
<i>Leiothlipys peregrina</i> *	40	0,01	0,9115	0,81	0,3737	1,65	0,207
<i>Dendroica cerulea</i> *	69	0,16	0,6889	0,00	0,9995	0,00	0,982
<i>Parula pitiayumi</i>	35	0,07	0,7925	0,01	0,9436	1,66	0,206
<i>Hemithraupis guira</i>	43	0,13	0,7178	5,20	0,0278	0,60	0,445
<i>Zimmerius chrysops</i>	34	0,38	0,5439	4,73	0,0374	2,28	0,143
<i>Dendroica fusca</i> *	80	0,00	0,9457	7,53	0,0075	0,01	0,904

Figura 6. Relación entre la tasa de forrajeo y el día de la temporada para tres especies de aves en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.



Efecto del contexto social en la tasa de movimiento.

Los individuos de las especies *Parula pitiayumi* (ANOVA, $F_{1, 33} = 13,50, P < 0.001$) y *Zimmerius chrysops* (ANOVA, $F_{1, 31} = 9,83, P = 0,0037$) que estaban unidos a bandadas se movieron a una tasa mayor que cuando se observaron solitarios ($p < 0.05$, Tabla 8). Por su parte, las especies migratorias *Dendroica fusca*, *Leiothlipys peregrina*, *Wilsonia canadensis* no presentaron diferencias en la tasa de movimiento en relación a su contexto social ($P > 0.05$, Tabla 8).

Debido a que en la variable día de la temporada presentó un efecto en la tasa de movimiento de las especie *Zimmerius chrysops* y *Dendroica fusca* se incluyeron en el análisis del efecto del contexto social en la tasa de movimiento, utilizando día de la temporada como covariable. Al incluirlas en el análisis hubo evidencia de diferencias en la

tasa de movimiento debidas a el día de la temporada en *Dendroica fusca* (ANOVA, $F_{1, 77} = 6, 8, P = 0,011$, Tabla 8) pero no en *Zimmerius chrysops*($p > 0.05$).

Tabla 8. Resultados de prueba-ANOVA para evaluar la diferencia en la tasa de movimiento de aves migratorias Neotropicales* y aves residentes entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas. Se incluyen los resultados corregidos por las covariables día de la temporada para las especies *Dendroica fusca* y *Zimmerius chrysops*. Valores muestran la media \pm DE y tamaño muestral

<i>Especies</i>	<i>En bandada</i>	<i>Solitario</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Dendroica fusca</i> *	23,63 \pm 0,887 (66)	25,26 \pm 1,93 (14)	0,00	0,968
<i>Wilsonia canadensis</i> *	24,53 \pm 1,921 (22)	26,85 \pm 2,71 (11)	0,49	0,490
<i>Leiothlipsis peregrina</i> *	19,37 \pm 1,205 (35)	23,04 \pm 3,19 (5)	1,16	0,288
<i>Parula pitaiyumi</i>	28,75 \pm 1,276 (28)	18,26 \pm 2,55 (7)	13,50	0,000
<i>Zimmerius chrysops</i>	1,916 \pm 0,137 (21)	1,20 \pm 0,181 (12)	5,21	0,028

Efecto del tamaño de la bandada en la tasa de forrajeo

Adicional al efecto del contexto social, la tasa de movimiento varió con la riqueza y abundancia de la bandada. Las especies *Parula pitaiyumi* y *Zimmerius chrysops* aumentaron su tasa de movimiento con el aumento de la riqueza de especies en la bandada ($\beta = 0,0280 \pm 0,0103, t = 2,72668, p = 0,0103$ y $\beta = 0,0293 \pm 0,011, t = 2,74213, p = 0,0109$, respectivamente; Tabla 9, Figura 7a) . Igualmente, estas dos especies aumentaron su tasa de movimiento con el número de individuos de la bandada (*P. pitaiyumi*: $\beta = 0,0176 \pm 0,006, t = 2,7851, p = 0,0089$, *Z. chrysops*: $\beta = 0,0216 \pm 0,0069, t = 3,1251, p = 0,0043$; Tabla 9, Figura 7 b) .

Tabla 9. Modelo de regresión lineal para relacionar la tasa de movimiento y (a) riqueza y (b) abundancia de aves en la bandadapara cuatro especies de aves migratorias Neotropicales *y tres residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia. *g.l.*: grados de libertad.

<i>Especies</i>	<i>g.l.</i>	<i>Número de especies en la bandada</i>		<i>Número de individuos en la bandada</i>	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Dendroica fusca</i> *	1, 72	0,37	0,5455	1,66	0,2012
<i>Wilsonia canadensis</i> *	1, 31	0,21	0,6488	0,38	0,5430
<i>Leiothlipys peregrina</i> *	1, 37	0,02	0,8931	0,04	0,8517
<i>Dendroica cerulea</i> *	1,59	1,43	0,2361	0,57	0,4530
<i>Parula pitiayumi</i>	1,32	13,19	0,0010	11,27	0,0020
<i>Hemithraupis guira</i>	1,38	0,17	0,6841	0,65	0,4254
<i>Zimmerius chrysops</i>	1,26	7,52	0,0109	9,77	0,0043

Figura 7. Relación entre tasa de movimiento y el tamaño de la bandada para las especies residentes *Zimmerius chrysops* y *Parula pitiayumi*. a. Número de especies, b. Número de individuos

a.

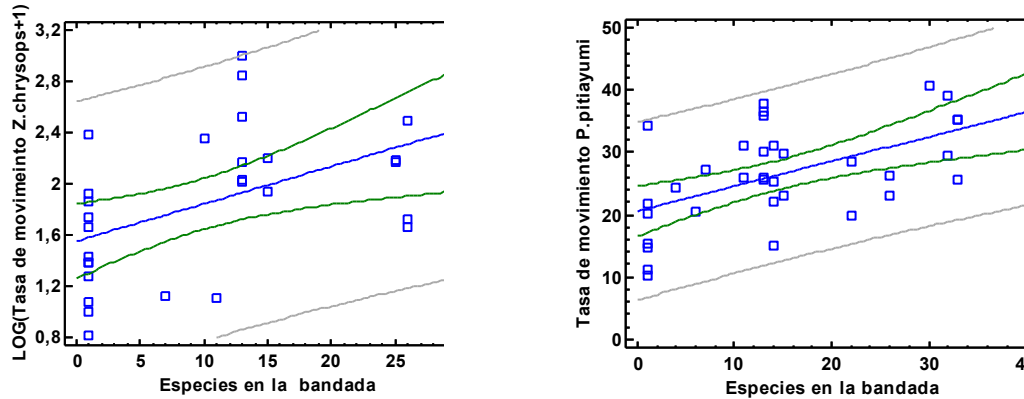
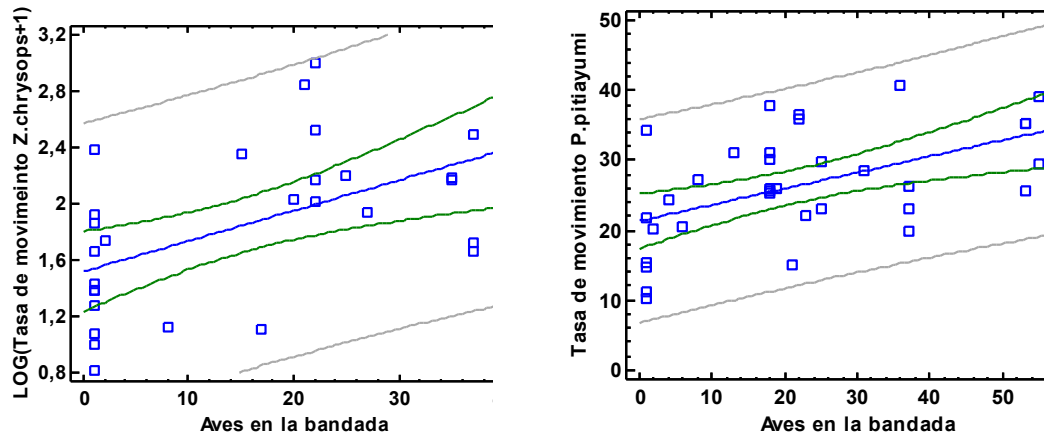


Figura 7. (Continuacion) Relación entre tasa de movimiento y el tamaño de la bandada para las especies residentes *Zimmerius chrysops* y *Parula pitiayumi*.

a. Número de especies, b. Número de individuos

b.



TÉCNICA DE FORRAJEO

Cinco de las siete especies focales adicionaron a su repertorio de forrajeo nuevas maniobras y emplearon más sustratos cuando forrajearon en bandadas mixtas que cuando forrajearon solitarias: *Dendroica fusca* (6 maniobras-sustratos adicionales) *Wilsonia canadensis* (13 maniobras-sustratos adicionales), *Leiothlipsis peregrina* (12 maniobras-sustratos adicionales), *Parula pitiayumi* (10 maniobras-sustratos adicionales), *Zimmerius chrysops* (6 maniobras-sustratos adicionales; Tabla 10).

Tabla 10. Maniobras y sustratos utilizados por tres especies migratorias * y dos especies residentes, que se conservaron cuando estaban solitarios y en bandada y que se adicionaron cuando estaban en bandada .

<i>Especie</i>	<i>Maniobras conservadas</i>	<i>Maniobras-sustratos adicionales</i>	<i>Contexto social</i>
<i>Dendroica fusca</i> *	Pica haz-enves hoja verde	Pica haz hoja seca	<i>bandada</i>
	Pica enves hoja seca	Pica flor	
	Pica rama verde-seca	Pica apice- yema	
	Vuelo ataque enves hoja verde	Ataque al aire	
	Vuelo ataque sostenido enves- haz de hoja verde	Vuelo ataque sostenido rama	
	Vuelo ataque rama	Atrapa en vuelo	
	Atrapa cayendo		<i>solitario</i>

<i>Wilsonia canadensis*</i>	Pica haz hoja verde Atrapa en vuelo	Pica envés hoja verde-seca Pica rama verde-seca Pica flor Atrapa cayendo Ataque al aire Vuelo ataque rama Vuelo ataque envés hoja verde-seca Vuelo ataque sostenido rama Vuelo ataque sostenido envés-haz hoja verde	<i>bandada</i> <i>solitario</i>
<i>Leiothlipsis peregrina*</i>	Pica envés hoja verde Pica rama verde	Pica haz hoja verde Pica envés hoja seca Pica rama verde-seca Pica flor Pica apice- yema Vuelo ataque envés- haz hoja verde. Vuelo ataque sostenido haz- envés hoja verde. Vuelo ataque sostenido rama.	<i>bandada</i> <i>solitario</i>
<i>Parula pitayumi</i>	Pica haz-envés hoja verde Pica rama verde Pica flor Persigue	Pica envés hoja seca Pica rama muerta Pica apice-yema Vuelo ataque envés hoja verde Vuelo ataque rama Vuelo ataque sostenido envés hoja verde Vuelo-percha ataque Atrapa en vuelo Atrapa cayendo	<i>bandada</i> <i>solitario</i>
<i>Zimmerius chrysops</i>	Pica haz-envés hoja verde Pica rama verde Pica flor Salto-ataque Vuelo ataque sostenido rama Ataque al aire	Pica envés hoja seca Pica rama muerta Vuelo ataque envés hoja verde Vuelo ataque rama Vuelo ataque sostenido envés hoja verde Atrapa cayendo Pica apice-yema	<i>bandada</i> <i>solitario</i>

Las especies migratorias *Dendroica fusca*, *Wilsonia canadensis*, *Leiothlipsis peregrina* y la residente *Parula pitiayumi*, utilizaron la maniobra no aérea "pica" más que otras maniobras independiente del contexto social, (Tabla 11). Estas especies utilizaron el sustrato envés de hoja verde para realizar las maniobras de forrajeo principales cuando forrajearon en bandada, mientras que solitarios utilizaron otros sustratos como aire, flor, y envés de hoja verde. Las especies *Wilsonia canadensis*, *Leiothlipsis peregrina* y *Parula pitiayumi* utilizaron como maniobras-sustratos principales maniobras adicionales a su repertorio de forrajeo con el contexto social (Tabla 11).

Tabla 11. Porcentaje de las principales maniobras de forrajeo y sustratos usadas por las especies focales, discriminadas por el contexto social.

<i>Especie</i>	<i>Contexto social</i>	<i>Maniobra aérea</i>		<i>Maniobra no aérea</i>	
		<i>maniobra sustrato</i>	<i>porcentaje</i>	<i>maniobra-sustrato</i>	<i>porcentaje</i>
Dendroica fusca	bandada	Vuelo ataque - envés de hoja verde	5.4264	Pica- envés hoja verde	38.2429
	solitario	Vuelo ataque - envés de hoja verde	11.9403	Pica- envés hoja verde	46.2687
Wilsonia canadensis	bandada	Vuelo ataque - envés de hoja verde	13.7615	Pica- envés hoja verde	29.3578
	solitario	Atrapa en vuelo- aire	33.3333	Pica - haz hoja verde	66.6667
Leiothlipsis peregrina	bandada	Vuelo ataque sostenido- envés hoja verde	0.4773	Pica- envés hoja verde	52.74463007
	solitario	No utilizadas	0	Pica- envés hoja verde	93.75
Dendroica cerulea	bandada	Vuelo ataque - envés hoja verde	2.8007	Pica- envés hoja verde	53.0478
	solitario	-	-	-	-
Parula pitiayumi	bandada	Vuelo ataque - envés hoja verde	2.8169	Pica- envés hoja verde	42.9577
	solitario	Vuelo ataque - envés hoja verde. Atrapa cayendo	2.8169	Pica -flor	35.2941
Hemithraupis guira	bandada	Atrapa cayendo	5.0315	Pica- envés hoja verde	36.4779
	solitario	-	-	-	-
<i>Zimmerius chrysops</i>	bandada	Vuelo ataque sostenido- rama	17.0940	Pica - rama verde	13.6752
	solitario	-	-	-	45.6522

La tasa de maniobras aéreas varió entre las especies desde 0 maniobras aéreas/ min (todas las especies) hasta 7.69 maniobras aéreas/ min (*Dendroica fusca*). La especie que realizó en promedio más maniobras aéreas fue *Zimmerius chrysops* (1.109± 1.62, n=33). Los individuos de la especie *Wilsonia canadensis* realizaron un mayor número de maniobras aéreas cuando forrajearon en bandadas que cuando forrajearon en solitario (W=, P=0,0008, Tabla 17), mientras que las especies *Dendroica fusca*, *Leiothlipys peregrina*, *Parula pitiayumi* y *Zimmerius chrysops* no difirieron en el número de maniobras aéreas según el contexto social (P>0.05, Tabla 12).

Tabla 12. Resultados de prueba-U de Mann Whitney para la diferencia en la mediana de la tasa de maniobras aéreas entre individuos forrajearo solitarios y en bandadas mixtas para especies de aves migratorias Neotropicales* y residentes en agroecosistemas de sombrío en Antioquia, Colombia.

<i>Especies</i>	<i>Bandada</i>	<i>Solitario</i>	<i>W</i>	<i>P</i>
<i>Dendroica fusca</i> *	0, 54	0	520, 5	0,43
<i>Wilsonia canadensis</i>	1,11	0	19,0	0,00
<i>Leiothlipys peregrina</i>	0	0	77,5	0,45
<i>Parula pitiayumi</i>	0	0	68,0	0,15
<i>Zimmerius chrysops</i>	0,75	0	172,0	0,13

DISCUSIÓN

La importancia que tiene para las especies animales el comportamiento de asociación a bandadas mixtas es constantemente debatida. A pesar de que se ha sugerido que participantes de bandadas mixtas pueden no obtener ningún beneficio aparente (Pomara et al 2003), e incluso incurrir en algunos costos energéticos (e.g. Rabenold & Christensen 1979, Hutto 1988), los resultados de este estudio sugieren que las especies migratorias y residentes se benefician de la asociación en bandadas mixtas adquiriendo beneficios al presentar un aumento en la tasa de forrajeo y la modificación de las técnicas de forrajeo. Más aún, se encontró que la tasa de movimiento de algunas de las especies residentes aumentó cuando se asociaron a bandadas mixtas, lo que podría influenciar positivamente la eficiencia de forrajeo, al visitar mas sitios por unidad de tiempo o, por el contrario, evidenciar un costo derivado de la asociación a bandadas .En conjunto, los resultados de esta investigación sugieren que el comportamiento de asociación en bandadas mixtas podría tener un efecto positivo en el *fitness* de los individuos, resultados que han sido sugeridos en otros estudios (e.g Thiollay 2003, Jullien y Clobert 2000, Sridhar et al 2009). Adicionalmente, este estudio aporta informacion sobre la ecología de las especies residentes y migratorias que se unen a bandadas durante la epoca de migracion en los Andes.

Bandadas mixtas Las bandadas mixtas observadas en agroecosistemas de sombrío en Antioquia se caracterizaron por ser relativamente de gran tamaño, tanto en número de especies como de individuos, más de lo reportado en otros estudios realizados en Colombia en ecosistemas boscosos (8.3 ± 6.3 especies, 5.8 ± 3.6 individuos; Bohorquez 2003) y en ecosistemas agroforestales (8.24 ± 3.95 especies, 15.3 ± 9.3 individuos; Colorado 2011). Adicionalmente, las familias Tyrannidae y Thraupidae fueron las familias mejor representadas, patrón que coincidió con lo documentado en otros estudios en Panamá (Pomara et al. 2003), Ecuador (Poulsen 1996) y Colombia (Bohorquez 2003). Estas características sugieren que estos ecosistemas agroforestales pueden fomentar el desarrollo de interacciones sociales como las bandadas mixtas de manera equivalente a otros tipos de hábitat. Sin embargo, en estas bandadas se presentó un menor número de familias

participando que en ecosistemas conservados, lo que pudo deberse posiblemente a que estos últimos pueden tener una mayor complejidad de hábitat, en particular en términos de riqueza y estructura (Lee et al 2005). Por ejemplo, Poulsen (1996) registró varias especies de la familia Corvidae participando en bandadas mixtas en un bosque humedo en Ecuador, la cual ha sido reconocida por tener especies sensibles a la deforestación (Lee et al 2005).. Adicionalmente, la familia Furnariidae que estuvo poco representada en las bandadas de esta investigación (4 especies), fue comun en otros estudios en bosques montanos, como lo registró Bohorquez (2003), con 12 especies participando en bandadas mixtas en un bosque de niebla en Colombia. Estas bandadas se caracterizaron también por presentar un recambio de especies durante en día, similar a lo lo descrito en bandadas mixtas en los Andes por Poulsen 1996 donde registro algunas especies saliendo y entrando frecuentemente en las bandadas.

Tasa de forrajeo Se encontró que la tasa de forrajeo fue mayor en individuos asociados a bandadas mixtas comparados con individuos forrajeando solitarios, lo que puede estar asociado a un beneficio en el forrajeo. Contrario a lo documentado por Pomara et al. (2003) en Panamá donde la mayoría de especies migratorias y residentes no aumentaron de manera significativa la tasa de forrajeo, en nuestro estudio la tasa de forrajeo para las especies migratorias y residentes asociadas a bandadas en Antioquia aumentó de manera significativa. Similar a nuestro estudio, Thiollay (2003) documentó un aumento en la tasa de forrajeo para una especie residente cuando participo en bandadas mixtas en Guyana y Kownlton (2010) documentó un aumento en la tasa de forrajeo en los individuos de varias especies cuando se unieron a bandadas mixtas en diferentes tipos de habitat en Ecuador. El aumento en la tasa de forrajeo documentado en este estudio para bandadas mixtas en agrosistemas de sombrío en Antioquia podría reflejar varias formas de facilitación social en el forrajeo a través de mecanismos como la transferencia de información de otros miembros (Krebs 1973 , Sasvari 1992) o por efecto del movimiento de los miembros de la bandada que espantan más presas (Munn and Terborgh 1979), u otros mecanismos sugeridos por otros autores (Morse 1970, Moynihan 1962). En particular, Sridhar et al. (2009) sugieren que el aumento en la tasa de forrajeo en especies dentro de bandadas mixtas podría reflejar más tiempo disponible para alimentarse, debido a la disminución en

el tiempo invertido en vigilancia para detectar predadores, lo que se traduciría en un beneficio adicional antipredador derivado de unirse a bandadas. Sin embargo, el incremento en la tasa de forrajeo mientras las aves se encontraban dentro de bandadas mixtas podría sugerir también que las especies están sufriendo una interferencia competitiva por el recurso (Alantalo 1981, Hutto 1998, Greenberg 2000) y que el aumento en la tasa de forrajeo representa una respuesta a la captura de presas de menor calidad. a una ganancia antipredadora.

En el análisis de otras variables que podrían influir en la tasa de forrajeo, la temporalidad (i.e. día de la temporada) fue el único factor que influyó en la tasa de forrajeo. *Leiothlipys peregrina* y *Dendroica cerulea*. mostraron un aumento en la tasa de forrajeo durante la temporada, lo que concuerda con el mejoramiento de la condición corporal de estas especies durante la temporada de migración documentado en los cuarteles de invierno en estudios realizados por Colorado (2011) en Antioquia, Colombia y por Bakermans (2008) en sistemas agroforestales en Venezuela. Factores como el sexo y el porcentaje de nubosidad evaluados en esta investigación y que han sido documentados como de gran influencia en la tasa de forrajeo de diferentes especies de aves (Beauchamp 1998), no tuvieron un efecto significativo en la tasa de forrajeo de las especies de aves focales de este estudio en agrosistemas de sombrío, a excepción del clima (i.e. nubosidad) en la especie *Zimmerius chrysops*.

Los resultados de esta investigación también mostraron que hubo un efecto del tamaño de grupo en la tasa de forrajeo, en general, la tasa de forrajeo aumentó con el tamaño de la bandada. Varios mecanismos podrían explicar este patrón, como sugiere Beauchamp (1998) en su revisión del efecto de grupo en la tasa de forrajeo de las aves, tales como un mayor número de presas espantadas a medida que más aves se unen a una bandada, el acceso a nuevas presas, maniobras o sustratos asociados a la información transferida de otros miembros de la bandada, el uso de territorios mejores e incluso el aumento del tiempo de forrajeo por la reducción del tiempo de vigilancia, entre otros. Según los comportamientos observados durante el estudio las especies accedieron a nuevas presas, al utilizar sustratos y maniobras diferentes a las que utilizaron solitarios, lo que podría evidenciar la adquisición de información transferida de otros miembros de la bandada.

Las especies *Hemithraupis guira* y *Dendroica cerulea* no mostraron evidencia de un efecto del tamaño de la bandada en la tasa de forrajeo lo que sugiere beneficios de forrajeo debidos al tamaño de grupo. Resultados similares han sido documentados para especies consideradas líderes de las bandadas (Sridhar et al. 2009), las cuales obtienen beneficios antipredadores y que son seguidas por otros individuos para obtener beneficios en el forrajeo. Especies líderes de bandadas raramente se encuentran solitarias, y se caracterizan por sus vocalizaciones continuas que las hacen fáciles de seguir por otras especies (Hutto 1994, Moynihan 1962), lo que coincide con los comportamientos observados durante este estudio en la especie residente *H. guira* (propensidad > 90 %) pero no en la migratoria *D. cerulea*. La especie *Hemithraupis guira* podría, por tanto, considerarse una especie líder de bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío.

Tasa de movimiento Se encontró que la tasa de movimiento fue mayor en especies residentes asociadas a bandadas mixtas, comparado con individuos forrajeando solitarios, lo que puede estar asociado a un beneficio en el forrajeo. Este aumento en la tasa de movimiento se ha documentado en otros estudios para especies residentes como *Z. chrysops* en bosques intervenidos en Panama (Pomara et al 2003) y *Myrmotherula axilaris* (Thiollay 2003) en bosques primarios en Guyana Francesa,. Este aumento en la tasa de movimiento de los individuos podría resultar en un encuentro mayor de presas al visitar mas sitios por unidad de tiempo ((Beauchamp 1998, Pomara et al. 2003), o podría evidenciar un costo en el forrajeo derivado de unirse a bandadas debido a la competencia por el recurso (Greenberg 2000) al necesitarse mover más rápidamente para encontrar nuevas presas. Adicionalmente, el aumento en la tasa de movimiento ha sido documentado como un indicio de la disminución del riesgo de depredación por autores como Pulliam 1973, debido a que el efecto de muchas aves en la bandada hace que un individuo sea mas difícil de detectar por depredadores (Inman & Krebs 1987) aun cuando moverse más lo haga más visible.

Estrategia de forrajeo

Debido a que las especies tienen patrones de forrajeo que responden a las interacciones con otras especies (Morse 1970), se han documentado cambios en las maniobras, alturas y estratos de forrajeo de las especies cuando están en bandadas y solitarios (e.g. Latta y

Wunderle 1996, Hinno 1998). A este respecto, en este estudio se quiso determinar si los patrones de forrajeo (i.e. maniobras y sustratos utilizados más frecuentemente) cambiaron en presencia de otras especies. En nuestro estudio tanto las especies migratorias como residentes utilizaron como maniobra principal de forrajeo "picar" en diferentes sustratos, maniobra que presumiblemente es la menos costosa energéticamente, y que ha sido documentada como la maniobra principal en 51 % de las especies estudiadas en los Andes (Remsen 1990). Adicionalmente se evidenció un traslape de las principales maniobras y sustratos utilizados por las especies primordialmente cuando forrajearon unidas a bandadas mixtas. Todas las especies utilizaron como maniobra más frecuente "picar en el envés de hoja verde". El traslape en las principales maniobras y sustratos en especies asociadas a bandadas en agrosistemas de sombrío en Antioquia contrasta con lo sugerido por Morse (1970), quien encontró que las especies tendieron a ser más especialistas en su comportamiento de forrajeo cuando se unían a bandadas y, por tanto, el traslape en maniobras y sustratos empleados era mínimo. Si bien algunos autores han demostrado también que las maniobras utilizadas para forrajear en bandadas no se solapan entre las especies (e.g. King & Rappole 2001), otros autores como Krebs (1973) y Hinno (1998), sugieren un aprendizaje derivado de otras especies (Hinno 1998) y por tanto las mismas maniobras son usadas por varias especies en la bandada. Adicional al traslape en maniobras y sustratos en aves asistiendo bandadas mixtas en agrosistemas de sombrío en Antioquia observado durante esta investigación, todas las especies utilizaron un mayor número de sustratos y maniobras cuando forrajearon en bandadas que cuando forrajearon solitarios, lo que podría sugerir un beneficio en el forrajeo al usar más eficientemente los sustratos disponibles, traducándose en una mayor facilidad de encontrar distintas presas. Adicionalmente, la especie migratoria *W. canadensis* presentó una tasa de maniobras aéreas mayor cuando forrajeo en bandadas mixtas que cuando forrajeó solitaria, y adicionó a su repertorio de forrajeo nuevas maniobras aéreas, que costos metabólicos mayores que un estado de descanso (Norberg 1977). El uso más frecuente de maniobras aéreas de forrajeo dentro de bandadas mixtas, que puede hacer a una especie más fácilmente detectable por un depredador, puede indirectamente indicar un efecto antipredador dentro de la bandada (Buskirk et al. 1972, Pulliam 1973).

Debido a que aves de diferentes especies que forrajearon dentro de bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío emplearon técnicas y sustratos similares, es posible que se presente una mayor competencia intra e interespecífica y, por tanto, más interacciones agresivas entre las especies. A este respecto, se registraron casos de interferencia agresiva entre las especies *Dendroica cerulea* y *Dendroica fusca*, las cuales utilizaron frecuentemente el mismo sustrato y maniobra de forrajeo (pica debajo de hoja verde y vuelo ataque debajo de hoja verde). Esta interferencia agresiva documentada para estas especies podría sustentar el hecho de que no se registrara un aumento significativo en la tasa de forrajeo de *Dendroica cerulea* con el tamaño de grupo, como lo sugerido por Behauchamp (1998) en su revisión del efecto de tamaño de grupo en el forrajeo de las especies.

CONCLUSIONES

De manera general, los patrones documentados en este estudio para el comportamiento de forrajeo en relación al contexto social, sugieren un aparente beneficio en la eficiencia del forrajeo derivado de la asociación en bandadas mixtas. Sin embargo, los mecanismos detrás de la explicación del por qué las especies estudiadas aumentan sus tasas de forrajeo mientras se encuentran asociadas a bandadas mixtas, están por fuera del objeto de esta investigación y son un tema necesario de futura investigación. Igualmente, se sugiere para investigaciones futuras corregir por las variables que se consideran pueden tener un efecto en el forrajeo de los individuos, como el sexo, la hora del día, la temporalidad y el clima, y así obtener estimaciones menos sesgadas.

Adicionalmente, los resultados de esta investigación muestran que, a pesar de que los agrosistemas de sombrero en general pueden presentar una avifauna menos diversa y de especies más generalistas que aquella presente en sistemas naturales, el aporte de los sistemas agroforestales en el mantenimiento de sistemas sociales y de relaciones intra e interespecíficas que ocurren en las comunidades de aves es relevante, al haberse registrado patrones en la ecología de forrajeo similares a los descritos en otro tipo de ecosistemas. Esto se hace más importante aún, si se consideran las actuales tasas de pérdida de hábitat natural en los Andes y, por tanto, la necesidad de general alternativas para el sostenimiento no sólo de la biodiversidad en sí, sino de la integridad y funcionalidad de los ecosistemas.

LITERATURA CITADA

- Alatalo R. 1981. Interspecific competition in Tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: Foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*. 37:335-344
- Barnard C J. 1983. *Animal behaviour*. Wiley Inter-Science, New York.
- Beauchamp G. 1998. The effects of group size on mean food intake rate in birds. *Cambridge philosophical society* 73: 449-472
- Beauchamp G. 2004. Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271:1039-1042
- Bohórquez C I. 2003. Mixed-species bird flocks in a montane cloud forest of Colombia. *Ornitología Neotropical* 14(1): 67-78.
- Buskirk, W H. 1976. Social System in a tropical forest avifauna. *American Naturalist*, 110: 293-310
- Buskirk WH., Powell, G. V. N., Wittenberger, J. F., Buskirk, R. E., and Powell, T. U. 1972. Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. *Auk*. 89: 612-624
- Colorado GJ. 2011. Ecology and conservation of neotropical-nearctic migratory birds and mixed-species flocks in the andes. Dissertation
- Diamond JM. 1981. Mixed-species foraging groups. *Nature*, 292: 408-409
- Doldy AS, Grubb T C. 1998. Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal Behaviour*. 56:501-509
- Faaborg J. 1988. *Ornithology: An Ecological Approach*, John Faaborg, 1988
- Gill F B. 1995. *Ornithology*. W. H. Freeman, New York.
- Grubb TC. 1987. Changes in the flocking behaviour of wintering English titmice with time, weather and supplementary food. *Animal Behaviour*. 35: 794-806
- Goodale E., Beauchamp, G., Magrath, RD., Nieh, JC., Ruxton, GD., 2010. Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 354-36
- Hutto RL. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *Condor* 89: 282-292
- Hino C. 1998. Mutualistic and commensal organization of avian mixed-species foraging

flocks in a forest of western Madagascar.

Holdridge L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. Tercera reimpresión. Servicio editorial del Instituto Interamericano de cooperación para la Agricultura (IICA). San Jose de Costa Rica, 216 pp.

Hutto RL. (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

Inman AJ, Krebs J. 1987. Predation and group living. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(2): 31-32

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

Jullien M, Clobert J. 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction?. *Ecology*, 81: 3416-3430

King, DI., Rappole, J.H., 2000. Winter flocking of insectivorous birds in montane pine-oak forests in middle America. *Condor* 102, 664-672.

Knowlton J. 2010. Effects of habitat degradation on species interactions and reproductive success in an Ecuadorian bird community. Dissertation

Krause J., Ruxton GD. (2002). *Living in groups*. New York: Oxford University Press.

Krebs JR. 1973. Social learning and adaptive significance of mixed species flocks of chickadees (*Parus spp.*). *Can. J. Zool.* 51: 1275-1288.

Latta S C., Wunderle, J. M. (1996). The composition and foraging ecology of mixed-species flocks in pine forest of Hispaniola. *Condor*, 98, 595-607.

Lee TM., Soh, M.C.K., Sodhi, N., Koh, L.P., Lim, S.L.H., 2005. Effects of habitat disturbance on mixed species bird flocks in a tropical sub-montane rainforest. *Biological Conservation* 122, 193-204

Maldonado M, Marini. 2004. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species birds flocks in Southeastern Brazil. *The Condor*, 102 (3) : 585-594

Master TC., M. Frankel, M. Russell. 1993. Benefits of foraging in mixed-species wader aggregations in a Southern New Jersey salt marsh. *Colon. Waterbirds* 16: 149-157

- Morse DH.1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40: 119-168
- Morse D H.1977 .Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*, 27: 332-339
- Moynihan M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed-species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections*,143:1-140
- Munn CA, Terborgh JW.1979.Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks.*Condor* 81:338-347
- Munn CA.1985.Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. *Ornithological Monographs*, 36: 683-712
- Munn, C.A., 1986. Birds that cry wolf. *Nature* 319, 143–145.
- Norberg AR. 1977.An ecological theory of foraging time and energetics and choice of optimal food searching method. *Journal of animal ecology*. 46, 511-529
- Pomara LY, Cooper RJ, Petit LJ. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forests. *Auk*,120:1000-1012
- Pomara LY., 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.
- Poulsen BO., 1996b. Structure, dynamics, home range and activity pattern of mixed-species bird flocks in a montane alder-dominated secondary forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 12: 333-343
- Powell GVN.1985.Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. *Ornithological Monographs*,36: 713-732
- Powell GVN.1979.Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid-elevation forest. *Auk*,96: 375-390.
- Pulliam HR. 1973.On the advantages of flocking. *Journal Theoretical Biology*. 38:419-422
- Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 12, 333–343.
- Remsen JV, SK. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160
- Rabenold, KN., Christensen, CR. (1979). Effects of aggregation on feeding and survival in a communal wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology* , 6, 39-44.

- Sasvari, L. 1992. Great Tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. *Anim. Behav.* 43: 289–296.
- Sridhar H., Beauchamp, G., Shanker, K., 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78, 337–347.
- Stotz DF. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 38: 61-75
- Terborgh JW. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*, 21:87-100
- Thiollay JM., Jullien M.. 1998. Flocking behavior of foraging birds in a Neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis* 140: 382–394.
- Thiollay JM. 1999. Frequency of mixed-species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology* 30:282-294
- Valburg, L. K. 1992. Flocking and frugivory: The effect of social groupings on resource use in the Common Bush-Tanager. *Condor* 94:358–363

APÉNDICES

Apéndice A. Definición de los términos utilizados para describir el comportamiento de forrajeo. Adaptado de Remsem & Robinson 1990.

<i>COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO</i>	<i>DEFINICIÓN</i>
<i>Maniobras no aereas</i>	Maniobras en las que el ave obtiene alimento desde la percha.
Pica	Capturar alimento en un sustrato cercano, y lo adquiere sin necesidad de utilizar sus alas. No hay movimientos acrobáticos involucrados. Variantes de esta maniobra son picar usando las patas para impulsarse, o colgarse arriba-abajo del sustrato.
<i>Maniobras aereas</i>	Maniobras en las que el ave, deja la percha para adquirir el alimento.
Vuelo ataque	Maniobra en la que el ave sale de la percha y ataca en un movimiento continuo sin sostenerse en el aire y vuelve a una percha.
Salto ataque	Maniobra en la que el ave salta para adquirir alimento, usando sus patas y no sus alas.
Vuelo ataque sostenido	Maniobra en la que el ave sale de la percha, se sostiene en el aire aleteando y ataca el sustrato.
Vuelo percha-ataque	Maniobra en la que el ave hace un vuelo hasta el sustrato se percha y luego ataca.
Ataque al aire- Vuelo ataque sostenido al aire	Maniobra en la que el ave sale de la percha y ataca al aire bien en un movimiento continuo o sosteniendo se aleteando para capturar la presa.
Persigue	Maniobra en la que el ave "espanta" la presa, la induce a volar, y la persigue para capturarla.

COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO**DEFINICIÓN**

Atrapa en vuelo	Maniobra en el que el ave está volando y captura su presa sin perder la continuidad del vuelo.
Atrapa cayendo	Maniobra en la que el ave " espanta" la presa accidentalmente de un sustrato, y la presa utiliza como estrategia de escape caer, el ave hace una persecución desordenada y cae con la presa,
<i>Movimientos</i>	
Salto	Movimiento en el que el ave no utiliza las alas, para desplazarse. No incluye el caminar ya que en nuestras especies focales raramente utilizan este tipo de desplazamientos.
Vuelo corto	Movimiento que involucra las alas, y el ave se desplaza sin salir del campo visual. Usualmente <1m
Vuelo largo	Movimiento que involucra las alas, y el ave se desplaza saliendo del campo visual. Usualmente >1m
Vuelo -salto	Movimiento en el que el ave utiliza las patas y las alas para impulsarse, sin aletear.
<i>Sustrato de forrajeo</i>	
Hoja verde	Hace referencia a hojas vivas, de cualquier tamaño en las que el ave captura su alimento.
Hoja seca	Hace referencia a hojas secas, de cualquier tamaño en las que el ave captura su alimento.

COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO**DEFINICIÓN**

Rama/ Tronco	Hace referencia a ramas o troncos de cualquier tamaño en las que el ave captura su alimento.
Flor	Hace referencia a flores inflorescencias, botones florales de cualquier tamaño en las que el ave captura su alimento.
Fruto	Hace referencia a frutos de cualquier tamaño en las que el ave captura su alimento.
<i>Parte del sustrato hoja</i>	Distingue la parte de la hoja en la que el ave capturo su presa.
Haz	Corresponde a la cara superior de la hoja.
Enves	Corresponde a la cara inferior o abaxial de la hoja.
Estrato vertical	Hace referencia a la posición en la que el ave se encuentra al dividir la copa en tres partes horizontales iguales.
Copa alta	Corresponde al tercio superior de la copa del árbol.
Copa media	Corresponde al tercio medio de la copa del árbol
Copa baja	Corresponde al tercio bajo de la copa del árbol
<i>Estrato horizontal</i>	Hace referencia a la posición en la que el ave se encuentra al dividir la copa en cuatro partes verticales iguales.
Distal	Corresponde a las zonas de la vegetación más alejadas del tallo principal o del centro .
Proximal	Corresponde a las zonas de la vegetación más cercanas al tallo principal o el centro.

Apéndice B. Porcentaje de ocurrencia de las especies de aves más comúnmente observadas en bandadas mixtas en agroecosistemas con sombrío en Antioquia, Colombia. Se presentan las especies observadas en 20% o más de las bandadas

Especie	Ocurrencia en bandadas (%)
<i>Dendroica fusca</i>	89.62
<i>Leiothlypis (Vermivora) peregrina</i>	67.92
<i>Zimmerius chrysops</i>	66.98
<i>Dendroica cerulea</i>	55.66
<i>Hemithraupis guira</i>	51.89
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	50.94
<i>Piranga rubra</i>	43.39
<i>Parula pitiayumi</i>	43.40
<i>Mniotilta varia</i>	43.40
<i>Phyllomyias griseiceps</i>	42.45
<i>Tangara vitriolina</i>	42.45
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	38.68
<i>Hylophilus semibrunneus</i>	37.74
<i>Thraupis episcopus</i>	33.96
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	33.02
<i>Wilsonia canadensis</i>	31.13
<i>Myiodynastes maculatus</i>	29.26
<i>Empidonax vireescens</i>	27.36
<i>Tangara cyanicollis</i>	24.53
<i>Thraupis palmarum</i>	23.58

Apéndice C.

Número de especies de aves por familia en las 106 bandadas observadas en agroecosistemas con sombrío.

Familia	Número de especies de aves
Cuculidae	1
Capitonidae	1
Picidae	8
Furnaridae	5
Thamnophilidae	2
Tyranidae	28
Tityridae	3
Vireonidae	5
Poliophtilidae	1
Turdidae	4
Thaupidae	13
Incertae sedis	7
Emberizidae	4
Cardinalidae	4
Parulidae	16
Icteridae	2
Fringillidae	4

Apéndice D. Familias y especies de aves observadas en 106 bandadas mixtas en agroecosistemas de sombrío en la Cordillera Occidental y Central en los Andes de Antioquia, Colombia.

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Piaya cayana</i>	Cuculidae	18.86792453
<i>Eubucco bourcierii</i>	Capitonidae	17.9245283
<i>Picumnus granadensis</i>	Picidae	7.547169811
<i>Melanerpes formicivorus</i>	Picidae	5.660377358
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	Picidae	16.03773585
<i>Picoides fumigatus</i>	Picidae	1.886792453
<i>Veniliornis kirkii</i>	Picidae	1.886792453
<i>Colaptes rubiginosus</i>	Picidae	0.943396226
<i>Colaptes punctigula</i>	Picidae	3.773584906
<i>Dryocopus lineatus</i>	Picidae	1.886792453
<i>Sinallaxis albescens</i>	Furnaridae	1.886792453
<i>Cranioleuca erythrops</i>	Furnaridae	2.830188679
<i>Xenops rutilans</i>	Furnaridae	5.660377358
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Furnaridae	0.943396226
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Furnaridae	50.94339623
<i>Thamnophilus multistriatus</i>	Thamnophilidae	7.547169811
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	Thamnophilidae	0.943396226

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Phyllomyias griseiceps</i>	Tyranidae	42.45283019
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	Tyranidae	0.943396226
<i>Tyrannulus elatus</i>	Tyranidae	1.886792453
<i>Myiopagis viridicata</i>	Tyranidae	2.830188679
<i>Elaenia flavogaster</i>	Tyranidae	10.37735849
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Tyranidae	10.37735849
<i>Zimmerius chrysops</i>	Tyranidae	66.98113208
<i>Phylloscartes ophthalmicus</i>	Tyranidae	2.830188679
<i>Mionectes striaticollis</i>	Tyranidae	0.943396226
<i>Mionectes oleagineus</i>	Tyranidae	11.32075472
<i>Leptopogon superciliaris</i>	Tyranidae	16.03773585
<i>Poecilatriccus sylvia</i>	Tyranidae	1.886792453
<i>Todirostrum cinereum</i>	Tyranidae	5.660377358
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Tyranidae	18.86792453
<i>Empidonax virescens</i>	Tyranidae	27.35849057
<i>Contopus cooperi</i>	Tyranidae	1.886792453
<i>Contopus sordidulus</i>	Tyranidae	0.943396226
<i>Contopus virens</i>	Tyranidae	0.943396226

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	Tyranidae	1.886792453
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Tyranidae	0.943396226
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Tyranidae	29.24528302
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tyranidae	12.26415094
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Tyranidae	1.886792453
<i>Myiarchus cephalotes</i>	Tyranidae	3.773584906
<i>Myiarchus crinitus</i>	Tyranidae	0.943396226
<i>Pachyramphus versicolor</i>	Tityridae	0.943396226
<i>Pachyramphus rufus</i>	Tityridae	3.773584906
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	Tityridae	38.67924528
<i>Vireo leucophrys</i>	Vireonidae	8.490566038
<i>Vireo flavifrons</i>	Vireonidae	2.830188679
<i>Vireo flavoviridis</i>	Vireonidae	9.433962264
<i>Vireo olivaceus</i>	Vireonidae	12.26415094
<i>Hylophilus semibrunneus</i>	Vireonidae	37.73584906
<i>Polioptila plumbea</i>	Poliptilidae	8.490566038
<i>Catharus minimus</i>	Turdidae	1.886792453
<i>Catharus ustulatus</i>	Turdidae	15.09433962

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Turdus grayi</i>	Turdidae	4.716981132
<i>Turdus ignobilis</i>	Turdidae	6.603773585
<i>Tachyphonus rufus</i>	Thraupidae	17.9245283
<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	Thraupidae	14.1509434
<i>Ramphocelus flammigerus</i>	Thraupidae	4.716981132
<i>Thraupis episcopus</i>	Thraupidae	33.96226415
<i>Thraupis palmarum</i>	Thraupidae	23.58490566
<i>Tangara heinei</i>	Thraupidae	2.830188679
<i>Tangara cyanicollis</i>	Thraupidae	24.52830189
<i>Tangara gyrola</i>	Thraupidae	16.03773585
<i>Tangara arthus</i>	Thraupidae	3.773584906
<i>Dacnis hartlaubi</i>	Thraupidae	1.886792453
<i>Chlorophanes spiza</i>	Thraupidae	9.433962264
<i>Hemithraupis guira</i>	Thraupidae	51.88679245
<i>Coereba flaveola</i>	Insertae sedis	17.9245283
<i>Tiaris olivaceus</i>	Insertae sedis	2.830188679
<i>Tiaris bicolor</i>	Insertae sedis	1.886792453
<i>Tiaris obscurus</i>	Insertae sedis	0.943396226

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Saltator maximus</i>	Insertae sedis	2.830188679
<i>Saltator coerulescens</i>	Insertae sedis	2.830188679
<i>Saltator striatipectus</i>	Insertae sedis	2.830188679
<i>Volatinia jacarina</i>	Emberizidae	0.943396226
<i>Sporophila nigricollis</i>	Emberizidae	2.830188679
<i>Sporophila schistacea</i>	Emberizidae	3.773584906
<i>Atlapetes albinucha</i>	Emberizidae	3.773584906
<i>Piranga flava</i>	Cardinalidae	7.547169811
<i>Piranga rubra</i>	Cardinalidae	43.39622642
<i>Piranga olivacea</i>	Cardinalidae	0.943396226
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Cardinalidae	33.01886792
<i>Leiothlypis peregrina</i>	Parulidae	67.9245283
<i>Parula pitiayumi</i>	Parulidae	43.39622642
<i>Dendroica petechia</i>	Parulidae	2.830188679
<i>Dendroica striata</i>	Parulidae	0.943396226
<i>Dendroica castanea</i>	Parulidae	17.9245283
<i>Dendroica fusca</i>	Parulidae	89.62264151
<i>Dendroica cerulea</i>	Parulidae	55.66037736

Nombre científico	Familia	Ocurrencia (%)
<i>Dendroica virens</i>	Parulidae	3.773584906
<i>Setophaga ruticilla</i>	Parulidae	11.32075472
<i>Mniotilta varia</i>	Parulidae	43.39622642
<i>Oporornis philadelphia</i>	Parulidae	9.433962264
<i>Wilsonia canadensis</i>	Parulidae	31.13207547
<i>Myioborus miniatus</i>	Parulidae	4.716981132
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Parulidae	19.81132075
<i>Icterus chrysater</i>	Icteridae	11.32075472
<i>Icterus galbula</i>	Icteridae	3.773584906
<i>Euphonia laniirostris</i>	Fringilidae	16.03773585
<i>Euphonia cyanocephala</i>	Fringilidae	12.26415094
<i>Euphonia xanthogaster</i>	Fringilidae	1.886792453
<i>Chlorophonia cyanea</i>	Fringilidae	1.886792453

Apéndice E. Porcentaje de las maniobras de forrajeo y sustratos utilizados por las especies focales discriminadas por el contexto social.

<i>Maniobra</i>	<i>Dendroica bandada fusca</i>	<i>Dendroica fusca solitaria</i>	<i>Wilsonia canadensis bandada</i>	<i>Wilsonia canadensis solitaria</i>	<i>Leiothlipsis peregrina bandada</i>	<i>Leiothlipsis peregrina solitaria</i>	<i>Zimmerius chrysops bandada</i>	<i>Zimmerius chrysops solitario</i>	<i>Parula pitiayumi bandada</i>	<i>Parula pitiayumi solitario</i>
Pica sobre hoja verde	19.1214	4.4776	5.5046	66.6666	22.1957	0	7.6923	6.5217	18.3098	11.7647
Pica sobre hoja seca	0.5167	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pica debajo de hoja verde	38.2428	46.2686	29.3578	0	52.7446	93.75	11.1111	2.1739	42.9577	29.4118
Pica debajo de hoja seca	0.5167	7.4627	3.6697	0	0.9546	0	0.8547	0	0.7042	0
Pica rama verde	15.5038	13.4328	15.5964	0	6.4439	6.25	13.6752	15.2173	16.9014	17.6470
Pica rama muerta	5.6847	2.9851	1.8349	0	1.1933	0	9.4017	0	0.7042	0
Pica flor	1.2919	0	1.8349	0	8.3532	0	11.9658	45.6521	9.1549	35.2941
Pica yema u hoja nueva u										0
yema u hoja nueva u	1.2919	0	0	0	6.4439	0	0	6.52173	1.4084	
Vuelo ataque sobre hoja verde	0	0	0	0	22.1957	0	0	0	0	0
Vuelo ataque sobre hoja seca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vuelo ataque debajo de hoja verde	5.4263	11.9402	13.7615	0	52.7446	0	1.7094	0	2.8169	0
Vuelo ataque debajo de hoja seca	0	0	0.9174	0	0.9546	0	0	0	0	0
Vuelo ataque rama	1.2919	1.4925	9.1743	0	6.4439	0	2.5641	0	0.7042	0
Salto ataque	0	0	0	0	1.1933	0	4.2735	15.2173	0	0
Vuelo ataque sostenido sobre hoja verde	0.2583	1.4925	0.9174	0	8.3532	0	0	0	0	0

Vuelo ataque sostenido o sobre hoja seca	0	0	0	0	6.44391	0	0	0	0	0
Vuelo ataque sostenido o debajo hoja verde	1.8087	5.9701	4.5871	0	22.1957	0	3.4188	0	1.4084	0
Vuelo ataque sostenido o debajo hoja seca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vuelo ataque sostenido o rama	0.5168	0	2.7523	0	52.7446	0	17.0940	6.5217	0	0
Vuelo percha y ataque	0	0	0	0	0.95465	0	0	0	0.7042	0
Ataque al aire	3.1008	0	4.5871	0	6.4439	0	12.8205	2.1739	0	0
Persigue	0	0	0	0	1.1933	0	0	0	0.7042	5.8823
Atrapa en vuelo	3.3591	0	0.91743	33.333	8.3532	0	0	0	0.7042	0
Atrapa cayendo	2.0671	4.4776	4.5871	0	6.4439	0	3.4188	0	2.8169	

Apendice F. Resultados de prueba-ANOVA multifactor para la diferencia en la tasa de movimiento de la especie residente *Zimmerius chrysops* entre individuos forrajeando solitarios y en bandadas mixtas corregida por la covariable día de la temporada.

<i>Especie</i>	<i>g.l</i>	<i>Contexto social</i>			
		<i>Día de la temporada</i>		<i>F</i>	<i>P</i>
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Zimmerius chrysops	1,30	0,23	0,6385	5,21	0,0283

Apendice G. Resultados de prueba-ANOVA multifactor la diferencia en la tasa de forrajeo de las especies *Zimmerius chrysops* y *Leiothlipys peregrina* entre individuos forrajeando solitarias y en bandadas mixtas corregidas por las covariables clima y día de la temporada.

Especies	Covariables						
	g.l	Clima		Día de la temporada		Contexto social	
		F	P	F	p	F	P
<i>Zimmerius chrysops</i>	1,24	0,16	0,6945	-	-	5,35	0,0296
<i>Leiothlipys peregrina</i>	1,37	-	-	10,44	0,0026	21,96	0,0000

Apéndice H. Especies seleccionadas. Migratorias neotropicales: *Dendroica fusca*, *Leiothlipys peregrina*, *Dendroica cerulea*, *Wilsonia canadensis*. **Residentes:** *Zimmerius chrysops*, *Hemithraupis guira*, *Parula pitiayumi*.





