

DINÁMICA Y ESTRUCTURA DE BANDADAS MIXTAS DE AVES EN UN BOSQUE DE LENGUA (*NOTHOFAGUS PUMILIO*) DEL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA

Silvina Ippi & Ana Trejo¹

Centro Regional Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, 8400 Bariloche, Río Negro,
Argentina.

Abstract. – **Dynamic and structure of mixed-species flocks of birds in a lenga (*Nothofagus pumilio*) forest in northwestern Argentine Patagonia.** – Composition and annual dynamic of mixed-species flocks of birds were studied from October 1999 to September 2000 in a *Nothofagus pumilio* forest in Challhuaco Valley, northwestern Argentine Patagonia. Flocks were followed monthly for recording species composition, number of individuals, intra- and interspecific interactions, and activities and localization of birds. Thorn-tailed Rayaditos (*Aphrastura spinicauda*), White-throated Treerunners (*Pygarrhynchus albogularis*) and Striped Woodpeckers (*Picooides lignarius*) were regular flock members; Black-chinned Siskins (*Carduelis barbata*) and Patagonian Sierra-Finches (*Phrygilus patagonicus*) were occasional flock members. Mixed-species flocks were formed during the non-breeding season (February–October). The average number of individuals per flock was 9 (range: 3–17). The three regular species were arboreal, although Thorn-tailed Rayaditos showed a more diverse use of foraging substrates. The Thorn-tailed Rayadito is considered to be a passive nuclear species. The Striped Woodpecker and the White-throated Treerunner are considered to be attendant species, although the latter species might contribute to maintenance and development of flocks. Striped Woodpeckers would benefit from the Rayaditos' alarm system. The behavior of Thorn-tailed Rayaditos (especially their alarm system), and the different foraging strategies of species would favor flock growth and consolidation, allowing the addition of new species to the flocks.

Resumen. – En este trabajo se estudió la composición y la dinámica anual de bandadas mixtas de aves de Octubre de 1999 hasta Septiembre de 2000 en un bosque de *Nothofagus pumilio* en el valle del arroyo Challhuaco, en el noroeste de la Patagonia argentina. Se realizó un seguimiento mensual de las mismas registrándose la especie y número de individuos presentes, las interacciones intra e interespecíficas, las primeras actividad y localización observadas de las aves. En las bandadas mixtas participaron regularmente el Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), el Picolezna Patagónico (*Pygarrhynchus albogularis*) y el Carpintero Bataraz Grande (*Picooides lignarius*), y ocasionalmente, el Cabecitanegra Austral (*Carduelis barbata*) y el Comesebo Patagónico (*Phrygilus patagonicus*). Las bandadas se formaron en la época no reproductiva (Febrero–Octubre) con un tamaño promedio de 9 individuos (rango: 3–17). Las tres especies regulares son mayormente arbóreas, aunque el Rayadito posee mayor diversidad de uso de sustratos alimentarios. El Rayadito cumpliría el rol de especie nuclear pasiva. El Carpintero Bataraz Grande y el Picolezna Patagónico serían especies acompañantes. Sin embargo, es posible que este último también contribuya al mantenimiento y desarrollo de la bandada. El Carpintero Bataraz Grande, en cambio, se beneficiaría del sistema de alarma del Rayadito, especialmente su sistema de alarma. El comportamiento del Rayadito y las diferentes estrategias de búsqueda de alimento de las otras especies favorecerían el crecimiento y consolidación de las bandadas, permitiendo la adición de nuevas especies a las bandadas. *Aceptado el 26 de Noviembre de 2002.*

Key words: Mixed species flocks, *Nothofagus pumilio*, Patagonian forest, Argentina.

¹Correspondencia & E-mail: strix@bariloche.com.ar

INTRODUCCIÓN

La formación de bandadas mixtas es un fenómeno ampliamente distribuido tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo en distintos tipos de hábitat, tanto tropicales como templados (Moynihan 1962, Buskirk 1976, Powell 1979). Si bien el gregarismo e incluso las motivaciones individuales son el mecanismo que promueve la formación de grupos (Short 1961), se ha propuesto que el agrupamiento en bandadas proporciona numerosos beneficios relacionados con el aumento de la eficiencia de búsqueda y captura de alimentos (Krebs *et al.* 1972, With & Morrison 1990) y con la disminución del riesgo de depredación (Moynihan 1962, Morse 1970, Siegfried & Underhill 1975, Treisman 1975). Dichas hipótesis no son mutuamente excluyentes (Hutto 1988, 1994), aunque la importancia relativa de ambas es discutida (Jullien & Clobert 2000). La formación de bandadas mixtas también implica costos, ya que el aumento de la competencia y las interacciones hostiles tanto inter como intraespecíficas aumentan (o pueden aumentar) con el tamaño de la bandada (Buskirk 1976; Hutto 1988, 1994). A menudo las descripciones de las bandadas mixtas incluyen intentos de categorizar las especies participantes de acuerdo a sus presuntos roles funcionales y a establecer distintos grados de su organización y evolución. Asimismo, es frecuente que se trate de identificar qué características de las mismas contribuyen a aumentar los beneficios potenciales del gregarismo (por ejemplo, proporcionando ventajas en la búsqueda, localización y/o captura de alimento o detectando más eficientemente a los depredadores) y a disminuir los costos (por ejemplo, disminuyendo la competencia tanto intra como interespecífica por utilización diferencial de los sustratos de alimentación).

En los bosques templados del sur de Argentina, Vuilleumier (1967) observó bandadas mixtas de aves compuestas por el Raya-

dito (*Aphrastura spinicauda*, Furnariidae), el Picolesna Patagónico (*Pygarrhichas albogularis*, Furnariidae), el Carpintero Bataraz Grande (*Picooides lignarius*, Picidae) y el Diucón (*Xolmis pyrope*, Tyrannidae). Este autor analizó algunas características morfológicas y comportamentales de estas aves y concluyó que el Rayadito se comportaba como una especie nuclear pasiva y las otras especies como acompañantes. Según Moynihan (1962), una especie nuclear es aquella que tiende a estimular la formación de bandadas mixtas y aumenta su cohesión, mientras que una acompañante contribuye con poco o nada más que su presencia. Moynihan (1962) distinguió además entre especies nucleares pasivas (que se caracterizan por su alto nivel de gregarismo intraespecífico y son seguidas por otras especies con mucha mayor frecuencia de la que ellas siguen a otras) y especies nucleares activas (que siguen a otras especies en mayor proporción de lo que ellas son seguidas).

Los objetivos de este estudio son describir la composición y dinámica anual de las bandadas mixtas presentes en un bosque deceduo de lenga (*Nothofagus pumilio*, Fagaceae) situado en el noroeste de la Patagonia argentina, y analizar el comportamiento gregario de las especies que las componen y su posible rol funcional.

MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo en la cuenca del arroyo Challhuaco, ubicada en el Parque Nacional Nahuel Huapi (41°15'S, 71°16'W, 1000–1500 m s.n.m.) en el noroeste de la Patagonia argentina. El área (aproximadamente 2100 ha) está cubierta por bosques caducifolios puros de lenga con una altura del dosel de 15–20 m. El sotobosque está formado por escasos arbustos de *Berberis* spp. (Berberidaceae), *Ribes* spp. (Grossulariaceae), *Schinus patagonicus* (Anacardiaceae) y *Maytenus chubutensis* (Celastraceae), y plantas herbáceas

anuales como el amancay (*Alstroemeria aurea*, Amaryllidaceae). En el invierno y parte de la primavera y otoño (Junio–Septiembre), el suelo está permanentemente cubierto de nieve. La temperatura media anual es de 8.3°C (rango: 3–15) y la precipitación anual varía entre 1300 y 1800 mm (Barros *et al.* 1983).

El trabajo de campo se realizó desde Octubre de 1999 hasta Septiembre de 2000. En Julio de 2000, las abundantes precipitaciones y la cubierta de nieve dificultaron el registro de los datos.

Mensualmente, se efectuaron recorridos a lo largo de transectas hasta encontrar alguna de las especies en estudio, al menos durante tres días al mes con un promedio de 7 h (rango: 3–9) de observación diarias. Cada vez que una de estas aves fue detectada se registró si se encontraba 1) sola, 2) en pareja (dos individuos de la misma especie), o 3) en bandada (más de dos individuos que permanecen y avanzan juntos más de 15 min). Se distinguió entre bandada simple (tres o más individuos de la misma especie) y bandada mixta (dos o más individuos de distintas especies). Las especies se clasificaron como regulares (si participaron en más del 50% de las bandadas) u ocasionales (menos del 50%). Se consideró que un grupo de aves que se separaba antes de los 15 min constituía un agregado.

A fin de obtener datos acerca del uso del espacio y del comportamiento de cada especie, se registró además, para cada ave, la primera actividad observada, el sustrato donde se encontraba alimentándose (suelo, plantas herbáceas, arbustos, troncos de árboles vivos, troncos caídos, troncos muertos en pie, ramas gruesas, ramas finas, follaje y aire), y la ubicación vertical relativa en el bosque. Para obtener este último dato se realizó una división visual en tres estratos, de aproximadamente la misma amplitud, desde el suelo hasta la cima de la copa (estratos bajo, medio y alto). Las distintas actividades observadas se redujeron a las relacionadas con la reproducción (activida-

des de cortejo, aportes de materiales al nido, alimentación de pichones y juveniles), con la búsqueda y captura de alimentos, y al vuelo. El sustrato aire no es alimentario pero, junto con la distinta proporción de la actividad vuelo, permitió obtener una estimación cualitativa de la velocidad de desplazamiento de las bandadas entre los distintos parches de bosque. Los datos de la ubicación vertical se tomaron a partir de Marzo de 2000.

Se registraron además todas las interacciones hostiles observadas (ataques de sustitución, persecuciones, simulaciones de ataques, peleas), tanto inter como intraespecíficas, las vocalizaciones de alarma y las reacciones ante potenciales depredadores (sobre todo aéreos). Las interacciones positivas (respuesta a llamados o a actitudes de alarma, seguimiento entre miembros de la bandada) sólo se observaron cualitativamente.

En cada encuentro se registraron los datos a una distancia que no alterase el comportamiento de las aves, es decir, no emitiesen llamados de alarma ni emprendieran el vuelo. Luego de registrados los datos para cada caso, se procedió a alejarse de la bandada siguiendo la senda o en la dirección opuesta a la tomada por la bandada como mínimo 200 pasos (aproximadamente 200 m), para disminuir la probabilidad de encontrar nuevamente la misma bandada o individuos de la misma que se hubieran apartado momentáneamente de ella.

Para analizar el uso de los estratos y sustratos, se calcularon los siguientes índices (Krebs 1989): $H' = \sum p_i \log^2 p_i$, donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener y p_i es la proporción de la muestra total perteneciente a la especie i , y $O_{jk} = \sum p_{ij} p_{ik} / \sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2$, donde O_{jk} es el índice de superposición de Pianka entre la especie j y la especie k , $i...k..n$ es el número total de recursos (en este caso, sustratos o estratos), p_{ij} es la proporción del recurso i calculado sobre el total de recursos utilizado por la

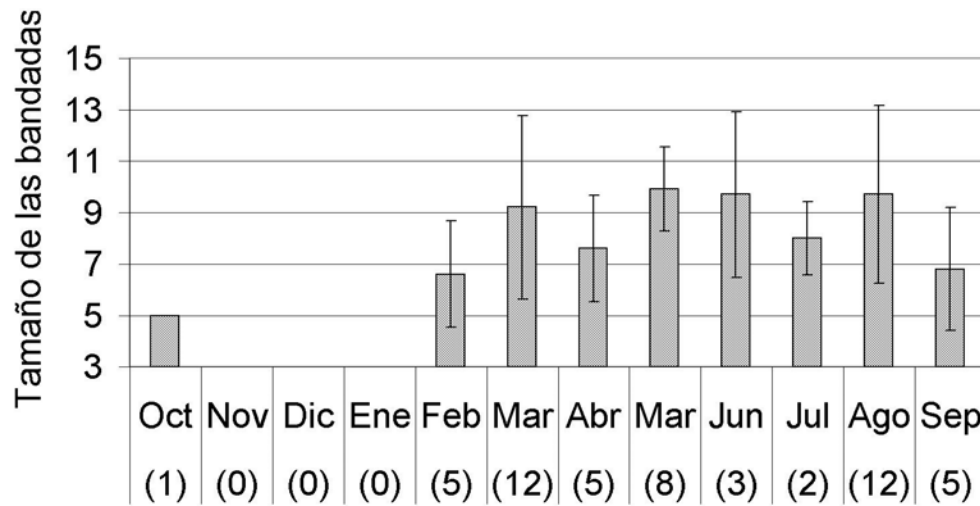


FIG. 1. Variación del tamaño de las bandadas mixtas observadas en el Valle del Challhuaco a lo largo de un año. El valor entre paréntesis indica el número de bandadas observadas en cada mes. Las barras corresponden a la desviación estándar del promedio.

TABLA 1. Composición específica de las bandadas mixtas observadas en el Valle del Challhuaco, noroeste de la Patagonia, 1999-2000. El porcentaje está calculado en relación al total de bandadas (n = 53).

Especies en bandadas mixtas ^a	n(%)
1 y 2	14(26)
1 y 3	3(6)
1, 2 y 3	27(51)
1, 2 y 4	1(2)
1, 2 y 5	1(2)
1, 2, 4 y 5	1(2)
1, 2, 3 y 5	4(7)
1, 2, 3 y 4	1(2)
1, 2, 3, 4 y 5	1(2)

^a1: Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), 2: Picoleznas Patagónico (*Pygarrhychas albogularis*), 3: Carpintero Bataraz Grande (*Picooides lignarius*), 4: Comesebo Patagónico (*Phrygilus patagonicus*), 5: Cabecitanegra Austral (*Carduelis barbata*).

especie j, y p_{ik} es la proporción del recurso i calculado sobre el total de recursos utilizado por la especie k.

Para los nombres comunes de las aves, se siguió a Navas *et al.* (1991).

RESULTADOS

Composición y dinámica mensual de las bandadas. Se analizó un total de 65 bandadas, de las cuales 12 (18.5%) fueron bandadas simples de Rayaditos, y 53 (81.5%) mixtas. Las bandadas se formaron en la época no reproductiva que se extendió desde Febrero hasta principios de Octubre. En promedio, las bandadas mixtas estuvieron formadas por 9 individuos (DE = 3.0, rango = 3–17, n = 53), con 5.5 (DE = 1.6, rango = 3–9, n = 53) Rayaditos, 1.8 (DE = 0.8, rango = 1–4, n = 50) Picoleznas Patagónicas, y 1.4 (DE = 0.6, rango = 1–3, n = 36) Carpinteros Bataraz Grandes. El tamaño promedio de las bandadas mixtas no presentó una variación pronunciada entre los distintos meses (Fig. 1). El tamaño promedio de las bandadas simples de Rayaditos fue de 5.0 (DE = 2.7, rango = 3–12, n = 12) individuos.

La mayor parte de las bandadas estuvo formada sólo por Rayaditos, Picoleznas Patagónicas y Carpinteros Bataraz Grandes, aunque se observaron distintos tipos de combinaciones (Tabla 1). En el caso del Carpintero Bataraz Grande (única de las tres especies que presenta dimorfismo sexual), tanto machos como hembras participaron en la misma proporción ($\chi^2 = 0.31$, $gl = 1$, $P > 0.05$). Ocasionalmente, también participaron el Comebebo Patagónico (*Phrygilus patagonicus*; Emberizidae) en un 13% de las bandadas, y el Cabecitanegra Austral (*Carduelis barbata*; Carduelidae) en un 7%.

A fines de Septiembre, comenzaron a disolverse las bandadas mixtas y a observarse parejas o individuos solos, desplegando actividades de cortejo (como vuelos y cantos de llamado). La temporada reproductiva abarcó desde fines de Septiembre hasta Febrero. En el período comprendido entre Octubre y Enero no se observaron bandadas simples ni mixtas de ninguna de las especies, excepto del Cabecitanegra Austral que forma bandadas monoespecíficas durante todo el año. En Enero se observaron grupos familiares de Rayaditos con juveniles que aún eran alimentados por sus padres, y todavía se podían ver Rayaditos en parejas. En Febrero se formaron bandadas mixtas; los juveniles de Rayaditos participaron en ellas siendo aún alimentados por sus padres, aunque también se alimentaban solos.

Durante la estación no reproductiva, el Rayadito y el Picolezna Patagónico siempre integraron bandadas. El Picolezna Patagónico nunca fue visto en bandadas simples y sólo se lo vio en parejas en Febrero y Octubre. El Carpintero Bataraz Grande es la única especie regular que se encontró fuera de las bandadas en la temporada no reproductiva, generalmente solo.

Durante la época reproductiva las especies regulares formaron parejas y a menudo fueron observadas solas. En esta estación la única

especie que formó bandadas (monoespecíficas) fue el Cabecitanegra Austral.

Comportamiento de las bandadas. Las bandadas mixtas de Rayaditos, Picoleznas Patagónicas y Carpinteros Bataraz Grandes se caracterizaron por ser bastante visibles y ruidosas. Las interacciones observadas fueron escasas, ya que dentro de la bandada cada individuo, sin importar la especie, se condujo de forma bastante independiente.

Las bandadas, tanto mixtas como simples, se desplazaron básicamente de dos formas. En primer lugar lo hicieron mediante vuelos entre ramas de árboles contiguos. En este caso los vuelos del Rayadito fueron más cortos que los de las otras especies regulares y el avance resultó constante pero relativamente lento. Este tipo de desplazamiento se produjo en Febrero–Marzo y en Agosto y Septiembre. En segundo lugar se produjeron desplazamientos de mayor longitud (aproximadamente de más de 20 m), con mayor velocidad de desplazamiento, en el cual la bandada cambió el sector del bosque en el cual se encontraba buscando alimento. En este último caso, el movimiento involucró a todos los individuos que integraban las bandadas. No todos los individuos emprendieron el vuelo al mismo tiempo, pero generalmente el último en hacerlo fue un Carpintero Bataraz Grande y, muchas veces, el primero fue un Picolezna Patagónico, quien lo hizo emitiendo un canto o llamado. Este tipo de desplazamiento comenzó en Mayo (cuando se produjeron las primeras nevadas, y la mayoría de los árboles habían perdido su follaje) y se mantuvo durante Junio y Julio.

Interacciones hostiles intra e interespecíficas. En la temporada reproductiva no se observaron interacciones entre las especies que integran habitualmente las bandadas, aunque sí entre el Rayadito y la Ratona Común (*Troglodytes aedon*, Troglodytidae) ($n = 2$, 23 de Octubre y 22 de

TABLA 2. Número de interacciones hostiles entre las especies que formaron regularmente las bandadas mixtas en el Valle del Challhuaco, noroeste de la Patagonia argentina, 1999-2000.

	Rayadito (<i>Aphrastura spinicauda</i>)	Picolezna Patagónico (<i>Pygarrhychas albogularis</i>)	Carpintero Bataraz Grande (<i>Picoides lignarius</i>)	Otras especies ^a
Rayadito	5	0	1	4
Picolezna Patagónico	0	9	3	0
Carpintero Bataraz Grande	0	0	1	0
Otras especies ^a	4	0	0	0

^aRatona Común (*Troglodytes aedon*) y Fío-Fío Silbón (*Elaenia albiceps*).

Enero), y entre el Rayadito y el Fío-fío Silbón (*Elaenia albiceps*, Tyrannidae) (n = 2, 2 de Diciembre y 16 de Enero). Estas interacciones consistieron en persecuciones en vuelo y enfrentamiento con las alas abiertas, con fuertes gritos de alarma, posiblemente en defensa del territorio de nidificación, aunque no se pudo localizar los nidos. El 22 de Enero ambas especies se alejaron juntas del lugar, sin poder observar el resultado de la interacción, y en el 16 de Enero, el Rayadito se enfrentó con el Fío-fío Silbón y lo alejó con un vuelo y demostraciones de agresividad.

Las interacciones hostiles observadas entre los miembros habituales de las bandadas fueron escasas en la temporada no reproductiva (Tabla 2). El mayor número de interacciones se registró en Agosto (n = 10) y en Marzo (n = 5). En el caso del picolezna, las interacciones intraespecíficas consistieron en persecuciones en vuelo con una vocalización semejante a un gorjeo. Las restantes interacciones fueron ataques de sustitución en que el picolezna se dirigía hacia el tronco donde estaba el carpintero, y éste volaba a otro árbol. No se observaron interacciones entre diferentes bandadas.

Comportamiento frente a depredadores. Se observaron tres eventos de interacción entre las aves que conforman las bandadas frente a la cercanía de uno de sus depredadores, el Caburé

Austral (*Glaucidium nanum*, Strigidae), los que tomaron la forma de una reacción grupal de defensa que incluyó vocalizaciones (llamados de alarma) continuas, y acoso al depredador desde muy corta distancia. Esta reacción fue promovida y sostenida principalmente por el Rayadito, aunque acompañado por el Cabecitanegra Austral y el Picolezna Patagónico. Sólo en una ocasión (mediodía del 16 de Noviembre de 1999) se observó un ataque exitoso dirigido a un ave, en este caso al Cabecitanegra Austral. El Caburé Austral, siempre acosado por estas tres especies, se lanzó sobre esta ave y lo llevó a una rama gruesa de otro árbol. Las demás aves siguieron en la misma actitud hasta que el caburé recogió su presa y voló lejos perdiéndose de vista.

Ubicación vertical relativa. Las bandadas mixtas (considerando el total de especies) frecuentaron mayormente el estrato alto de los bosques. Durante Marzo, Mayo y Junio el estrato preferido por las bandadas fue el alto. En Abril fue mucho más frecuentado el estrato medio mientras que en Julio, Agosto y Septiembre existió una superposición en el uso de cada estrato.

Analizando los datos obtenidos de Marzo a Septiembre, los estratos más usados por el Rayadito fueron el alto (51% del total de observaciones), luego el medio (29%) y finalmente el bajo (20%). Los estratos más fre-

cuentados por el Picolesna Patagónico fueron el alto y el medio (47% cada uno), mientras que el estrato bajo fue muy poco utilizado (6%). El Carpintero Bataraz Grande se ubicó mayormente en el estrato alto (76%). Los estratos medio y bajo fueron muy poco utilizados (20 y 4% respectivamente).

Los índices de Pianka para la superposición de uso de estratos utilizados durante Marzo–Septiembre, entre estas especies resultaron altos (Rayadito-Picolesna Patagónico, $O = 0.94$; Rayadito-Carpintero Bataraz Grande, $O = 0.93$; Picolesna Patagónico-Carpintero Bataraz Grande, $O = 0.86$).

Uso de sustratos de alimentación. El árbol resultó ser el área de búsqueda de alimentos más utilizada por todas las especies. El Rayadito frecuentó una amplia variedad de sustratos para alimentarse, principalmente ramas finas (41% del total de observaciones), follaje (34%) y troncos de árboles vivos (9%). Se registró una variación mensual en el uso de los sustratos por esta especie en Noviembre, Enero, Febrero y Marzo se utilizó el follaje, pero al caer las hojas (aproximadamente en Mayo) comenzaron a utilizar en mayor proporción, las ramas finas. En Julio, el sustrato más usado fue el aire (volando). El único momento en que el sustrato más usado fue el tronco de árboles vivos fue Diciembre (36%).

El Picolesna Patagónico se alimentó principalmente en troncos de árboles vivos (39%), ramas finas (34%) y ramas gruesas (24%). En Octubre, Diciembre, Febrero, Marzo y Abril se usaron más los troncos. Las ramas gruesas predominaron en Septiembre, las finas en Mayo y el aire (usado para desplazarse) en Enero, Julio y Agosto.

El Carpintero Bataraz Grande frecuentó, aproximadamente en la misma medida, ramas gruesas (34%), troncos (33%) y ramas finas (31%). Durante Octubre, Noviembre y Febrero utilizó más los troncos, mientras que en Abril, Mayo y Septiembre, utilizó las ramas

gruesas, en Marzo las ramas finas y en Julio el aire. El resto de los meses no predominó ningún sustrato en particular.

El mayor índice de diversidad correspondió al Rayadito ($H' = 2.12$) y resultó aproximadamente el mismo entre el Picolesna Patagónico ($H' = 1.71$) y el Carpintero Bataraz Grande ($H' = 1.7$).

Los índices de superposición de uso de sustratos fueron elevados (Rayadito-Picolesna Patagónico, $O = 0.63$; Rayadito-Carpintero Bataraz Grande, $O = 0.58$; Picolesna Patagónico-Carpintero Bataraz Grande, $O = 0.98$).

Actividades. Para las tres especies regulares la actividad más frecuente fue la alimentación. Las actividades reproductivas, que sólo fueron fácilmente observables en el Rayadito, predominaron en Noviembre y Diciembre. El vuelo fue la actividad más frecuente en Julio.

DISCUSIÓN

El tamaño de las bandadas mixtas observadas es similar al encontrado en otros bosques templados (Morrison *et al.* 1987), con leves variaciones a lo largo de la estación no reproductiva.

La composición específica básica de las bandadas mixtas coincide con la que mencionó Vuilleumier (1967), también observadas en el Parque nacional Nahuel Huapi, con algunas diferencias: el Carpintero Bataraz Grande participó de forma regular y no ocasional, y también participaron el Comesebo Patagónico y el Cabecitanegra Austral de forma ocasional. En cuanto al Diucón, observado por Vuilleumier (1967) sólo en una ocasión, no fue observado dentro de las bandadas, aunque se lo encontró en el área de estudio en primavera y verano. Esta especie suele alimentarse cazando insectos al vuelo o bien capturando orugas sobre el suelo y generalmente se lo encuentra en zonas de bosque abierto o matorrales.

El Rayadito se trataría, claramente, de una especie nuclear, probablemente pasiva, como sugiere Vuilleumier (1967). Esta especie posee un elevado nivel de gregarismo intraespecífico, ya que también forma bandadas simples, y otras características típicas de una especie nuclear (Moynihan 1962): hostilidad interespecífica reducida (sobre todo en la época no reproductiva), diferentes tipos de llamados, entre los que se destaca un llamado de alarma muy característico, ruidoso e insistente (Vuilleumier 1967) y plumaje de colores neutrales (aunque sus marcas faciales son llamativas). En ausencia del Rayadito, la única especie que formó bandadas fue el Cabecitanegra Austral, que posee gregarismo intraespecífico, y que es sólo un miembro ocasional de las bandadas mixtas.

El Picolesna Patagónico es una especie que generalmente sigue o avanza simultáneamente con el Rayadito y, aparentemente, posee un bajo gregarismo intraespecífico. Sin embargo, durante desplazamientos de gran longitud en el invierno, se lo vio “liderando” el avance de la bandada en repetidas ocasiones, a la vez que emitía un llamado. Además esta especie fue observada en grupos monoespecíficos de 7 individuos en la época previa a la reproductiva (V. Ojeda com. pers.). Al igual que el Rayadito emite regularmente llamados de contacto mientras busca su alimento y posee un llamado de alarma, aunque mucho menos llamativo, ruidoso, o frecuente. A la vez, es de destacar que cada vez que las especies ocasionales participaron en las bandadas, el Picolesna Patagónico estaba presente. Es posible, entonces, que el Picolesna desempeñe un “rol cohesivo” dentro de las mismas, sin llegar a ser una especie nuclear; o bien que en compañía del Rayadito pueda desarrollar ese rol al modificar alguna característica de la bandada como puede ser la velocidad de desplazamiento.

El Carpintero Bataraz Grande es, generalmente, la última especie en seguir a la ban-

da (a veces directamente no lo hace) y no emite ningún llamado al hacerlo. Su velocidad de desplazamiento es menor con respecto a los otros miembros de la bandada debido al tiempo que le insume su estrategia alimentaria (búsqueda de larvas en los troncos mediante perforaciones profundas con el pico). Esta especie sería más vulnerable a los depredadores, tales como aves rapaces diurnas y nocturnas, al dedicar menor tiempo a la vigilancia. Por esta razón obtendría ventajas importantes al utilizar el sistema de alarma de las especies nucleares. Precisamente, los llamados de alarma y sus ventajas antidepredatorias han sido considerados de importancia fundamental en la cohesión de las bandadas mixtas (Moynihan 1962, Morse 1970, Munn & Terborgh 1979, Gaddis 1980, Dolby & Grubb 1999).

Dada la menor ocurrencia del Carpintero Bataraz Grande en las bandadas y su existencia en invierno fuera de ellas es posible que haya sido la última especie en integrarse a las mismas. De hecho los géneros *Aphrastura* y *Pygarrhichas* habrían sido parte de la fauna autóctona de Austro-Sudamérica en el Cenozoico temprano o medio. Durante el Pleistoceno habría arribado otro grupo de ancestros, donde se incluiría el Carpintero Bataraz Grande (Vuilleumier 1985). Esta diferencia temporal también explicaría la menor afinidad de la especie por las bandadas y sería un indicio de una asociación evolutivamente más antigua entre el Rayadito y el Picolesna Patagónico.

El Rayadito, el Picolesna Patagónico y el Carpintero Bataraz Grande son especies netamente arbóreas aunque el primero utiliza una mayor diversidad de sustratos, a la vez que muestra una mayor variación en su uso a lo largo del año. Esto concuerda con el hecho de que el Rayadito sería omnívoro y no exclusivamente insectívoro, particularmente en la estación invernal (Grigera 1982). Las especies restantes, en cambio, presentan adaptaciones

a una estrategia de alimentación más específica y un uso del espacio más restringido. En el caso de la variación de la altura que ocupan estas especies no se observa un patrón fijo, salvo que en los meses típicamente invernales (Julio, Agosto y Septiembre) las tres especies amplían la búsqueda de alimentos en los distintos estratos (el *Picolezna Patagónico* lo hace desde Junio), es decir que no hay predominancia absoluta de ninguno de ellos. Es posible que exista en esta época una menor abundancia de insectos y otras presas, lo que afectaría el uso de sustratos. Esta menor disponibilidad de alimentos en invierno se ve corroborada por el aumento de la frecuencia, la velocidad y la distancia de los vuelos, y en la mayor cantidad de parches de bosque visitados por cada bandada.

La elevada superposición en el uso de sustratos alimentarios entre el *Carpintero Bataraz Grande* y el *Picolezna Patagónico* se ve minimizada por una leve diferencia en la ocupación de los estratos del bosque y por diferentes estrategias alimentarias, ya que el *Picolezna Patagónico* se limita a levantar la corteza en su búsqueda de insectos, sin hacer perforaciones profundas en los troncos. Sin embargo, existiría entre ambas especies un cierto grado de competencia, ya que el *Carpintero Bataraz Grande* también consume insectos superficiales (debajo y sobre la corteza) y el *Picolezna Patagónico*, a su vez, tiene la capacidad de realizar perforaciones en troncos y ramas. Esta competencia también se evidencia por los ataques de sustitución.

En cuanto al *Rayadito*, su mayor diversidad en el uso de sustratos favorecería el gregarismo intraespecífico, al disminuir la probabilidad de encuentro de dos individuos en el mismo sustrato. Esto produciría una disminución de los niveles de competencia directa y por ende del gasto de energía propio de las interacciones hostiles entre individuos. De esta forma, el *Rayadito* habría desarrollado su sociabilidad y la disminución del

comportamiento agresivo, características que permitieron luego la asociación interespecífica. Estos factores sumados a las ventajas obtenidas frente a la depredación, impulsarían el crecimiento de las bandadas por adición de nuevas especies, como son el *Comesebo Patagónico* y las bandaditas del *Cabecitanegra Austral*. Sería interesante extender estos estudios realizando anillamientos para analizar la participación de juveniles, machos y hembras de cada especie, y también observar la formación de bandadas mixtas en otros tipos de ambientes. El análisis detallado de la alimentación de cada especie y sus distintas vocalizaciones en diferentes épocas contribuiría asimismo a la comprensión de los roles funcionales dentro de la bandada.

AGRADECIMIENTOS

A todo el personal del Refugio Neumeyer (Valle del Challhuaco) por el transporte y la ayuda en las tareas de campo. A Valeria Ojeda por su apoyo en el campo y su participación en la discusión de los resultados de este trabajo. A François Vuilleumier por facilitarnos bibliografía relevante al comienzo de nuestro estudio y por sus valiosos comentarios.

REFERENCIAS

- Barros, V. R., V. H. Cordon, C. L. Moyano, R. J. Méndez, J. C. Forquera, & O. Pizzio. 1983. Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. Universidad Nacional del Comahue y Centro Nacional Patagónico, Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.
- Buskirk, W. 1976. Social system in a tropical forest avifauna. *Am. Nat.* 110: 293–305.
- Dolby, A. S., & T. C. Grubb, Jr. 1999. Functional roles in mixed-species flocks: A field manipulation. *Auk* 116: 557–559.
- Gaddis, P. 1980. Mixed flocks, accipiters, and anti-predator behavior. *Condor* 82: 348–349.
- Grigera, D. 1982. Ecología alimentaria de algunas passeriformes insectívoras frecuentes en los

- alrededores de S. C. de Bariloche. *Ecología* 7: 67–84.
- Hutto, R. 1988. Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. *Oikos* 51: 79–83.
- Hutto, R. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor* 96: 105–118.
- Jullien, M., & J. Clobert 2000. The survival value of flocking in Neotropical birds: reality or fiction? *Ecology* 81: 3416–3430.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins, New York, New York.
- Krebs, J. R., M. H. MacRoberts, & J. M. Cullen. 1972. Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major* – an experimental study. *Ibis* 114: 507–530.
- Morrison, M., K. With, I. Timossi, & K. Milne. 1987. Composition and temporal variation of flocks in the Sierra Nevada. *Condor* 89: 739–745.
- Morse, D. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecol. Monogr.* 40: 120–168.
- Moynihan, M. 1962. The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithson. Misc. Coll.* 143: 1–140.
- Munn, C., & J. Terborgh. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *Condor* 81: 338–347.
- Navas, J. R., T. Narosky, N. A. Bó & J. C. Chébez. 1991. Lista patrón de los nombres comunes de las aves argentinas. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Powell, G. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *Auk* 96: 375–390.
- Short, L. L., Jr. 1961. Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bull.* 73:341–347.
- Siegfried, W. R., & L. G. Underhill. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Anim. Behav.* 23: 504–508.
- Treisman, M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-prey interaction. *Anim. Behav.* 23: 801–825.
- Vuilleumier, F. 1967. Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation. *Condor* 69: 400–404.
- Vuilleumier, F. 1985. Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithol. Monogr.* 36: 205–304.
- With, K., & M. Morrison. 1990. Flock formation of two parids in relation to cyclical seed production in a pinyon-juniper woodland. *Auk* 107: 522–532.