

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS



**“COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO DE *Thammomanes ardesiacus*
ASOCIADO A LA TEORÍA DE DEFENSA ECONÓMICA EN
BANDADAS MIXTAS (MADRE DE DIOS, PERÚ)”**

Presentada por:

Erika Victoria Berrocal Rodríguez

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Lima – Perú

2019

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS

**“COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO DE *Thammomanes ardesiacus*
ASOCIADO A LA TEORÍA DE DEFENSA ECONOMICA EN BANDADAS
MIXTAS (MADRE DE DIOS, PERÚ)”**

Presentada por:

Erika Victoria Berrocal Rodríguez

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Maest. Cs. Juan Torres Guevara
PRESIDENTE

Mg. Sc. Edgar Sánchez Infantas
MIEMBRO

Mg. Sc. Zulema Quinteros Carlos
MIEMBRO

Dra. Marta Williams León de Castro
ASESORA

DEDICATORIA

A los que aman y protegen la Amazonía.

AGRADECIMIENTOS

A Ari Martínez, por haberme dado la grandiosa oportunidad de participar del proyecto “Evaluating species interactions in the organization of stable mixed species animal groups” del cual era él responsable.

A Marta Williams León de Castro, por su constante y valiosa asesoría durante todo el proceso de la investigación.

A Alberto Garcia-Ayachi, por su ayuda en la elaboración de mapas, y el ordenamiento de información de las innumerables “lluvias de ideas” durante el proceso de redacción.

A Yaquelin Tenorio Leiva, por su valioso apoyo durante la colecta de datos, y las experiencias compartidas en la fase de campo.

A Luis Alza León, por sus importantes apreciaciones del tema, y su tan característica disposición a prestar asesoría a quien lo solicite.

Y a todas las personas que compartieron tiempo y paciencia con Paulito.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 TEORÍAS/ENFOQUES DE LA DEFENSA DE UN TERRITORIO	4
2.2 BANDADA MIXTA DE SOTOBOSQUE Y SUS TERRITORIOS	5
2.2.1 Composición de la bandada	6
2.2.2 Territorio, Defensa de territorio y Desplazamiento	7
2.2.3 Beneficios de formar bandadas mixtas	9
2.3 DESCRIPCIÓN DE <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	10
2.4 COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS	13
3.1 UBICACIÓN DEL LUGAR DE ESTUDIO	13
3.2 ELABORACIÓN DE MAPAS: DETERMINACIÓN DE LAS ZONAS A Y B DENTRO DE LOS TERRITORIOS	14
3.3 EVALUACIÓN DEL COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO	15
3.3.1 Materiales y procedimiento para la reproducción del canto	15
3.3.1.1 Etapa preliminar	16
3.3.1.2 Etapa de comparación entre zonas A Y B	17
3.3.2 Análisis de datos	17
IV. RESULTADOS	18
4.1 MAPAS DE LAS ZONAS A Y B DE LOS TERRITORIOS DE LAS BANDADAS MIXTAS	18
4.2 ETAPA PRELIMINAR	23
4.3 ETAPA DE COMPARACIÓN ENTRE ZONAS A Y B	25

4.4	OBSERVACIONES ADICIONALES	27
V.	DISCUSIÓN	28
5.1	TERRITORIOS DE LAS BANDADAS MIXTAS.....	28
5.2	ETAPA PRELIMINAR.....	30
5.3	COMPARACIÓN ENTRE ZONAS MAYOR USO (A) Y MENOR USO (B) ...	31
VI.	CONCLUSIONES	37
VII.	RECOMENDACIONES	38
VIII.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	39
IX.	ANEXOS.....	44

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Variables del estudio	16
Tabla 2: Tamaños de territorio de las bandadas mixtas de sotobosque	19

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de <i>Thamnomanes ardesiacus</i>	10
Figura 2. <i>Thamnomanes ardesiacus</i> (a) Macho adulto (b) Hembra adulta	11
Figura 3. Mapa del lugar de estudio (Madre de Dios, Perú).....	13
Figura 4. Esquema del procedimiento de reproducción del estímulo.....	15
Figura 5. Mapa de la distribución de las bandadas en el lugar de estudio.....	18
Figura 6. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada I.....	20
Figura 7. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada II	20
Figura 8. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada III	21
Figura 9. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada IV	21
Figura 10. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada V	22
Figura 11. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada VII.....	22
Figura 12. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada VII.....	23
Figura 13. Cajas correspondientes a Latencia durante la etapa preliminar (n=7)	23
Figura 14. Cajas correspondientes a Distancia mínima durante la etapa preliminar (n=7). 24	
Figura 15. Cajas correspondientes a Vocalizaciones durante la etapa preliminar (n=7).....	24
Figura 16. Cajas correspondientes a Latencia durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)	25
Figura 17. Cajas correspondientes a Distancia mínima durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)	26
Figura 18. Cajas correspondientes a Vocalizaciones durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)	26
Figura 19. Ilustración tomada de Jullien & Thiollay (1998), que muestra la distribución espacial observada de las confrontaciones territoriales entre 11 bandadas en estudio (n=223) con sus respectivos territorios.	33
Figura 20. Ilustración tomada de Martínez et al. (2017), que representa bandadas lideradas por <i>Thamnomanes ardesiacus</i> (círculos azules) y <i>T. schistogynus</i> (círculos rojos) en el inicio de la cordillera Pantiacolla (Madre de Dios, Perú)	34

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada I.....	44
Anexo 2. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada II.....	45
Anexo 3. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada III	46
Anexo 4. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada IV	47
Anexo 5. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada V	48
Anexo 6. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada VI.....	49
Anexo 7. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada VII.....	50

RESUMEN

La teoría de defensa económica sostiene que, cuando el espacio se traduce en recursos la territorialidad es una opción para que un individuo los posea (beneficios) a través de la agresividad ante sus semejantes (costos) para impedir que obtengan el mismo acceso, a través de una compensación económica entre costos y beneficios. El presente estudio tuvo como objetivo, determinar si *Thamnomanes ardesiacus* varía la intensidad de dicha agresividad (comportamiento agonístico) con respecto a la frecuencia de uso del espacio en territorios de bandadas mixtas, en la cordillera Pantiacolla (Madre de Dios – Perú). Se determinaron y clasificaron zonas con mayor y menor frecuencia de uso dentro de siete territorios de bandadas mixtas de sotobosque, donde *T. ardesiacus* era especie líder, mediante densidad de Kernel (KDE). La intensidad del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* fue medido en dichas zonas a través del uso de reproducciones de su canto grabado, y mediante tres variables comportamentales: Latencia, Distancia mínima y Vocalizaciones. Los resultados indicaron que los tamaños de las zonas más usadas no superan al 30.1 por ciento del territorio total. Según las variables comportamentales, la intensidad del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* en zonas con mayor y menor no fueron significativamente diferentes. Esta igualdad de defensa es explicada por la teoría de los discos elásticos de Julian Huxley (1934), donde los tamaños de territorios reducidos debido a la alta densidad de territorios establecidos, provocan que el centro (zona con mayor uso) y la periferia (zona con menor uso) se encuentren muy próximos, presionando a la bandada a defender con la misma intensidad todo su territorio. Asimismo, se plantea una hipótesis alterna de vigilancia máxima, en la cual la ubicación central de las zonas con mayor uso se explica por la forma más eficiente de vigilar la periferia desde dicho lugar.

Palabras claves: comportamiento agonístico, territorio, *Thamnomanes ardesiacus*, defensa territorial, bandadas mixtas, Amazonia.

ABSTRACT

The theory of economic defense argues that, when space is translated into resources, territoriality is an option for an individual to possess (benefits) through aggressiveness to their peers (costs) to prevent them from obtaining the same access, through of an economic compensation between costs and benefits. The objective of this study was to determine if *Thamnomanes ardesiacus* varies the intensity of such aggressiveness (agonistic behavior) with respect to the frequency of use of space in mixed flock territories, in the Pantiacolla mountain range (Madre de Dios - Peru). Areas with greater and lesser frequency of use were determined and classified within seven territories of mixed understory flocks, where *T. ardesiacus* was a leading species, using Kernel density (KDE). The intensity of the agonistic behavior of *T. ardesiacus* was measured in these zones through the use of reproductions of its recorded song, and through three behavioral variables: Latency, Minimum Distance and Vocalizations. The results indicated that the sizes of the most used areas do not exceed 30.1 percent of the total territory. According to the behavioral variables, the intensity of the agonistic behavior of *T. ardesiacus* in areas with major and minor were not significantly different. This equality of defense is explained by the theory of the elastic discs of Julian Huxley (1934), where the sizes of territories reduced due to the high density of established territories, cause that the center (area with greater use) and the periphery (zone with less use) are very close, pressing the flock to defend with the same intensity all its territory. Likewise, an alternate hypothesis of maximum vigilance is proposed, in which the central location of the areas with the greatest use is explained by the most efficient way of monitoring the periphery from that place.

Key words: agonistic behavior, territory, *Thamnomanes ardesiacus*, territorial defense, mixed flocks, Amazonia.

I. INTRODUCCIÓN

<<La conducta de los animales, en cualquier nivel evolutivo que la tratemos, desde la ameba hasta la especie humana, y en cualquiera de las funcionalidades que pueda tener la conducta, está inevitablemente unida al concepto de espacio>> (Burrull, 1988). Muchos animales viven formando grupos o sociedades que permanecen juntos sincronizando sus actividades, además de desarrollar conductas como el establecimiento de jerarquías, selección de pareja, conductas de agresión, competencia y defensa de territorio, esta última dada generalmente para obtener alimento, agua, territorio o refugio y pareja (Arce y Torres, 2018).

Muchas especies territoriales, delimitan los bordes de sus territorios a través de enfrentamientos, como por ejemplo en aves: *Parus major* (Krebs, 1971), *Lagopus lagopus* (Watson y Miller, 1971), *Passerculus sandwichensi* (Welsh, 1975); peces: *Ophioblennius atlanticus* (Nursall, 1977), *Cyprinodon* sp. (Kodric-Brown, 1978), *Salvelinus fontinalis* (McNicol y Noakes, 1981); mamíferos: *Vicugna vicugna* (Koford, 1957), *Antilocapra americana* (Kitchen, 1974); e insectos: *Nasutiterm* spp. (Adams y Levings, 1987), *Pogonomyrmex barbatus* (Gordon, 1992).

En muchos animales territoriales se ha observado que la probabilidad de desplegar un comportamiento de defensa o la intensidad de agresión de un residente contra intrusos suele disminuir conforme aumenta la distancia hacia la zona central del territorio, tal como lo observado por Vines (1979) en ostreros, McNicol y Noakes (1981) en salmones, Melemis y Falls (1982) en gorriones y Gordon (1996) en hormigas. Sin embargo, no existe estudios que resuman y aclaren los mecanismos mediante los cuales la defensa varía dentro de un territorio defendido.

Una de las expresiones más interesantes de territorialidad son las bandadas mixtas. Estas bandadas son agrupaciones de distintas especies de aves que forrajea y se desplazan juntas (Munn, 1985). En específico, las bandadas mixtas de sotobosque en la Amazonia son sistemas sociales altamente evolucionados y considerados elementos fundamentales

para la estructura y dinámica de las comunidades de aves en los bosques tropicales (Munn y Terborgh, 1979; Greenberg, 2000). Este tipo de bandadas se caracterizan por poseer especies que participan en parejas, cumplen roles y defienden territorios exclusivos durante todo el año (Powell, 1985). Dicha territorialidad se expresa cuando bandadas vecinas se encuentran en las zonas limítrofes de sus territorios. Es allí donde se da lugar a un increíble campo de batalla que, mediante cantos exaltados y repetitivos, vuelos cortos, y algunas veces ataques físicos, se define la bandada que hará uso de ese espacio, al menos hasta un próximo encuentro.

Thamnomanes ardesiacus es un miembro de estas bandadas mixtas en gran parte de la Amazonia, y es considerado una especie líder que mantiene y dirige la bandada, además de cuidar la integridad del territorio a través de vocalizaciones que advierten la presencia de depredadores (Powell, 1985) y/o intrusos. Además, esta especie juega un rol importante durante las disputas por territorios contra bandadas vecinas, pues es una de las especies que presenta mayor despliegue de agresividad. *T. ardesiacus* es una especie clave que proporciona información social indispensable para que otras especies coexistan en el bosque.

A pesar que las bandadas mixtas en bosques tropicales han sido estudiadas desde diversos enfoques como la composición, estructura de especies, estructura social y actividades de forrajeo (Moynihan, 1962; Greig-Smith, 1978; Munn y Terborgh, 1979; Wiley, 1980; Munn, 1983, 1985; Powell, 1985; Terborgh et al., 1990; Terborgh, 1990; Graves y Gotellit, 1993; Jullien y Thiollay, 1998; Greenberg, 2000; Tobar et al., 2003; Martínez, 2003; Torres, 2004; Ojeda, 2011; Cockburn, 2012), aún muy poco se sabe acerca de la defensa y uso de los territorios, y como ambos se relacionan (Martínez y Gomez, 2013; Williams, 2017).

Se ha observado que estas bandadas no usan uniformemente sus territorios; es decir, que existen zonas en las que pasan mayor tiempo. Bajo este contexto, se planteó determinar mediante el uso de reproducciones de cantos grabados de *T. ardesiacus*, si este varía la intensidad de su comportamiento agonístico, como parte de su defensa territorial, dependiendo de la frecuencia de uso del hábitat. Para ello fue necesario a) Determinar las zonas de mayor y menor uso en territorios de bandadas mixtas de sotobosque; b) Comparar la intensidad del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* mediante variables comportamentales, entre las zonas definidas con mayor y menor uso; c) Establecer la

relación entre la frecuencia de uso del hábitat y la intensidad del comportamiento agonístico desplegado en dicho lugar.

Debido a que las bandadas mixtas de sotobosque en la Amazonia dependen principalmente de la elección de desplazamiento y permanencia hecha por *T. ardesiacus* cuando este las lidera (Williams, 2017), el entender el mecanismo de defensa de esta especie reflejará una parte fundamental para entender la dinámica de los territorios, coexistencia de especies y por ende la ecología de estas bandadas. Siendo esta información de gran relevancia para la elaboración de planes de gestión y conservación en bosques tropicales; donde estas agrupaciones de diferentes especies son uno de los elementos que más se ven afectados por el impacto causado por la deforestación en estos ecosistemas (Thiollay, 1992).

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 TEORÍAS/ENFOQUES DE LA DEFENSA DE UN TERRITORIO

En 1934, Julian Huxley argumentó que un territorio puede ser comprimido hasta un cierto límite como resultado de la presión intraespecífica. Comparó a los territorios con discos elásticos, donde los individuos residentes presionan los límites intentando ganar espacio de los territorios vecinos, por ello los límites resultantes son formas de territorios muy variantes. Huxley afirma que, si la demanda por espacio para establecer territorios aumentara, entonces los territorios ya establecidos se reducirían; sin embargo, existe un tamaño mínimo de territorio en el cual el residente no cederá más espacio de su territorio, aumentando su defensa ante cualquier posible invasión. Cuando se haya alcanzado el tamaño mínimo, la defensa del centro y periferia de estos territorios tienden a igualarse. De ser así, se podría hablar de una correlación inversa entre demanda de espacio para territorios y la diferencia espacial de la intensidad de defensa dentro de ellos.

Por otro lado, Vines (1979) en un estudio de ostreros, infiere que la manera en que las aves defienden su territorio dependerá de (1) el espaciamiento entre nidos, y (2) la cercanía entre una densidad poblacional dada con su respectiva capacidad de carga del lugar. De este último punto se puede decir que de forma teórica la capacidad de carga de una especie territorial en una localidad será igual al número de territorios de tamaño mínimo multiplicado por el número de individuos que habitan por territorio; por ello, la forma en que los individuos compiten por los recursos disponibles influirá en la capacidad de carga de un entorno.

Jerram Brown (1964) enmarcó a la territorialidad en términos de economía; es decir, la tendencia a entrar en competencia con otros individuos para obtener acceso prioritario o retener un recurso generalmente escaso, conducirá a la evolución de la agresividad solo en ciertas circunstancias, debido a que ser agresivo resulta costoso en términos de tiempo, energía y riesgo de lesión. Según Brown, un recurso será económicamente defendible si los beneficios de tener acceso a él son mayores a los costos de impedir que otros lo tomen, y

del movimiento o naturaleza transitoria del recurso. Este es el concepto central para entender la territorialidad bajo el enfoque económico.

Brown señala que la intensidad de defensa dependerá de la densidad poblacional de la especie y de la disponibilidad del recurso en cuestión, el factor predominante que tiende a aumentar la agresividad a través de la selección natural debería ser la competencia, factor que solo existirá cuando hay menos de lo necesario, dando lugar a la amenaza o agresión. Cabe agregar que no existirá competición si el recurso no es defendible.

Por otro lado, existe un enfoque teórico para el estudio del tamaño del territorio basado en modelos de optimalidad que intentan estudiar las acciones de los dueños de territorios en función a los costos y beneficios que dan y obtienen por el recurso (Holldobler y Lumsden, 1980; Schoener, 1983; Carpenter, 1987). Sin embargo, éstos solo se enfocan en la decisión unilateral del residente más que en las interacciones con otros competidores, por ello este enfoque es poco realista, y por lo tanto poco aplicable. Frente a esto Adams (2001) propone dos enfoque alternativos para predecir el tamaño de territorio considerando las acciones simultáneas de múltiples competidores.

El primero se refiere a las interacciones entre residentes vecinos, y cómo éstas afectan el uso del espacio. Las principales variables que influyen en el tamaño de territorios vecinos son: el número de individuos en el área, y la variación entre los residentes vecinos (tamaño de cuerpo o del grupo residente), la cual causa asimetrías en la persistencia e intensidad de agresión. El segundo enfoque abarca las interacciones entre los residentes establecidos y los colonos potenciales (flotadores) que intentan adquirir territorios. Las principales variables por considerar son: la distribución de los individuos en los hábitats, la posibilidad de que las interacciones estratégicas entre vecinos puedan reducir el riesgo de pérdidas y los efectos comparativos del establecimiento simultáneo y secuencial. Adams afirma que el enfoque entre residentes vecinos es el más completo para describir los efectos que genera la defensa del territorio sobre la densidad poblacional, los patrones espaciales y respuestas al cambio ambiental.

2.2 BANDADA MIXTA DE SOTOBOSQUE Y SUS TERRITORIOS

Aunque se puede encontrar bandadas mixtas en prácticamente todo el mundo, existen diferencias ecológicas importantes entre ellas. En la Amazonia se ha registrados dos tipos de bandadas mixtas según el estrato del hábitat usado, las de sotobosque y las de dosel. Munn (1985) señala que las de sotobosque están compuestas casi exclusivamente por

insectívoros, son territoriales y presentan mayor densidad de territorios por área. Estas bandadas conforman un elemento básico en la ecología de la Amazonia, son sistemas sociales altamente evolucionados y considerados elementos fundamentales para la estructura y dinámica de las comunidades de aves en los bosques tropicales (Munn y Terborgh, 1979; Terborgh et al., 1990; Greenberg, 2000). Munn y Terborgh (1979) consideran a este tipo de bandadas como una asociación de aves con alto grado de organización y estabilidad, que se establecen en base a un “grupo central” constituido por parejas o familias de aves, cada una representando una especie diferente.

2.2.1 Composición de la bandada

Las especies participantes tienen diferentes roles en la organización de la bandada, y han sido clasificadas en la literatura bajo diferentes nombres, aunque todas estas se enfocan principalmente en el tiempo de permanencia y función de las especies dentro de la bandada (Moynihan, 1962; Powell, 1985; Hutto, 1987; Jullien y Thiollay, 1998; Greenberg, 2000; Tobar et al., 2003; Torres, 2004; Goodale y Kotagama, 2005). Una de las clasificaciones más usadas y adaptadas es la propuesta por Moynihan (1962), quien agrupa a los individuos en las siguientes categorías: nuclear o acompañante, las cuales a su vez pueden ser regular u ocasional, y las define de la siguiente manera:

Especies nucleares: aquellas cuyo comportamiento contribuye altamente a estimular la formación y/o mantenimiento de la cohesión de la bandada. Asimismo, las especies nucleares se subdividen en:

Especies nucleares activas: aquellas que generalmente se unen y/o siguen a individuos de otras especies.

Especies nucleares pasivas: aquellas que generalmente son unidas y/o seguidas por individuos de otras especies.

Especies acompañantes: aquellas que se unen y siguen a la bandada.

Especies regulares: aquellas que se unen y/o son unidas por individuos de otras especies que comúnmente pertenecen a la bandada.

Especies ocasionales: aquellas que no se unen y/o no son unidas por individuos de otras especies que comúnmente pertenecen a la bandada.

Cabe resaltar que estas categorías no son invariables en una especie. En ese sentido se puede encontrar especies que pueden ser regulares o no, así como presentar solo a veces comportamiento nuclear, o actuar de especies nucleares pasivas más veces que activas. Sin embargo, estas variaciones llegan a ser muy limitadas en ciertas especies, las cuales mantienen casi constante el patrón de comportamiento dentro de las bandadas.

Munn (1983) propone la categoría de centinela para las especies que usualmente son las primeras en emitir la vocalización de alarma frente a la presencia de predadores, e inmediatamente las demás especies reaccionan volando hacia estratos más bajos de la vegetación para obtener refugio. Los centinelas se alimentan de los artrópodos que caen sobre todo debido a los movimientos que otros miembros realizan en busca de alimento, lo que le permite a la vez estar constantemente alerta ante predadores por los aires (Munn y Terborgh, 1979). En las bandadas mixtas de sotobosque las centinelas están constituidas principalmente por especies de la familia *Thamnophilidae* (Munn, 1983; Powell, 1985), quienes a su vez son usualmente especies nucleares (Alves y Cavalcanti, 1996).

2.2.2 Territorio, Defensa de territorio y Desplazamiento

Las bandadas mixtas de sotobosque se mantienen unidas a lo largo del año y poseen territorios exclusivos de alimentación los cuales son recorridos durante el día con el objetivo de buscar alimento y defenderlo frente a bandadas vecinas (Wiley, 1980; Munn, 1983; Terborgh et al., 1990). Solo durante la época reproductiva los individuos dejan su bandada y se unen a ella solo cuando se encuentra cerca al nido. Cabe diferenciar que, los territorios de las bandadas mixtas de sotobosque son más pequeños que los de dosel. Esto es debido a la gran distribución de insectos en los bosques amazónicos (Torres, 2004), y a los territorios permanentes de especies de la bandada (Powell, 1985).

Aunque los territorios de bandadas mixtas de sotobosque son extremadamente estables (Greenberg, 2000; Martínez y Gomez, 2013), se ha registrado que los tamaños varían considerablemente. Munn y Terborgh (1979) trabajaron en Perú (Madre de Dios) con una bandada cuyas especies nucleares fueron *Thamnomanes schistogynus*, y *T. ardesiacus* y poseían un territorio de 8 ha ; Jullien y Thiollay (1998) estudiaron en Guyana Francesa (Cayenne) 11 bandadas que incluían a *Thamnomanes caesius* y *T. ardesiacus* con un rango de territorio de 3.2 a 14.3 ha; Williams (2017) registro en Perú (Madre de Dios) tres bandadas de *T. ardesiacus* cuyos tamaños fueron 5.08, 6.34 y 6.74 ha. Jullien y Thiollay (1998) pusieron a prueba la relación del tamaño de territorio y el número de localizaciones

registrada por bandada, número de especies nucleares, requerimientos de las especies nucleares, tamaño de las especies integrantes; sin embargo, no se pueden probar dichas relaciones, pero sí con la estructura del hábitat. Al parecer la densidad del bosque (alta presencia de enredaderas: 63.1 por ciento) provocaría tamaños de territorios más restringidos, mientras que en bosques primarios (baja presencia de enredaderas: 5.6 por ciento) predominarían grandes territorios.

Williams (2017) en Madre de Dios (Perú) realizó la medición de las zonas con mayor y menor uso de tres bandadas mixtas lideradas por *T. ardesiacus*, encuentra que las zonas de mayor uso son representadas por el 30.3, 35.2 y 38.8 por ciento del territorio total (2.04, 1.79 y 2.46 ha respectivamente).

Dentro de estos territorios existen dormideros en los cuales durante el amanecer la bandada despierta y se ensambla a través de las vocalizaciones que emiten las especies nucleares, y regresan nuevamente al lugar cerca al atardecer para trasnochar (Davis, 1946; Jullien y Thiollay, 1998). Estos dormideros se caracterizan por ser formaciones vegetales en forma de densas marañas de enredaderas y se considera que estos espacios prevalecen más tiempo que otras zonas de un bosque tropical (Greenberg, 2000). Las bandadas pasan gran parte del día en la zona media del territorio, y poseen un desplazamiento lento (Tobar et al., 2003). Cerca al medio día estas bandadas suelen moverse y vocalizar menos (Davis, 1946).

El recorrido de la bandada liderado por las especies nucleares dentro de su territorio, produce encuentros con bandadas vecinas con las cuales mantienen enfrentamientos energéticos intraespecíficos (Munn, 1985; Greenberg, 2000; Ojeda, 2011). Estas disputas consisten en vocalizaciones rápidas y resonantes, acompañadas de vuelos cortos y llamativos (Jullien y Thiollay, 1998) y en algunas ocasiones se ha observado contacto físico, cabe mencionar que los individuos de las especies presentes en una sola bandada no participan del conflicto y durante estos ellos se mantienen forrajeando (Tobar et al., 2003). Estos enfrentamientos grupales suelen durar de 12 a 34 minutos hasta que uno de los dos bandos decida retroceder (Munn y Terborgh, 1979; Jullien y Thiollay, 1998; Ojeda, 2011), luego los que predominaron suelen quedarse un poco más y seguir vocalizando en el lugar de batalla.

2.2.3 Beneficios de formar bandadas mixtas

Existen varias hipótesis que tratan de explicar cuáles son los beneficios de pertenecer a estas bandadas (Macdonald y Henderson, 1977; Greig-Smith, 1978; Terborgh, 1990; Sridhar et al., 2009) entre ellas las más aceptadas son:

- (1) optimizar la eficiencia del forrajeo, es decir aumentar la probabilidad de encontrar más alimento en menos tiempo e invirtiendo poca energía, y
- (2) disminuir la tasa de depredación, pues al aumentar más individuos habría mayor vigilancia ante peligros.

Al haber solo una pareja o familia con juveniles dependientes por especie dentro de una bandada mixta, la competencia intraespecífica no representa un problema para la convivencia (Terborgh, 1990), pues no existe solapamiento de nichos. Las bandadas mixtas ayudan a aumentar la disponibilidad de presas por medio del movimiento de las hojas al forrajear lo cual es aprovechado por ciertas especies que se alimentan de presas aturdidas que caen y son atrapadas en el aire (Tobar et al., 2003); además aprenden por copia la ubicación de las zonas de alimentación (Powell, 1985). Por otro lado, al existir especies centinelas, disminuyen el efecto sorpresa del depredador y evitan zonas con alta tasa de depredación (Powell, 1985). En hábitats cerrados, como lo son los bosques tropicales, los depredadores atacan a corta distancia, por lo que los sistemas de alarma temprana son muy importantes (Terborgh, 1990). Asimismo, Thiollay (1999) demostró que las aves más vulnerables a los depredadores eran las más propensas a formar bandadas mixtas, es así que al unirse a las bandadas, pueden reducir su propia vigilancia y aumentar las tasas de alimentación (Sridhar et al., 2009).

Los territorios de bandadas mixtas son territorios multipropósitos, dentro de los cuales adquieren los requerimientos generales de un animal: agua, alimento (necesidades fisiológicas), espacio y refugio (necesidades ambientales), aunque para algunas especies algunos requerimientos tenga mayor influencia que otros (Solomon, 1949; Bjornn, 1971; Taitt y Krebs, 1983; Mesick, 1988; Beck y Watts, 1997). Además, para estas especies representan también el espacio para anidar y conseguir alimento para los polluelos y padres durante la etapa de crianza (Munn y Terborgh, 1979).

2.3 DESCRIPCIÓN DE *Thamnomanes ardesiacus*

Conocido como Batará de garganta oscura, esta especie pertenece a la familia Thamnophilidae del orden Passeriformes. Presenta una distribución amplia, pero sólo restringida al Neotrópico, incluye a Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana francesa, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela, y se encuentra clasificado bajo la categoría de Preocupación menor por IUCN (Figura 1). Su hábitat son los bosques de tierras bajas tropicales o subtropicales llegando hasta los 1 000 msnm (Schulenberg et al., 2010).

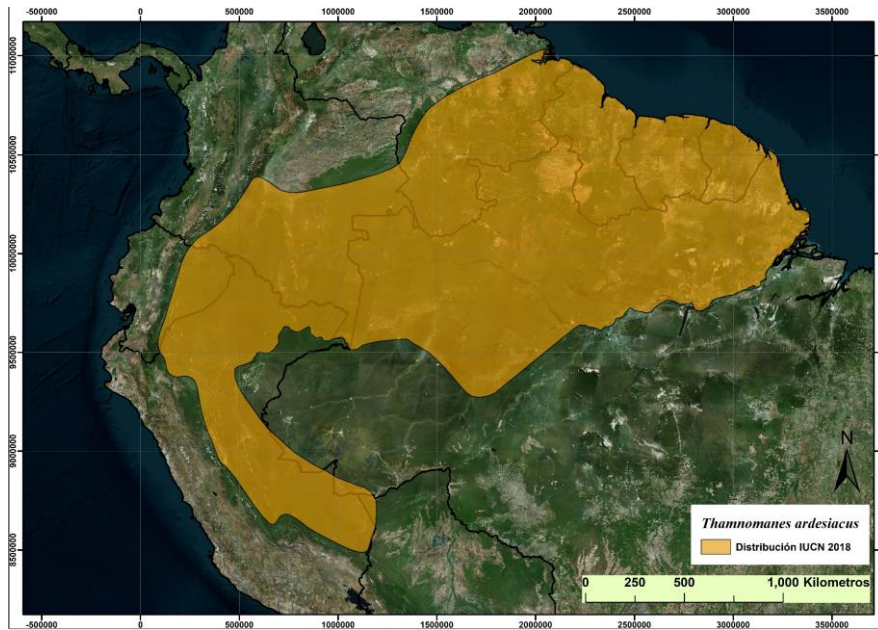


Figura 1. Mapa de distribución de *Thamnomanes ardesiacus*

Presenta dimorfismo sexual en el plumaje como en la mayoría de las especies de esta familia, el macho es predominantemente grisáceo con ligeras puntas blancuecinas en las rectrices a comparación de la hembra quien presenta plumaje pardusco (Figura 2).
Thamnomanes ardesiacus (a) Macho adulto (b) Hembra adulta

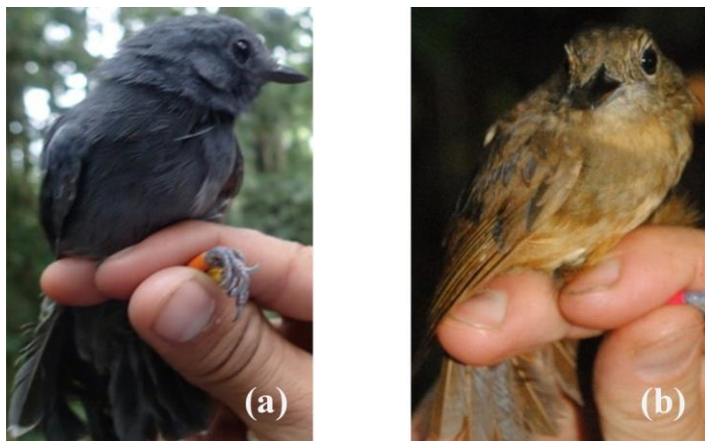


Figura 2. *Thamnomanes ardesiacus* (a) Macho adulto (b) Hembra adulta

T. ardesiacus, así como todas las especies de su género, es considerado una especie nuclear en bandadas mixtas de sotobosque de la Amazonia (Munn y Terborgh, 1979; Wiley, 1980; Powell, 1985; Tobar et al., 2003), y también es considerado especie centinela (Munn y Terborgh, 1979; Torres, 2004). Se ha registrado que *T. ardesiacus* actúa como sublíder ante la presencia de *Thamnomanes caesius* como líder; sin embargo aún en esta posición *T. ardesiacus* presenta, a comparación de *T. caesius*, vocalizaciones más repetitivas durante el coro del amanecer para fomentar la integración de la bandada y durante batallas contra otras bandadas en defensa de su territorio (Tobar et al., 2003). Munn y Terborgh (1979) señalan que *T. ardesiacus* lidera la bandada solo en ausencia de *T. schystogynus* y *T. caesius*. Munn y Terborgh (1979) y Munn (1985) encontraron que la especie líder de las bandadas de sotobosque amazónicas, es decir especies del género *Thamnomanes*, dependen en gran medida de presas que son expuestas o robadas de otros miembros de bandada.

2.4 COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO

El comportamiento agonístico es un tipo de comportamiento social que se encuentra en diferentes especies (Kudryavtseva, 2000), debido a que a menudo los recursos son limitados, e incita a individuos interesados en competir por él. Scott y Fredericson (1951) fueron los primeros en definir y usar el término “comportamiento agonístico”, el cual involucra comportamientos de ataque, amenaza, sumisión y huida cuando dos o más individuos entran en conflicto. Si bien estos comportamientos se pueden observar solos, generalmente se encuentran en secuencia, desde el inicio hasta el final de una interacción (McGlone, 1985).

Un encuentro agonístico es por lo general una exhibición de posturas que buscan aparentar ser más grandes o agresivos (comportamiento agresivo), la disputa termina cuando uno de

los individuos toma una postura de sumisión o escapa (comportamiento defensivo). Se piensa que estos comportamientos (ritualización) son favorecidos en contraste a las luchas de contacto, en los cuales ganador o perdedor resultan heridos, afectando así a su desenvolvimiento diario (Campbell, 2001).

En los encuentros de bandadas mixtas, los territorios se defienden generalmente con vocalizaciones y exhibiciones agonísticas, a veces se presentan persecuciones y suplantación y raramente lucha física (Munn y Terborgh, 1979; Gradwohl y Greenberg, 1980; Wiley, 1980; Powell, 1985). Estas interacciones resaltan por ser intraespecíficas y hasta intrasexuales (Munn 1985). Ojeda (2011) señala que *T. ardesiacus* presenta el “canto de alarma” durante encuentros con otra bandada mixta, y describe la defensa como un despliegue energético mediante una postura erguida, agresiva y desafiante en conjunto con movimientos de cabeza ascendentes y descendentes, alas y apertura de las plumas de la cola, el encuentro agonístico finaliza cuando una de las bandadas se retira, momento en el cual se define el límite.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Para comparar la intensidad del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* entre una zona con alto y otra con bajo uso dentro de su territorio, fue necesario determinar la ubicación de estas zonas, para luego visitar los territorios y a través de la reproducción del canto grabado, registrar la respuesta de *T. ardesiacus* mediante variables comportamentales en cada una de estas zonas. Cabe resaltar que las bandadas evaluadas presentaban como especie nuclear y centinela a *T. ardesiacus*, no hubo registro de otras especies del género que pudiesen desarrollar similar función en la bandada.

3.1 UBICACIÓN DEL LUGAR DE ESTUDIO

El estudio se realizó entre los 420 y 520 msnm., de la Cordillera de Pantiacolla, la cual se enmarca aproximadamente entre las coordenadas geográficas 12° 38.764' a 12° 39.522' LS y de 71°13.634' a 71°15.619' LO (Figura 3) en la provincia Manu perteneciente al departamento de Madre de Dios, al sureste de Perú entre los meses de junio y julio del 2015.

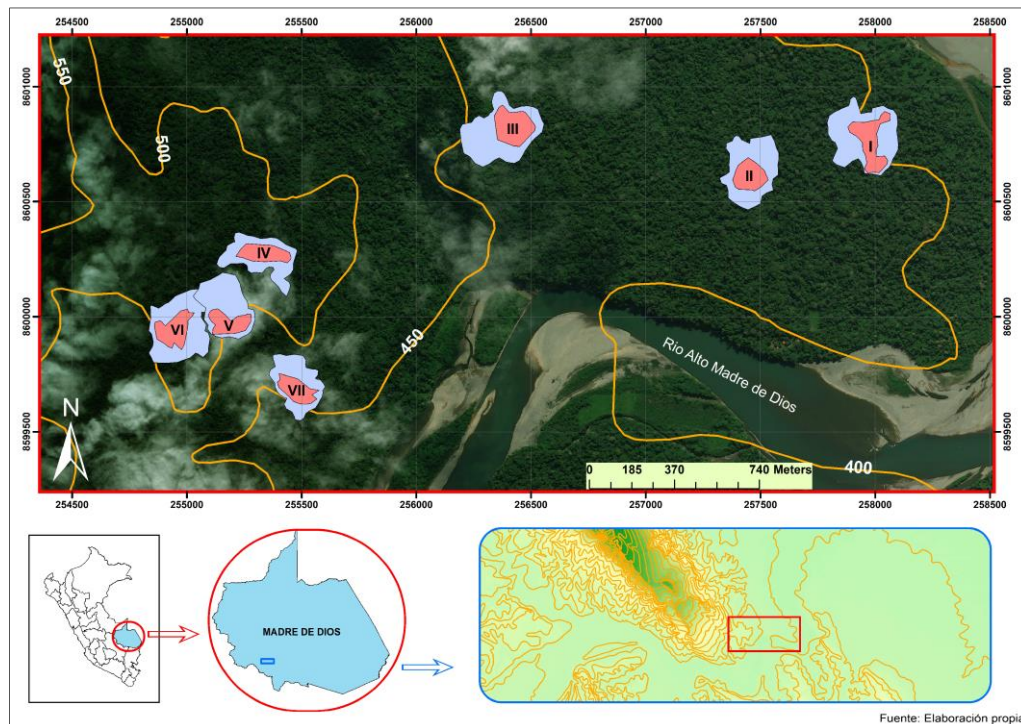


Figura 3. Mapa del lugar de estudio (Madre de Dios, Perú)

El área de estudio pertenece a la Zona de Vida: Bosque muy húmedo Pre-montano Tropical (bmh-PT) según el sistema Holdridge (Holdridge 1967), y no presentó alteraciones antrópicas.

3.2 ELABORACIÓN DE MAPAS: DETERMINACIÓN DE LAS ZONAS A Y B DENTRO DE LOS TERRITORIOS

Se trabajó con siete bandadas mixtas de sotobosque que contaban con un registro previo por medio del seguimiento, del uso de sus territorios. Esta información fue brindada por el proyecto “Ecología, hábitat, y distribución de bandadas mixtas de aves del sotobosque” (2013-2016), donde se aplicó la metodología usada por Martínez y Gomez (2013) que consiste en visitar a las bandadas antes del amanecer, para poder ubicarlas desde el inicio de sus recorridos diarios. Luego, mediante observación visual seguir a la bandada, y registrar con un dispositivo GPS la ubicación de la bandada cada veinte minutos y su composición de especies en intervalos de treinta minutos durante el mismo día. Los seguimientos se realizaron aproximadamente hasta las 17:00 horas, momento en el cual las bandadas regularmente terminan su recorrido y se dirigen a sus dormideros. El promedio de horas de seguimiento para cada bandada fue de 36 horas (12 horas durante 3 días). La identificación visual de cada bandada e individuo en el campo se facilitó mediante el anillado con diferentes colores.

Las zonas con mayor y menor frecuencia de uso, llamadas zonas A y B en adelante, fueron brindadas por el proyecto antes mencionado. Dichas zonas fueron estimadas por medio de la densidad de Kernel (KDE), el cual fue procesado usando el Sistemas de Información Geográfica ArcGIS 10.5).

Para el presente estudio, el KDE al 50 por ciento corresponde al área donde hay un 50 por ciento de probabilidad de muestreo de los datos (punto GPS de las bandadas en cada lugar de avistamientos, sin dar importancia al número de individuos). En otras palabras, es el área en el rango de hogar (territorio) donde habría una probabilidad del 50 por ciento de encontrar a la bandada nuevamente. El cálculo de la zona con mayor uso (A) fue calculada mediante la creación de un polígono usando los puntos externos resultantes de la densidad de Kernel.

estimadas del individuo focal con respecto al sistema parlante usando una grabadora digital portable (TASCAM DR 07 MKII) la cual se posicionó a 0.5 metros del nivel del suelo y una grabadora de voz de mano (OLYMPUS VN-712PC) con la cual el observador describió el comportamiento. El tiempo de espera para realizar una siguiente reproducción en una bandada fue mayor a los tres días luego de haber realizado el primero en la misma bandada.

Para la elección de las variables comportamentales se usó como referencia las variables usadas por Martin et al. (1996), Develey y Stouffer (2001), y Martin y Martin (2001), y se seleccionó las variables más significativas y convenientes a usar que se adapten mejor a la descripción del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* (Tabla 1).

Se establece que a una alta intensidad de comportamiento agonístico le corresponde una latencia de respuesta vocal baja, distancia mínima baja, y una alta y positiva variación del número de vocalizaciones.

Tabla 1: Variables del estudio

	Variables	Definición	Indicador
Variable independiente	Zonas de un territorio	Zona A: lugar dentro de un territorio de bandada mixta con mayor frecuencia de uso (KDE 50%)	puntos GPS
		Zona B: lugar dentro de un territorio de bandada mixta con menor frecuencia de uso (fuera de KDE 50%)	
Variable dependiente	Latencia	Tiempo que se demoró el individuo focal en responder vocalmente al estímulo durante el tiempo POST	segundos
	Distancia mínima	Acercamiento del individuo focal al parlante en respuesta al estímulo durante el tiempo POST	metros
	Vocalizaciones	Diferencia numérica entre las vocalizaciones que el individuo focal emitió como respuesta al estímulo durante el tiempo POST y el tiempo PRE	variación del número vocalizaciones

3.3.1.1 Etapa preliminar

Esta etapa se estableció para descartar la influencia de efectos fortuitos de la grabación emitida; es decir, para confirmar que los individuos responden a la reproducción por tratarse del canto de su especie, y no por ser un sonido cualquiera emitido a un determinado nivel de decibeles el cual llamase también su atención. Para ello se comparó los resultados obtenidos de las reproducciones durante la etapa de comparación entre las zonas A y B (sección 3.3.1.2) versus los datos obtenidos a partir de una tercera visita a cada bandada donde a diferencia de los ya mencionados, el audio reproducido fue ruido

blanco, usando el mismo nivel de decibelios (75 Db) y frecuencia de la grabación de los cantos (11 segundos/ruido).

3.3.1.2 Etapa de comparación entre zonas A Y B

Una vez corroborado durante la etapa preliminar la efectividad de la grabación de *T. ardesiacus*, se procedió a analizar la intensidad del comportamiento agonístico en las zonas A y B a través de las variables comportamentales. Para las visitas fue necesario el uso de los mapas obtenidos a partir de la estimación de densidad de Kernel, que junto al uso de un dispositivo GPS Garmin 62cs, sirvieron para la correcta ubicación dentro de las zonas a evaluar.

Es así como se realizó para el presente estudio un total de 21 reproducciones, siete de ellas usando el canto grabado de *T. ardesiacus* en la zona A, siete en la zona B (etapa de comparación de zonas) y siete usando ruido blanco (etapa preliminar) como estímulo.

3.3.2 Análisis de datos

Para el análisis estadístico de los datos, primeramente, se trasladó y ordenó cada observación de las grabaciones hacia cuadros en Microsoft Excel 2016. Cada observación fue registrada junto a información sobre: fecha, hora de inicio y final del procedimiento, bandada (I, II, III, IV, V, VI VII), zona (zona A o zona B), estímulo (canto o ruido blanco), tiempo en segundos del registro, detección (auditiva o visual) y distancia al parlante.

Seguido a esto, se empleó los diagramas caja y bigotes para analizar la dispersión, simetría y mediana de las variables para cada etapa. Asimismo, los datos de cada variable de ambas etapas fueron comparados a través de pruebas Wilcoxon para datos pareados. La prueba de Wilcoxon se define a continuación:

$$W^+ = \sum_{z_i > 0} R_i$$

Donde:

R_i : suma de rangos correspondientes a los valores positivos de z_i

z_i : diferencia entre de las observaciones

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el programa IBM SPSS Statistics, versión 23.

IV. RESULTADOS

Los resultados obtenidos se presentarán a continuación divididos en tres secciones. En la primera sección se presentan los mapas por cada bandada, donde se muestran las zonas A y B de cada territorio. En la segunda sección se compara el comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* en respuesta a su canto y a la del ruido blanco. En la tercera sección se compara el comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* en las zonas A y B.

4.1 MAPAS DE LAS ZONAS A Y B DE LOS TERRITORIOS DE LAS BANDADAS MIXTAS

Se obtuvieron los tamaños totales de los siete territorios, así como los tamaños y disposiciones de sus respectivas zonas A y B. A continuación, en la Figura 5, se muestra en mapa la distribución de los territorios utilizados por cada una de las bandadas de *T. ardesiacus* en la zona de estudio.

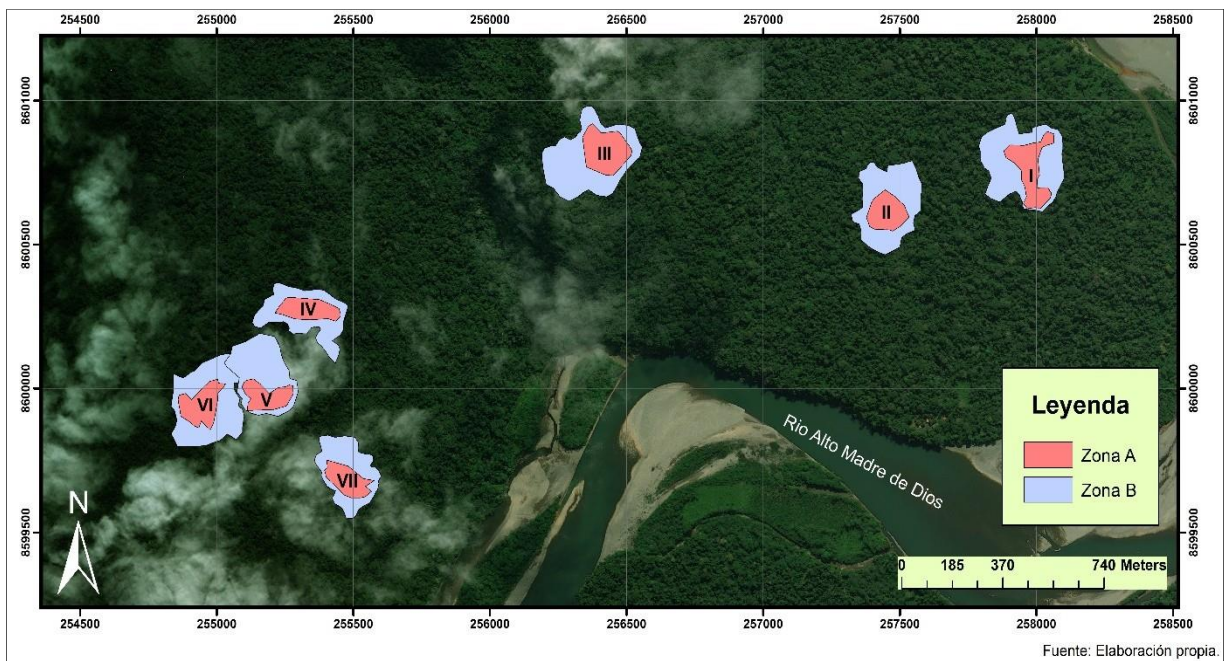


Figura 5. Mapa de la distribución de las bandadas en el lugar de estudio

Los tamaños estimados obtenidos de los territorios utilizados por las bandadas fueron: 7.35 ha (Bandada I), 5.87 ha (Bandada II), 7.26 ha (Bandada III), 4.67 ha (Bandada IV), 5.12 ha (Bandada V), 6.75 ha (Bandada VI) y 4.38 ha (Bandada VII).

Tabla 2: Tamaños de territorio de las bandadas mixtas de sotobosque

	Zona A (Mayor uso)		Zona B (Menor uso)		Territorio total
	hectáreas	porcentaje	hectáreas	porcentaje	hectáreas
Bandada I	1.68	22.83%	5.67	77.2%	7.35
Bandada II	1.49	25.31%	4.39	74.7%	5.87
Bandada III	2.19	30.08%	5.08	69.9%	7.26
Bandada IV	1.40	29.93%	3.27	70.1%	4.67
Bandada V	1.32	25.76%	3.80	74.2%	5.12
Bandada VI	1.64	24.31%	5.11	75.7%	6.75
Bandada VII	1.30	29.70%	3.08	70.3%	4.38

Los tamaños de las zonas A y B con respecto al territorio total, presentaron poca variación, siendo el rango porcentual de las zonas A entre 22.83 y 30.08 por ciento, y el de las zonas B entre 69.9 y 77.2 por ciento del territorio total (Tabla 2: Tamaños de territorio de las bandadas mixtas de sotobosque. Tal como reflejan estos datos, las bandadas estarían usando por más tiempo un espacio no mayor al 30 por ciento de su territorio (2 ha aproximadamente). A continuación, se presenta los mapas de los territorios pertenecientes a las siete bandadas, en los cuales se muestran la ubicación y disposición de las zonas A y B. El registro de las coordenadas UTM (19L) usadas para la elaboración de dichos mapas se muestra en los anexos.

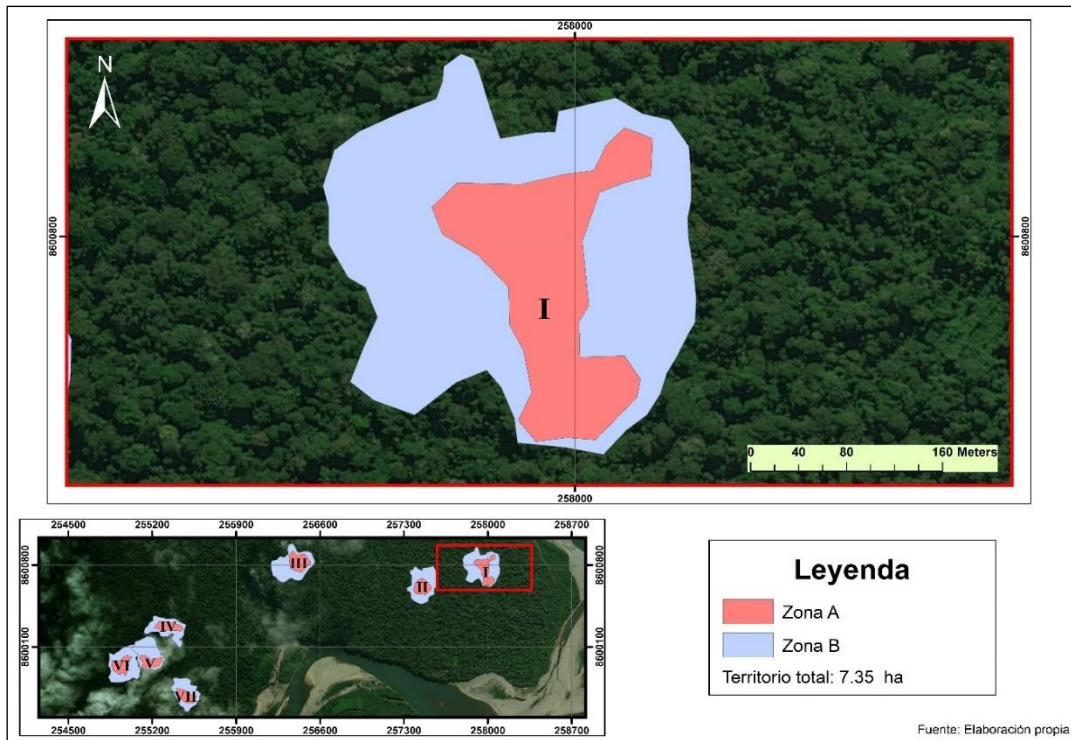


Figura 6. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada I

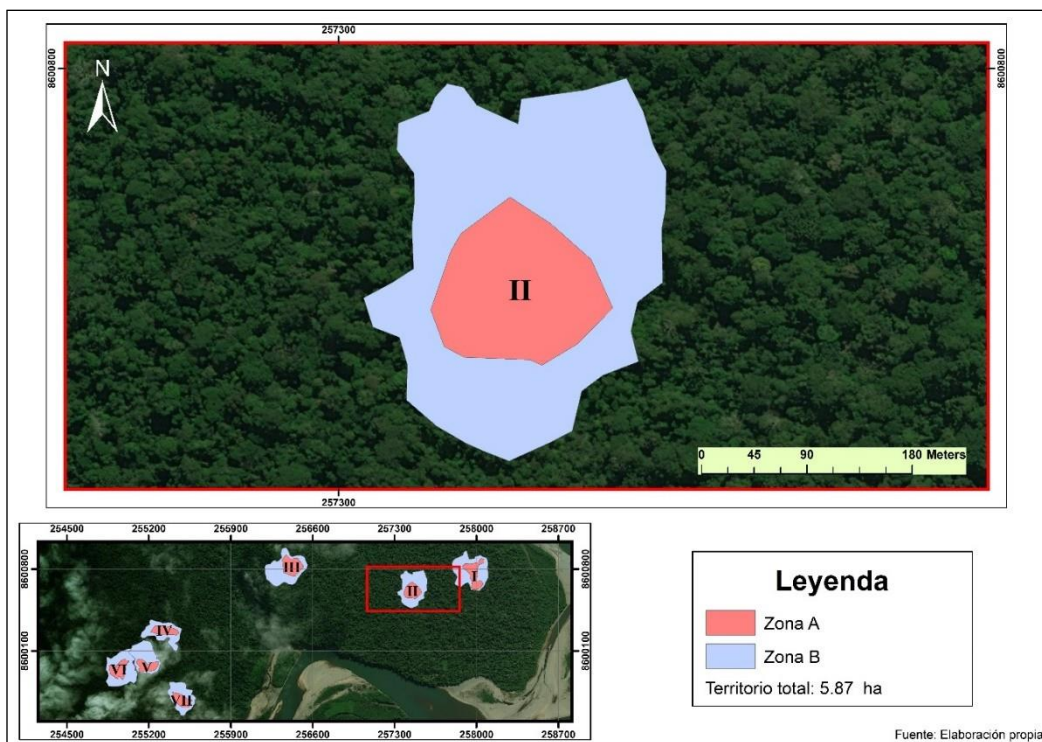


Figura 7. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada II

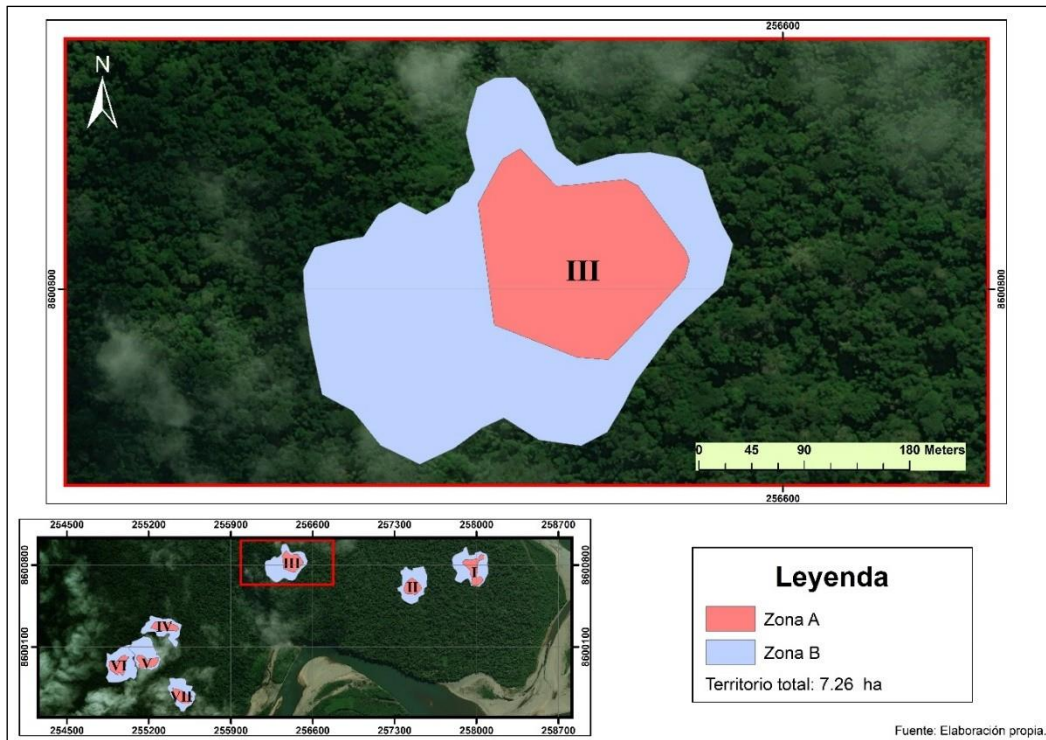


Figura 8. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada III

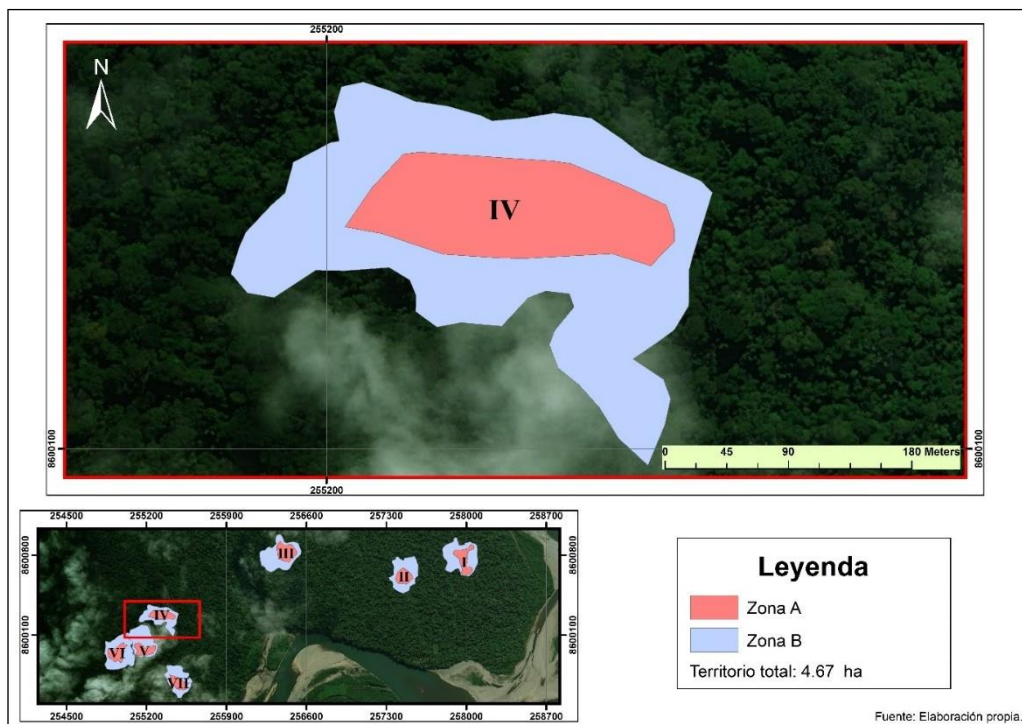


Figura 9. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada IV

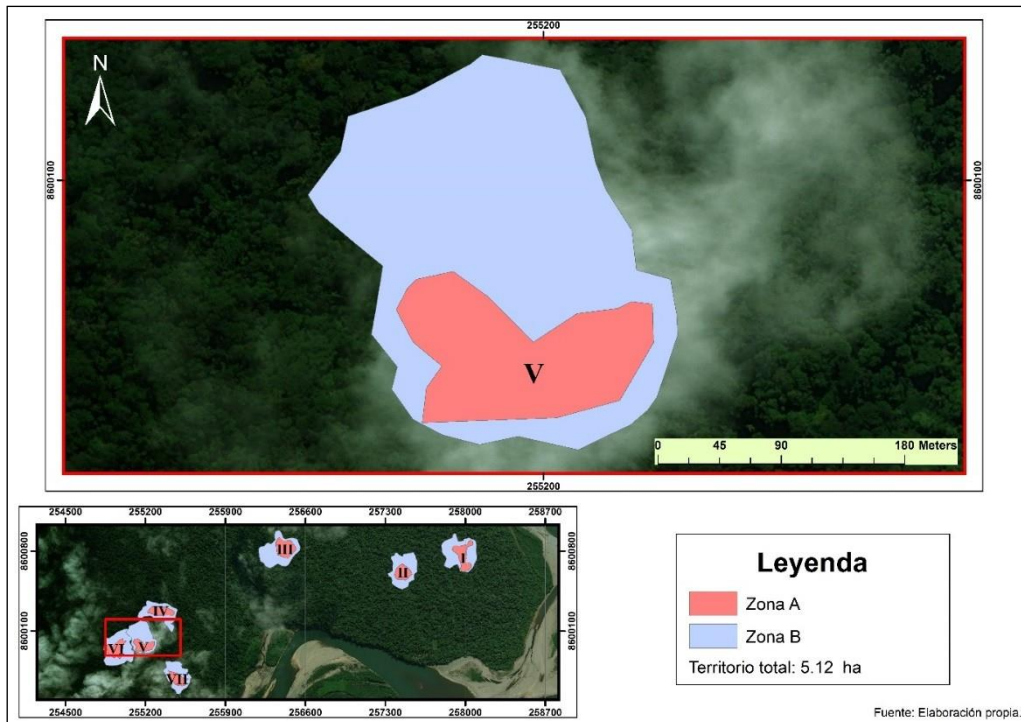


Figura 10. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada V

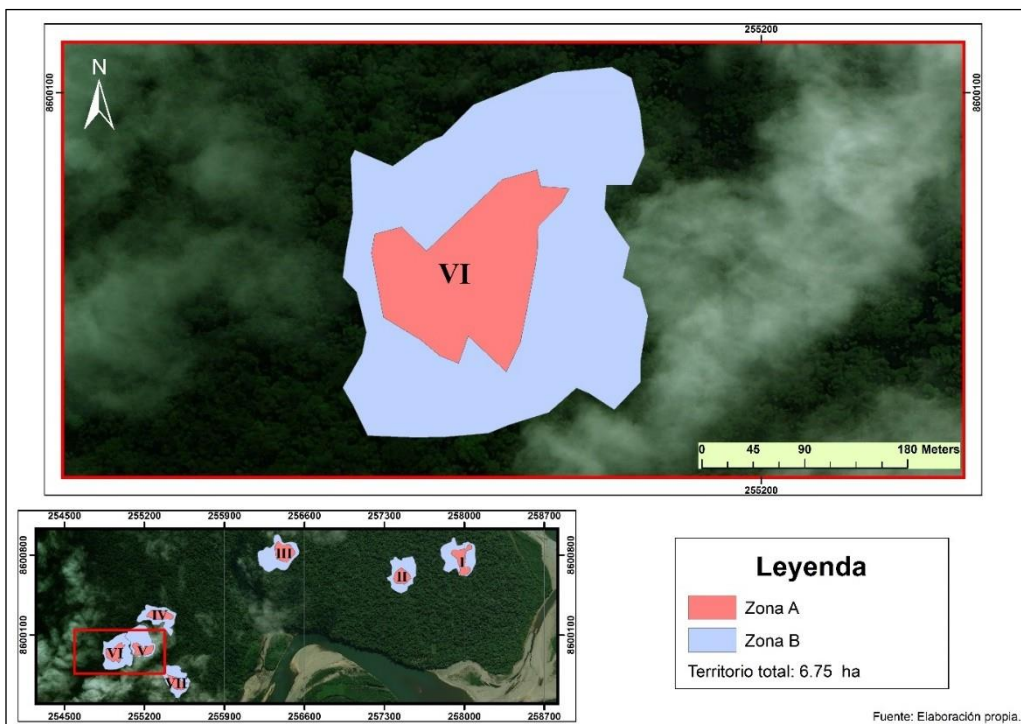


Figura 11. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada VII

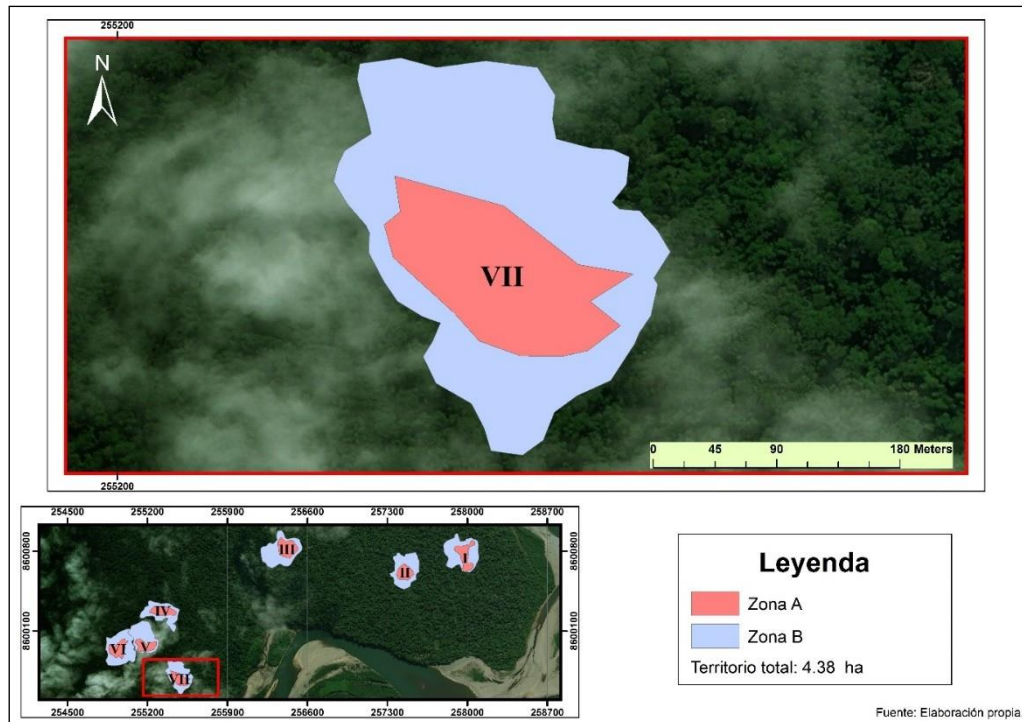


Figura 12. Mapa de las zonas A y B del territorio de la Bandada VII

4.2 ETAPA PRELIMINAR

Se presentan a continuación las cajas-bigotes correspondientes a las reproducciones de canto y ruido blanco de las siete bandadas para las tres variables.

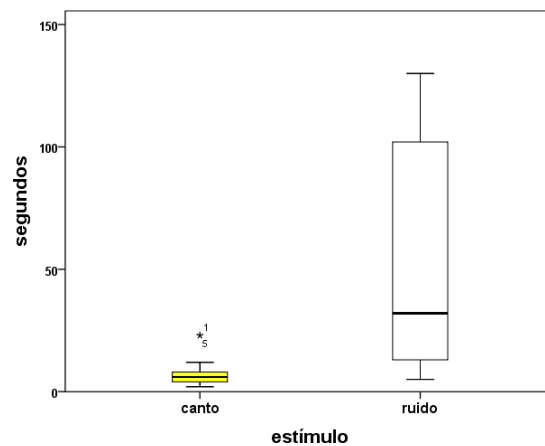


Figura 13. Cajas correspondientes a Latencia durante la etapa preliminar (n=7)

Mediante la Figura 13 se observa que *T. ardesiacus* responde considerablemente más rápido ante la reproducción de su canto grabado (Md: 6 segundos) que al ruido blanco

(Md: 32 segundos), siendo además los tiempos de respuestas al canto menos variantes entre sí, lo que demuestra un interés muy similar por parte de todas las bandadas. Por otro lado, bajo observación en campo, los valores bajos de Latencia frente a ruido blanco, si bien corresponden a vocalizaciones hechas luego de iniciar el estímulo, estas no necesariamente eran en respuesta al ruido blanco.

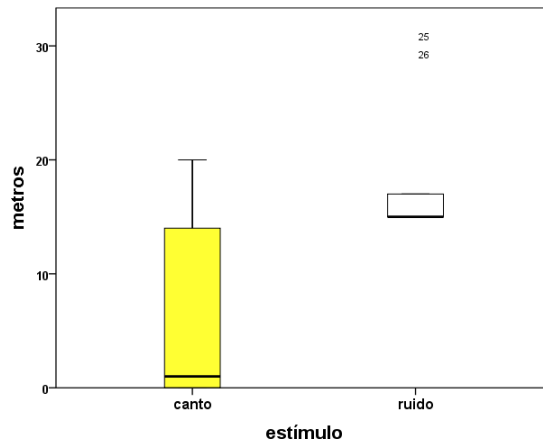


Figura 14. Cajas correspondientes a Distancia mínima durante la etapa preliminar (n=7)

Con respecto a la variable Distancia mínima, y considerando que las reproducciones se realizaron desde una distancia entre los 15 a 20 metros, se observa que frente al canto la mitad de los casos *T. ardesiacus* avanzó a escasos metros del parlante y algunas veces sobre este mismo (Md: 1 metros). Por otro lado, lo representativo de los valores frente al ruido blanco fue que no existió acercamiento, registrándose permanencia o distanciamiento con respecto al parlante (Md: 15 metros) (Figura 14).

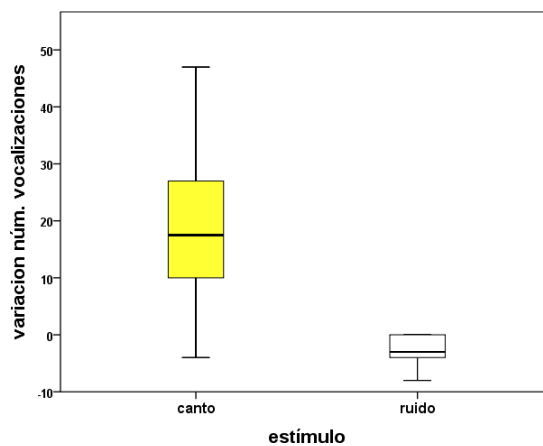


Figura 15. Cajas correspondientes a Vocalizaciones durante la etapa preliminar (n=7)

Con relación a la variación del número de vocalizaciones antes y luego del estímulo (Md: 17.5 y -3 vocalizaciones) se obtuvo que, frente al canto los individuos aumentaron su número de vocalizaciones, mientras que frente al ruido blanco la tendencia fue principalmente a disminuirlo, presentando así diferencias numéricas negativas (Figura 15).

Los resultados obtenidos a partir de las pruebas Wilcoxon para datos pareados a un nivel de significancia de 0.05 mostraron que, existe diferencia estadística significativa entre los estímulos del canto y ruido blanco para las tres variables. Siendo $p=0.03$ para Latencia, $p=0.04$ para Distancia mínima, y $p=0.01$ para Vocalizaciones, resultados que coinciden y respaldan lo mostrado anteriormente en las gráficas.

4.3 ETAPA DE COMPARACIÓN ENTRE ZONAS A Y B

Se presentan a continuación las cajas-bigotes correspondientes a las reproducciones de canto en las zonas A y B de las siete bandadas para las tres variables.

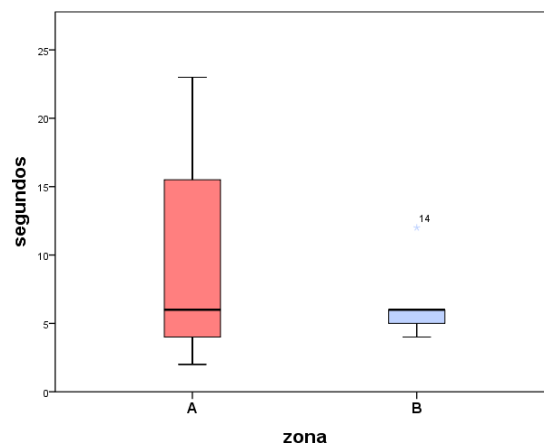


Figura 16. Cajas correspondientes a Latencia durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)

Para la variable Latencia en la Figura 16, se observa que, aunque los tiempos de demora en responder sean más variables en la zona A en comparación a la zona B, ambas muestras presentan medianas iguales a seis. Hubo dos valores de latencia visiblemente diferentes dentro de las catorce obtenidas, aunque estas fueron dadas en situaciones distintas entre sí. Una fue dada por *T. ardesiacus* de la bandada I en la zona A (23 s), durante este procedimiento se observó un comportamiento notablemente menos agresivo a comparación de todas las otras reproducciones de cantos. Por otro lado, la otra latencia alta fue registrada en la bandada III; sin embargo, la respuesta integral fue una de las más exaltadas.

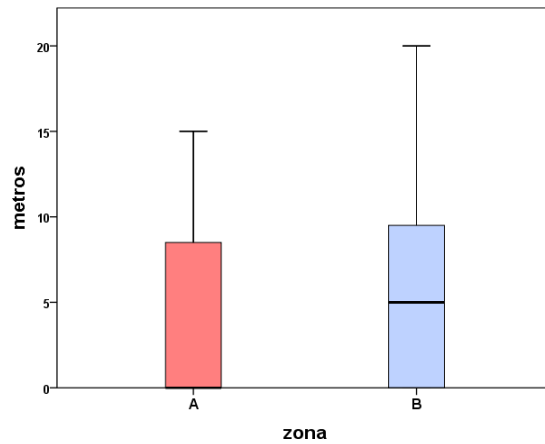


Figura 17. Cajas correspondientes a Distancia mínima durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)

En cuanto a la variable Distancia mínima (Figura 17) se advierte un rango intercuartil similar entre las zonas A y B (15 y 14 respectivamente) aunque con medianas diferentes (Md:0 y 5 respectivamente). En su mayoría para ambas zonas los individuos focales se acercaron al menos a 5 metros. Se observa una tendencia de *T. ardesiacus* a acercarse a cero metros, algunas veces esto significó que el individuo pasara por encima del parlante en búsqueda del emisor.

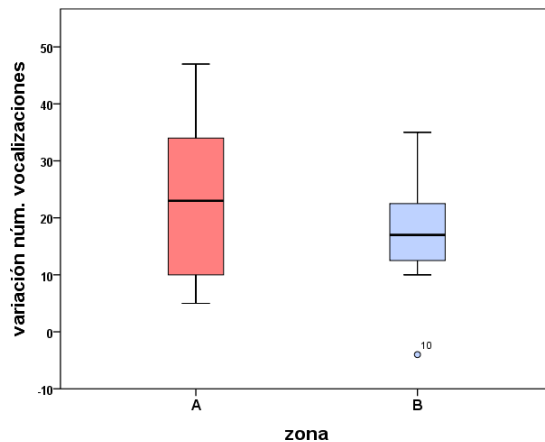


Figura 18. Cajas correspondientes a Vocalizaciones durante la etapa de comparación entre zonas (n=7)

Con respecto a la variable Vocalizaciones (Figura 18), a excepción del caso ya mencionado de la bandada I en la zona A, todas las bandadas mostraron un aumento de las vocalizaciones en ambas zonas. Estas variaciones se muestran más contundentes en la zona A (Md: 23 vocalizaciones) que en la zona B (Md: 17 vocalizaciones). Cabe resaltar que *T. ardesiacus* respondió mediante diferentes tipos de vocalizaciones, sobretodo de cantos prolongados y llamados. En algunas visitas el individuo usó mayoritariamente cantos, y en

otros lo que predominó fueron insistentes llamados cortos, e inclusive en algunos casos los cantos prolongados eran con un tono más gruñón y bajo un comportamiento más agresivo.

Las pruebas Wilcoxon para datos pareados a un nivel de significancia de 0.05 mostraron que no existe diferencias estadísticas entre el comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* manifestado a través de las tres variables manejadas. Siendo $p=0.397$ para Latencia, $p=0.753$ para Distancia mínima, y $p=0.344$ para Vocalizaciones.

4.4 OBSERVACIONES ADICIONALES

- Durante la recolección de datos se tuvieron que obviar bandadas en las que *T. ardesiacus* había entrado en reproducción. Se observó que los individuos de estas bandadas restringen su área de movimiento alrededor del nido, y se acoplan a su bandada mediante llamados cortos y repetitivos cuando ésta pasaba cerca, siendo los machos los que usualmente se permitían alejarse más del nido, pero llegando a no más de 150 metros.
- Durante los recorridos en el lugar de estudio, se halló de manera fortuita un encuentro entre bandadas mixtas, en la cual llamo la atención el enfrentamiento de dos individuos hembras de *T. ardesiacus* las cuales luego de una exposición agresiva mediante vocalizaciones repetitivas, tuvieron un encuentro en el aire a 5 metros de altura aproximadamente donde mediante aleteos (¿y ataques con las patas?) se agredieron físicamente una a otra, todo esto mientras descendían girando en una especie de remolino.

V. DISCUSIÓN

5.1 TERRITORIOS DE LAS BANDADAS MIXTAS

Como resultado de aproximadamente 36 horas de seguimiento a cada bandada, los tamaños de territorio obtenidos variaron entre 4.38 y 7.35 hectáreas, similares resultados fueron encontrados en *T. ardesiacus* en Madre de Dios (Perú) por Williams (2017) quien registró territorios de 5.08 a 6.74 ha, mientras que Munn y Terborgh (1979) calcularon 8 ha para un territorio. Por otro lado, en Guyana Francesa, Jullien y Thiollay (1998) obtuvieron un rango de territorio de 3.2 a 14.3 ha. En este estudio se encontró que *T. ardesiacus* utiliza entre el 22.8 y el 30.0 por ciento del total de su territorio para realizar sus actividades diarias. Bajo el mismo método Williams (2017) obtuvo resultados semejantes para territorios de *T. ardesiacus* que van del 30.3 al 38.8 por ciento.

Según la teoría de defensa económica de Jerram Brown (1964) la defensa de un recurso es justificada solo si los beneficios de obtenerlo son mayores a los costos de conseguirlo o mantenerlo. Frente a este escenario, surgen las primeras preguntas: ¿En función a qué recursos se reflejan los beneficios en la defensa de *T. ardesiacus* dentro de una bandada mixta de sotobosque? ¿Dónde se encuentran distribuidos dichos recursos en su territorio? ¿Cuándo hace uso de estos recursos? A continuación, se analizarán los requerimientos de *T. ardesiacus*, y como se plantean bajo la teoría general de Brown, basándose en términos de competencia y defensa económica dentro de un territorio multipropósito.

Uno de los recursos evidentes y frecuentemente usados por *T. ardesiacus* es el alimento. Por ello, las zonas de forrajeo y el desplazamiento de las bandadas son determinados por *T. ardesiacus* (Williams, 2017). Como se sabe, las bandadas mixtas de sotobosque se caracterizan por presentar especies casi exclusivamente insectívoras; de hecho, las formas en las que buscan y obtienen las presas son específicas para insectos. Cabe resaltar que cada especie posee un nicho alimenticio diferente sin promover la competencia interespecífica, pudiendo haber especies que forrajean entre hojas muertas, cortezas, ramas pequeñas muertas o vivas, o troncos de árboles, o atacan presas en formas especiales, además que cada especie consigue su comida a diferentes alturas (Greenberg, 2000). Con respecto a la competencia intraespecífica, ésta se limita a la pareja o familia de *T.*

ardesiacus. Si bien una de las teorías más aceptadas que explica los beneficios de formar una bandada mixta es el forrajeo, los insectos no son considerados fuente de alimento escaso y/o distribuido irregularmente, aunque en época lluviosa su abundancia aumenta (English, 1998). A pesar de esto, se entiende que la abundancia tiende a aumentar por igual en todo el espacio, por lo que el alimento no debería ser considerado un factor que restringe el uso del territorio mayormente en las zonas centrales, y tampoco el recurso por el cual se forman territorios, al menos no mediante causas próximas.

La cobertura sin dudar es otro recurso que el hábitat le brinda a *T. ardesiacus* y a su bandada contra depredadores como los del género *Accipiter* y *Micrastur* (Wiley, 1980; Powell, 1985; Ojeda, 2011). La existencia de territorios fijos es un factor que aumenta la eficiencia de la cobertura ya que la bandada conoce tanto las zonas que brindan mayor protección como los lugares con alta incidencia de depredadores para evitarlos (Moynihan, 1962). La cobertura vegetal también representa un importante recurso de los dormitorios del grupo, los cuales debido a su densidad de lianas y enredaderas aumenta la impenetrabilidad a la zona.

La reproducción y todo lo involucrado para su éxito, *T. ardesiacus* lo obtiene dentro del territorio de la bandada. Ya que existe parejas estables por especie nuclear, *T. ardesiacus* no presenta competencia por conseguir pareja reproductiva. Los espacios para la nidificación, y cobertura vegetal que necesitan durante la etapa de incubación y crianza de polluelos lo obtienen cerca de la zona del nido. Aunque no mantienen la cohesión con la bandada para la búsqueda de recursos alimenticios como en otras épocas, el alimento lo estarían consiguiendo de los alrededores del nido, y eventualmente cada vez que se unen a la bandada cuando ésta pasa cerca al lugar de nidificación.

Con respecto al espacio, según estudios previos, los tamaños de los territorios de bandadas mixtas de sotobosque son muy variados, inclusive dentro de una misma localidad. Sin embargo, no se sabe qué factores estarían influyendo en la determinación del tamaño de territorios, pudiendo ser el tamaño de la bandada, la diferencias entre las competitividades para la lucha de los integrantes de la bandada, la calidad del hábitat, entre otros. Uno de los tamaños de territorio más pequeños registrados fue el descrito por Jullien y Thiollay (1998) el cual fue de 3.2 hectáreas. Esto indica que en este espacio una bandada mixta puede encontrar los recursos necesarios para sobrevivir, al menos en las cantidades o dimensiones mínimas necesarias.

Una vez revisado los requerimientos necesarios para *T. ardesiacus*, se puede decir que no hay evidencias que relacionen algún recurso a un área específica, o la proporción en que lo encuentran. Es decir, que tanto en el centro (mayor uso - zona A) como en la periferia (menor uso - zona B) *T. ardesiacus* puede obtener los recursos necesarios durante su vida, sin existir diferencia de la cantidad o calidad de un recurso en algún área determinada.

Frente a esto, y con respecto a la defensa sus territorios, surge el cuestionamiento del por qué *T. ardesiacus* defiende territorios durante todo el año, si aparentemente no existe tal escasez de recursos que lo justifique. El presente estudio plantea que para comprender la razón de esta defensa territorial conviene justificarla a través de dos enfoques, viéndolo como individuo de la especie *T. ardesiacus* y como miembro de bandadas mixtas de sotobosque. La primera involucra las dos condiciones que un individuo de *T. ardesiacus* puede ser encontrado: residente o flotador. El único recurso que un individuo sin territorio (flotador) no puede tener acceso a pesar de poseer cualidades para la supervivencia, así como en otras especies con grandes territorios (Brown, 1964), es la oportunidad de aparearse y nidificar. La eficacia biológica llega entonces a ser un determinante en la dinámica de esta población. El segundo enfoque ve a estos individuos como parte de una bandada mixta de sotobosque. Esta compleja asociación brinda básicamente a sus miembros, un incremento en la eficiencia del forrajeo y seguridad ante predadores, beneficios que no pueden ser obtenidos si se tratasen de individuos independientes.

5.2 ETAPA PRELIMINAR

Los resultados indican claramente que la intensidad del comportamiento agonístico de *T. ardesiacus*, reflejado en las tres variables comportamentales, es mayor frente a la reproducción de su canto grabado que frente al ruido blanco, ambos estímulos emitidos por el mismo sistema parlante y bajo el mismo procedimiento.

- Latencia

De acuerdo con la gran diferencia de medianas (6 y 32 segundos) y un p-valor obtenido de Wilcoxon para datos pareados (0.03), *T. ardesiacus* no responde a los pocos segundos al ruido blanco, como si lo hace frente a su canto grabado.

- Distancia mínima

Comparando las medianas (1 y 15 metros) y el p-valor obtenido de Wilcoxon para datos pareados (0.04), *T. ardesiacus* no se acerca al parlante al escuchar el ruido blanco, y por el contrario tiende a alejarse.

- Vocalizaciones

Según la diferencia de medianas (17.5 y -3 vocalizaciones) y el p-valor obtenido de Wilcoxon para datos pareados (0.01), *T. ardesiacus* aumenta significativamente el número de vocalizaciones, mientras que frente al ruido blanco dicho número tiende a disminuir.

En síntesis, *T. ardesiacus* responde de manera rápida, interesada y enérgica frente a la reproducción de su canto grabado, e ignora el ruido blanco. Entonces, la etapa preliminar sirvió para confirmar que *T. ardesiacus* responde a la grabación por tratarse del canto de su especie y representar una amenaza de invasión, y no por ser un sonido cualquiera (ruido blanco) el cual llamase también su atención. Por lo tanto, el estímulo reproducido con su canto es honesto y válido.

5.3 COMPARACIÓN ENTRE ZONAS MAYOR USO (A) Y MENOR USO (B)

A continuación, se discutirá el comportamiento agonístico de *T. ardesiacus* en las zonas A y B a través de las tres variables comportamentales establecidas.

- Latencia

Según la igualdad en las medianas (6 s) y el p-valor obtenido de la prueba Wilcoxon para datos pareados (0.397), *T. ardesiacus* responden con una rapidez muy similar a la reproducción de su canto como parte de la defensa tanto en zonas con mayor (A) y menor uso (B).

- Distancia mínima

Las medianas obtenidas de las zonas A y B fueron 0 y 5 m respectivamente, asimismo el p-valor de Wilcoxon para datos pareados fue de 0.753, por lo que *T. ardesiacus* se acerca en busca del intruso por igual como parte de la defensa en zonas con mayor (A) y menor uso (B).

- Vocalizaciones

Hubo siempre un incremento del número de vocalizaciones. Al comparar estas variaciones mediante Wilcoxon para datos pareados se obtuvo un p-valor de 0.344, lo que daría un igual incremento del número de vocalizaciones frente a la reproducción de su canto como parte de la defensa en zonas con mayor (A) y menor uso (B).

En resumen, se observa mediante la comparación de las tres variables comportamentales, que *T. ardesiacus* estaría defendiendo por igual ambas zonas de su territorio, aunque estas no sean utilizadas con la misma frecuencia.

Si no hay evidencia que los beneficios obtenidos a través de los recursos que le ofrece el hábitat a *T. ardesiacus* en las zonas centrales sean mayor que en zonas periféricas (distribución uniforme de recursos) (sección 5.1), entonces ¿Por qué *T. ardesiacus* permanece mayor tiempo en zonas centrales? Como ya se vio, las respuestas no son tan evidentes como se esperaría. La hipótesis que este estudio plantea se basa en una estrategia para la defensa del territorio y promover una vigilancia máxima.

Ya que las zonas con mayor uso se encuentran en el centro, y debido a las potenciales invasiones de bandadas vecinas se sospecha que desde esta posición central la bandada presentaría una vigilancia mejor distribuida en todas las direcciones hacia las zonas limítrofes, tal como lo ilustran Jullien y Thiollay (1998) (Figura 19), donde se observa que todas las confrontaciones durante su estudio tuvieron lugar en los bordes de los territorios. Quizás debido a que, si una bandada pasara demasiado tiempo en los bordes, el extremo opuesto del territorio se encontraría vulnerable a posibles invasiones por bandadas vecinas, y para evitar tal descuido debería patrullar frecuentemente toda la periferia para detectar cualquier presencia invasora, esto estaría reflejado en un mayor costo de mantenimiento del territorio, sin un incremento de beneficios en comparación de controlar el territorio desde la zona central.

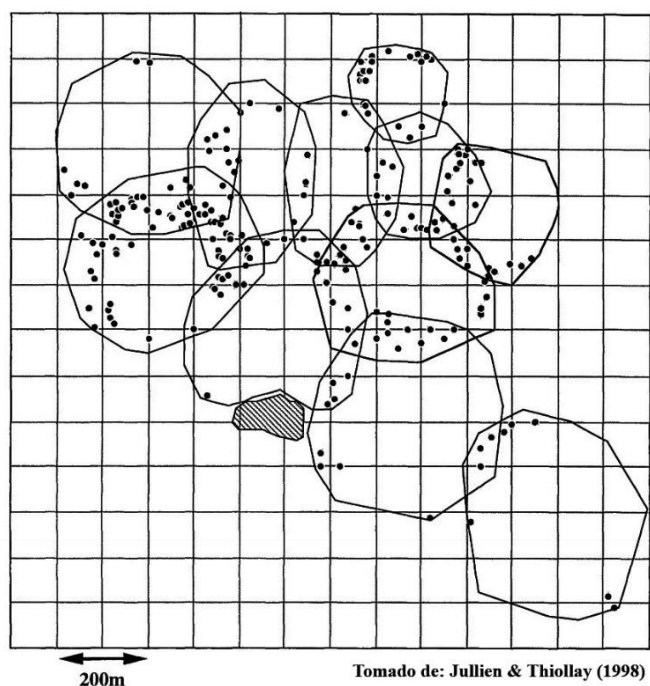


Figura 19. Ilustración tomada de Jullien & Thiollay (1998), que muestra la distribución espacial observada de las confrontaciones territoriales entre 11 bandadas en estudio (n=223) con sus respectivos territorios.

Relacionando la idea de una distribución uniforme de recursos y la teoría de la defensa económica, se tendría hasta este punto una intensidad de defensa igualada en zonas centrales y periféricas debido a que los costos de defensa por mantener la integridad del territorio y los beneficios obtenidos a través de los recursos sería el mismo en todo el territorio. Sin embargo, ¿Esta explicación sería la que mejor explique las causas de lo obtenido? ¿Considera la teoría de Brown la interacción entre dos o más bandadas vecinas? A continuación, se presenta la explicación alterna y que probablemente mejor explique y se adapte a los resultados.

Como explicación alterna al resultado del objetivo general de esta investigación, y respondiendo a ¿Por qué *T. ardesiacus* defiende por igual ambas zonas? ¿Por qué asume un alto costo de defensa en zonas con bajo uso? Se plantea el enfoque de la teoría de los discos elásticos propuesto por Julian Huxley (1934) para explicar la igualdad de intensidad de defensa.

Bajo el enfoque de Huxley, el número de territorios de bandadas mixtas de sotobosque en el lugar de estudio, se acercaría al postulado bajo un estado de capacidad de carga y por lo tanto también cerca al tamaño mínimo de estos territorios, debido a la alta densidad de territorios, la alta presión y constantes enfrentamientos por espacio entre bandadas vecinas.

Para la explicación de los aspectos a considerar que llevan a pensar en la cercanía a dicho estado, es conveniente citar a Martínez et al. (2017) quienes trabajaron en la misma localidad de estudio de esta investigación, donde mediante un mapa de los territorios de bandadas mixtas de sotobosque se logra apreciar la cercanía y superlapiamiento entre bandadas vecinas (Figura 20)

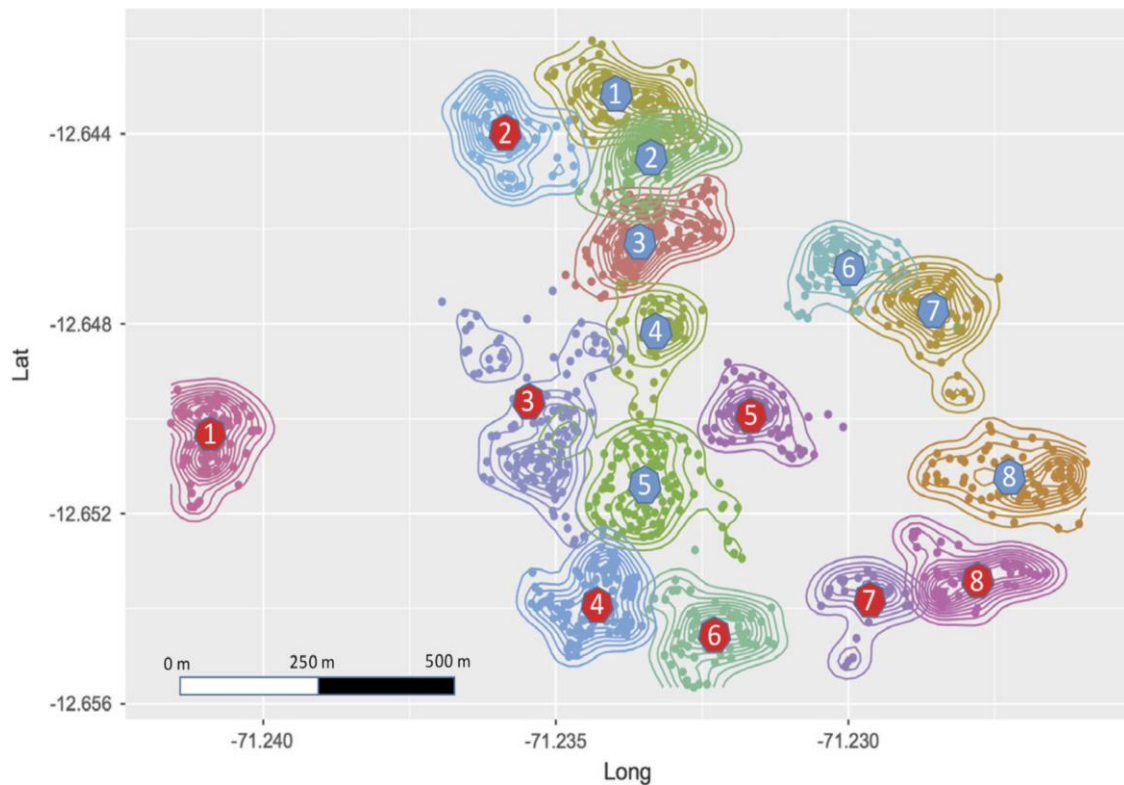


Figura 20. Ilustración tomada de Martínez et al. (2017), que representa bandadas lideradas por *Thamnomanes ardesiacus* (círculos azules) y *T. schistogynus* (círculos rojos) en el inicio de la cordillera Pantiacolla (Madre de Dios, Perú)

Bajo esta evidencia, se sugiere que para la mejor explicación de los tamaños mínimos de los territorios se deben tomar en cuenta los siguientes aspectos: (a) la alta densidad de territorios de sotobosque, (b) la superposición de los bordes de territorios, (c) la presencia de individuos flotadores de *T. ardesiacus* (obs per), y (d) la estabilidad del número y distribución de bandadas en una localidad por al menos casi dos décadas (Martínez y Gomez, 2013).

Contextualizando, el alto número de territorios con bordes superpuestos entre ellos, amparan la presencia de individuos sin territorios que se encuentran continuamente en búsqueda de desplazar a un residente (flotador) dentro de una localidad con territorios que a largo plazo cambian poco sus tamaños y distribuciones. De confirmarse esta situación, y según los discos elásticos de Huxley, el centro y la periferia estarían igualando

intensidades de defensa debido al tamaño reducido del territorio, y por ende la cercanía entre ambas zonas.

Cuando se habla de tamaños mínimos de territorios, es inevitable pensar en la variación que estos han presentado en diferentes estudios (Munn y Terborgh, 1979; Jullien y Thiollay, 1998; Williams, 2017) y en el presente. Frente a esto, merece pensar en lo hallado por Jullien y Thiollay (1998), quienes informan que la densidad del bosque sería un factor del ambiente que influye en el tamaño de los territorios de este tipo de bandadas, siendo una densidad vegetal alta una característica de territorios pequeños, y viceversa. En base a esto, se plantea la siguiente conjetura; si la densidad del bosque es un factor que influye sobre el tamaño del territorio, en diferentes localidades que se aproximan a su capacidad de carga se esperarían diferentes tamaños mínimos de territorios; así, habría un tamaño mínimo de territorio para una densidad con alta densidad vegetal, y otro de mayor tamaño con baja densidad vegetal. Cabe resaltar que estas diferencias en tamaños tienen importantes consecuencias en la demografía, regulación de la población y la ecología espacial (Adams, 2001).

Como parte de la explicación de esta igualdad de defensa en las zonas A y B, resulta interesante contextualizar los dos enfoques alternativos a los modelos de optimalidad que Adams (2001) propone para ajustar mejor y de manera más real el modelamiento de territorios. Para el caso de bandadas mixtas de sotobosque, el *enfoque en interacciones entre vecinos* sirve para explicar los posibles factores que influyen en la disposición espacial y tamaño de territorios, y la defensa frente a invasiones por bandadas vecinas. Este enfoque ha sido cubierto anteriormente por la teoría de los discos elásticos. Y el segundo, el *enfoque en interacciones entre residentes y flotadores* podría también para el caso de *T. ardesiacus*, ayudar a esclarecer la ecología de estos territorios.

Los flotadores al encontrarse en constante búsqueda de territorio representan una fuerza más de amenaza contra los residentes. Aunque los estudios de la dinámica de individuos flotadores son realmente escasos (Chapman y Kramer, 1996; Brown y Long, 2007), su presencia podría influir en lo encontrado en este estudio. Los individuos residentes de *T. ardesiacus* pudieran deber su alta defensa en las periferias, no solo por lo propuesto por Huxley (tamaños mínimos de territorios), si no que la amenaza de los bordes pudiera ser aumentada por la presencia de flotadores en busca de abrir territorios en zonas limítrofes, o robar territorios.

Por todo lo anteriormente expuesto, la teoría que explica mejor la igualdad de la intensidad de la defensa de territorios en zonas de mayor y menor uso es la propuesta por Huxley (1934).

VI. CONCLUSIONES

1. *Thamnomanes ardesiacus* no varía la intensidad de su comportamiento agonístico en defensa del área dependiendo de la frecuencia de uso de su territorio.
2. El porcentaje de territorio utilizado por las siete bandadas fue el siguiente: zonas de mayor uso del 22.83 al 30.08 por ciento, y zonas de menor uso entre 69.9 y 77.2 por ciento, estando las zonas de mayor uso en la parte central de sus territorios.
3. A través de las variables comportamentales latencia, distancia mínima y vocalizaciones, se concluye que *Thamnomanes ardesiacus* defiende con la misma intensidad las zonas de mayor y menor uso de su territorio, no existiendo así relación entre la frecuencia de uso del hábitat y la intensidad del comportamiento agonístico.
4. La teoría de los discos elásticos de Julian Huxley (1934) es el enfoque que mejor explica la igualdad de intensidad de defensa en los territorios en estudio.
5. Se propone una hipótesis de vigilancia máxima en la cual el área de mayor uso corresponde al lugar de vigilancia más eficaz para defender el perímetro del territorio.

VII. RECOMENDACIONES

- Realizar seguimientos a individuos flotadores de especies nucleares, como *T. ardesiacus*, para determinar su influencia en la población residente.
- Efectuar un estudio del tamaño de los territorios a largo plazo para establecer la dinámica del número y distribución de éstos, y con ello verificar la estabilidad de los territorios, así como sus residentes.
- Sostener estudios filogenéticos a largo plazo de los individuos de *T. ardesiacus* en una localidad para conocer la dinámica parental de la adquisición, posesión y retención de territorios.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Adams, E. (2001). Approaches to the study of territory size and shape. *Ecology and Systematics* 2:277-303.
2. Adams, E.S., Levings, S.C. (1987). Territory Size and Population Limits in Mangrove Termites. *Journal of Animal Ecology* 56:1069-1081.
3. Alves, M., Cavalcanti, R. (1996). Sentinel behavior, seasonality, and the structure of bird flocks in a Brazilian savanna. *Ornitologia Neotropical* 7:43-51.
4. Arce, E., Torres, R. (2017). Costos y beneficios de vivir agrupados. *Inventio, la génesis de la cultura universitaria en Morelos*, 13(31):29-33.
5. Beck, C.W., Watts, B.D. (1997). The effect of cover and food on space use by wintering Song Sparrows and Field Sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10):1636-1641.
6. Bjornn, T.C. (1971). Trout and salmon movements in two Idaho streams as related to temperature, food, stream flow, cover, and population density. *Transactions of the American Fisheries Society*, 100(3):423-438.
7. Brown, D., Long, J. (2007). What is a winter floater? Causes, consequences, and implications for habitat selection. *The Condor*, 109(3):548-565.
8. Brown, J.L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull* 76:160-169.
9. Burrull, H. (1988). El espacio en la conducta animal. *Anuario de Psicología*, 2(39):189-200.
10. Carpenter, F.L. (1987). The study of territoriality: Complexities and future directions. *American Zoologist*, 27(2):401-409.
11. Chapman, M.R., Kramer, D.L. (1996). Guarded resources: The effect of intruder number on the tactics and success of defenders and intruders. *Animal Behaviour* 52:83-94.
12. Cockburn, U.C. (2012). Composición de bandadas mixtas durante la estación seca en el bosque nublado montano tropical de la Estación Biológica Wayqecha, Cusco. Tesis Lic. Universidad Nacional Agraria La Molina. 107 p.

13. Davis, D.E. (1946). A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. *Ecology*, 27(2):168-181.
14. Develey, P.F., Stouffer, P.C. (2001). Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in Central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 15(5):1416-1422.
15. Goodale, E., Kotagama, S.W. (2005). Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6):669-676.
16. Gordon, D.M. (1992). How colony growth affects forager intrusion between neighbouring harvester ant colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(6):417-427.
17. Gradwohl, J., Greenberg, R. (1980). The formation of antwren flocks on Barro Colorado Island, Panamá. *The Auk*, 97(2):385-395.
18. Graves, G.R., Gotellit, N.J. (1993). Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *Ecology* 90:1388-1391.
19. Greenberg, R. (2000). Chapter Eighteen: Birds of many feathers: The formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. Del libro: On the move: How and why animals travel in groups (Garber, P.) University of Chicago Press p. 523-558.
20. Greig-Smith, P.W. (1978). The formation, structure and function of mixed-species insectivorous bird flocks in West African savanna woodland. *Ibis* 120:284-297.
21. Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology. Rev. Ed. San Jose: *Tropical Science Center*. 206 p.
22. Holldobler, B., Lumsden, J. (1980). Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
23. Hutto, R.L. (1987). A description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *The Condor*, 89(2):282-292.
24. Huxley, J.S. (1934). A natural experiment on territorial instinct. *British Birds* 27:270-277.
25. Jullien, M., Thiollay, J.M. (1998). Multi-species territoriality and dynamic of neotropical understory bird flocks. *Journal of Animal Ecology*, 67(2):227-252.
26. Kitchen, D.W. (1974). Social Behavior and Ecology of the Pronghorn. *Wildlife Monographs* 38:3-96.
27. Kodric-Brown, A. (1978). Establishment and defence of breeding territories in a pupfish (Cyprinodontidae: Cyprinodon). *Animal Behaviour* 26:818-834.

28. Koford, C.B. (1957). The Vicuna and the Puna. *Ecological Monographs*, 27(2):153-219.
29. Krebs, J.R. (1971). Territory and Breeding Density in the Great Tit , *Parus major* L. *Ecological society of America*, 52(1):2-22.
30. Kudryavtseva, N.N. (2000). Agonistic behavior: A model, experimental studies, and perspectives. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 30(3):293-305.
31. Macdonald, D.W., Henderson, D.G. (1977). Aspects of the Behaviour and Ecology of Mixed-Species Bird Flocks in Kashmir. *Ibis*, 119(4):481-493.
32. Martin, P.R., Fotheringham, J.R., Ratcliffe, L., Robertson, R.J. (1996). Response of American redstarts (suborder Passeri) and least flycatchers (suborder Tyranni) to heterospecific playback: the role of song in aggressive interactions and interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(4):227-235.
33. Martin, P.R., Martin, T.E. (2001). Behavioral interactions between coexisting species: Song playback experiments with wood warblers. *Ecology*, 82(1):207-218.
34. Martínez, A.E., Gomez, J.P. (2013). Are Mixed-Species Bird Flocks Stable through Two Decades?. *The American Naturalist*, 181(3):E53-E59.
35. Martínez, O. (2003). Composición por especies y uso de sustratos por las bandadas mixtas de aves en un bosque nublado andino de Bolivia (en línea). *Ecología en Bolivia*, 38(2):99-119.
36. McGlone, J. (1985). Agonistic Behavior in Food Animals: Review of Research and Techniques. *Journal of Animal Science*, 62(4):1130-1139.
37. McNicol, R.E., Noakes, D.L.G. (1981). Territories and territorial defense in juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Pisces: Salmonidae). *Canadian Journal of Zoology* 59:22-28.
38. Melemis, S.M., Falls, J.B. (1982). The defense function: a measure of territorial behavior. *Canadian Journal of Zoology* 60:495-501.
39. Mesick, C.F. (1988). Effects of Food and Cover on Numbers of Apache and Brown Trout Establishing Residency in Artificial Stream Channels. *Transactions of the American Fisheries Society*, 117(5):421-431.
40. Moynihan, M. (1962). The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 143(7):1-140.

41. Munn, C.A. (1983). Densidad de población, ecología y comportamiento de bandadas mixtas de aves en la selva baja del Parque Nacional del Manu, Madre de Dios, Perú. *In Primer simposio de ornitología neotropical*. p. 49-54.
42. Munn, CA. (1985). Permanent canopy and understory flocks in Amazonia: species composition and population density. *Ornithological Monographs* (36):683-712.
43. Munn, C.A., Terborgh, J.W. (1979). Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4):338-347.
44. Nursall, J.R. (1977). Territoriality in Redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus*-Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology* 182:205-223.
45. Ojeda, M.I. (2011). Composición de bandadas mixtas de sotobosque en 25 ha del Parque Nacional Yasuní , Amazonía Ecuatoriana y la influencia del canto de *Thamnomanes ardesiacus* (Thamnophilidae) en su cohesión. Tesis Lic. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 110 p.
46. Powell, G.V.N. (1985). Sociobiology and Adaptive Significance of Interspecific Foraging Flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs*, 36(36):713-732.
47. Schoener, T.W. (1983). Simple models of optimal feeding-territory size: A reconciliation. *The American Naturalist*, 121(5):608-629.
48. Schulenberg, T.S., Stotz, D.F., Lane, D.F., O'Neill, J.P., Parker III, T.A. (2010). *Birds of Peru*.
49. Princeton Field Guides. *Princeton University Press*. 660 p.
50. Scott, J.P., Fredericson, E. (1951). The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology*, 24(4):273-309.
51. Solomon, M.E. (1949). The Natural Control of Animal Populations. *Journal of Animal Ecology*, 18(1):1-35.
52. 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.
53. Taitt, M., Krebs, C. (1983). Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology*, 52(3):837-848.
54. Terborgh, J. (1990). Mixed flocks and polyspecific associations : costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology* 21:87-100.
55. Terborgh, J., Robinson, S.K., Parker III, T.A., Munn, C.A., Pierpont, N. (1990). Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, 60(2):213-238.

56. Thiollay, J.M. (1992). Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology*, 6(1):47-63.
57. Thiollay, J.M. (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.
58. Tobar, M., De Vries, T., Piedrahita, P., Baquero, L., Sánchez, P., Serrano, A. (2003). Composición y territorio de bandadas mixtas de sotobosque en el bosque tropical del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador*, (71):167-184.
59. Torres, C.S. (2004). Composición y estructura de bandadas mixtas de aves en la Reserva Nacional de Tambopata, Madre de Dios, Perú. Tesis Lic. Universidad Peruana Cayetano Heredia. p. 79.
60. Vines, G. (1979). Spatial distributions of territorial aggressiveness in oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour* 27:300-308.
61. Watson, A., Miller, GR. (1971). Territory Size and Aggression in a Fluctuating Red Grouse Population. *Journal of Animal Ecology*, 40(2):367-383.
62. Welsh, D.A. (1975). Savannah Sparrow Breeding and Territoriality on a Nova Scotia Dune Beach. *The Auk*, 92(2):235-251.
63. Wiley, H. (1980). Multispecies antbird societies in lowland forests of Surinam and Ecuador : stable membership and foraging differences. *Journal of Zoology* 191:127-145.
64. Williams, S-M. (2017). Behavioral ecology of Amazonian mixed-species flocks. Lic. Ph.D. Michigan State University. 65 p.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada I

Bandada I											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
257974	8600737	257986	8600789	257972	8600745	258070	8600793	257894	8600849	258055	8600822
257967	8600703	257983	8600780	257927	8600783	258061	8600758	257866	8600875	258080	8600832
257976	8600690	258009	8600814	257904	8600813	258021	8600743	257817	8600852	258074	8600804
257975	8600651	257973	8600826	257894	8600820	257950	8600645	257812	8600830		
257979	8600642	257950	8600823	257963	8600842	257952	8600624	257802	8600808		
257974	8600766	257902	8600846	257994	8600847	257893	8600874	257813	8600787		
258006	8600631	257979	8600770	257986	8600829	257882	8600875	257837	8600782		
258023	8600634	257998	8600723	258009	8600742	257880	8600859	257853	8600760		
258041	8600665	257999	8600696	257979	8600735	257905	8600887	257904	8600749		
258040	8600672	258005	8600656	257940	8600807	257901	8600902	257937	8600727		
257968	8600691	258010	8600644	258000	8600849	257898	8600939	257880	8600830		
257956	8600781	257993	8600689	258025	8600662	257910	8600941	257856	8600860		
257892	8600803	257935	8600805	258039	8600693	257929	8600687	257836	8600885		
257891	8600803	257950	8600831	258047	8600676	257864	8600660	257816	8600875		
257947	8600766	257955	8600842	258025	8600655	257851	8600740	257848	8600863		
257968	8600727	257976	8600837	258024	8600645	257864	8600783	257854	8600858		
257980	8600766	257978	8600797	257969	8600638	257932	8600735	257844	8600860		
257977	8600697	257978	8600791	257967	8600640	257909	8600743	257872	8600895		
257967	8600724	257948	8600741	257980	8600628	257910	8600742	257878	8600896		
258002	8600673	257931	8600777	257991	8600665	257860	8600769	257910	8600868		
257883	8600826	257898	8600807	257999	8600631	257855	8600749	257908	8600853		
258022	8600672	257887	8600826	257995	8600665	257827	8600680	257936	8600856		
257954	8600842	257939	8600814	257981	8600688	257823	8600680	257960	8600856		
258031	8600881	257980	8600826	257964	8600724	257843	8600722	257985	8600866		
258038	8600873	257992	8600839	257973	8600692	257871	8600747	258001	8600869		
258032	8600874	257989	8600761	257965	8600689	257872	8600777	258008	8600882		
257996	8600739	257989	8600739	258035	8600669	257860	8600795	258026	8600786		
258046	8600863	257976	8600808	258050	8600679	257865	8600794	258015	8600777		
258037	8600848	257995	8600832	257993	8600684	257857	8600802	258017	8600783		
257922	8600783	257989	8600832	258047	8600862	258051	8600827	258021	8600818		
257984	8600695	258006	8600825	258047	8600866	258050	8600802	258035	8600771		
257968	8600759	257990	8600761	258054	8600869	258052	8600790	258045	8600769		

Continuacion ...

Bandada I											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
257969	8600650	257971	8600791	258053	8600877	258072	8600750	258049	8600737		
257964	8600654	257970	8600791	258045	8600888	258076	8600738	258085	8600718		
257981	8600649	257918	8600814	258060	8600859	258074	8600741	258068	8600757		
257992	8600641	257955	8600722			257930	8600850	258063	8600778		

Anexo 2. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada II

Bandada II											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
257384	8600582	257461	8600640	257403	8600648	257427	8600705	257544	8600643	257373	8600528
257489	8600560	257479	8600645	257405	8600659	257425	8600721	257537	8600557	257367	8600564
257507	8600568	257516	8600637	257481	8600668	257420	8600510	257422	8600478	257484	8600540
257517	8600590	257446	8600690	257468	8600580	257412	8600514	257384	8600658	257496	8600529
257521	8600596	257449	8600672	257462	8600558	257412	8600503	257387	8600683	257490	8600501
257494	8600644	257501	8600611	257454	8600554	257412	8600502	257383	8600714	257459	8600482
257470	8600642	257517	8600633	257463	8600551	257412	8600502	257353	8600742		
257471	8600625	257531	8600602	257396	8600644	257408	8600703	257399	8600783		
257439	8600606	257523	8600586	257403	8600562	257430	8600703	257420	8600753		
257405	8600583	257466	8600672	257390	8600562	257475	8600768	257409	8600743		
257385	8600602	257490	8600565	257397	8600619	257503	8600770	257453	8600714		
257512	8600629	257471	8600573	257400	8600618	257524	8600762	257479	8600709		
257396	8600621	257396	8600574	257415	8600646	257540	8600779	257482	8600702		
257407	8600553	257394	8600585	257422	8600657	257569	8600704	257511	8600672		
257422	8600572	257416	8600579	257521	8600593	257563	8600665	257444	8600544		
257452	8600587	257379	8600594	257512	8600626	257568	8600642	257382	8600646		
257481	8600579	257434	8600661	257534	8600595	257542	8600628	257372	8600618		
257520	8600586	257474	8600657	257517	8600603	257548	8600748	257359	8600602		
257500	8600634	257515	8600601	257486	8600613	257532	8600732	257334	8600595		
257452	8600635	257504	8600565	257508	8600622	257497	8600753	257381	8600561		
257452	8600635	257436	8600604	257454	8600580	257477	8600724	257474	8600702		
257453	8600644	257491	8600562	257474	8600547	257434	8600716	257487	8600709		
257481	8600655	257447	8600652	257431	8600554	257491	8600700	257404	8600542		
257453	8600644	257424	8600659			257539	8600666	257377	8600516		

Anexo 3. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada III

Bandada III											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
256368	8600864	256399	8600770	256373	8600905	256314	8600840	256535	8600811	256418	8600686
256426	8600835	256394	8600777	256341	8600877	256327	8600857	256510	8600786	256406	8600697
256437	8600848	256404	8600783	256390	8600875	256476	8600898	256431	8600729	256326	8600868
256375	8600920	256418	8600798	256378	8600874	256522	8600883	256416	8600703	256281	8600852
256368	8600907	256419	8600847	256349	8600847	256516	8600887	256421	8600685	256265	8600854
256363	8600887	256391	8600819	256365	8600775	256442	8600896	256462	8600684	256242	8600836
256370	8600898	256377	8600804	256407	8600788	256378	8600929	256467	8600725	256231	8600802
256358	8600907	256368	8600759	256431	8600840	256357	8600928	256318	8600839	256240	8600739
256361	8600911	256262	8600733	256449	8600837	256359	8600962	256329	8600835	256238	8600721
256386	8600799	256384	8600762	256442	8600840	256347	8600974	256342	8600806	256255	8600702
256392	8600781	256395	8600788	256404	8600826	256366	8600952	256336	8600749	256319	8600816
256369	8600858	256404	8600812	256379	8600773	256347	8600939	256317	8600784	256331	8600801
256400	8600874	256394	8600831	256353	8600770	256351	8600739	256267	8600771	256301	8600746
256422	8600889	256344	8600826	256339	8600873	256325	8600712	256246	8600774	256262	8600742
256465	8600894	256424	8600742	256360	8600874	256305	8600696	256232	8600811	256230	8600725
256476	8600888	256430	8600757	256380	8600900	256309	8600692	256219	8600820	256237	8600711
256504	8600851	256422	8600756	256369	8600902	256308	8600674	256201	8600820	256274	8600737
256482	8600859	256399	8600784	256387	8600882	256297	8600659	256204	8600789	256275	8600805
256459	8600859	256393	8600781	256403	8600819	256262	8600671	256240	8600761	256272	8600851
256481	8600864	256393	8600837	256417	8600819	256259	8600700	256298	8600722	256393	8600917
256482	8600826	256401	8600850	256443	8600828	256232	8600723	256334	8600713	256373	8600948
256489	8600804	256461	8600877	256465	8600828	256231	8600724	256373	8600740	256349	8600930
256477	8600770	256469	8600887	256465	8600822	256226	8600742	256335	8600789	256550	8600835
256449	8600743	256462	8600849	256491	8600798	256210	8600764	256330	8600773	256529	8600831
256446	8600775	256428	8600829	256505	8600815	256214	8600774	256296	8600747	256486	8600776
256417	8600792	256459	8600821	256516	8600834	256222	8600816	256267	8600772		
256407	8600842	256467	8600823	256516	8600809	256253	8600810	256281	8600766		
256453	8600885	256502	8600811	256473	8600772	256296	8600820	256278	8600719		
256464	8600880	256509	8600817	256455	8600766	256318	8600833	256307	8600681		
256471	8600865	256520	8600825	256451	8600740	256500	8600895	256318	8600679		
256491	8600852	256494	8600854	256438	8600756	256524	8600873	256337	8600710		
256476	8600766	256436	8600859	256441	8600777	256488	8600897	256367	8600737		
256452	8600762	256427	8600851			256468	8600752	256413	8600723		
256434	8600760	256406	8600888			256530	8600846	256423	8600688		

Anexo 4. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada IV

Bandada IV											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
255285	8600242	255354	8600304	255424	8600286	255329	8600323	255421	8600189	255339	8600230
255279	8600278	255359	8600300	255432	8600275	255215	8600253	255407	8600174	255390	8600235
255265	8600260	255306	8600262	255448	8600278	255183	8600269	255393	8600165	255417	8600219
255241	8600257	255400	8600280	255450	8600269	255178	8600250	255411	8600139	255430	8600191
255220	8600265	255415	8600275	255345	8600301	255180	8600250	255437	8600148	255438	8600201
255222	8600262	255430	8600255	255436	8600261	255156	8600232	255432	8600098	255444	8600198
255253	8600287	255401	8600255	255423	8600251	255144	8600233	255427	8600104	255448	8600223
255256	8600315	255418	8600290	255377	8600296	255151	8600227	255425	8600118	255324	8600239
255377	8600248	255444	8600279	255357	8600289	255153	8600256	255426	8600134	255217	8600267
255273	8600310	255442	8600277	255373	8600264	255166	8600269	255425	8600141	255444	8600281
255268	8600317	255448	8600270	255408	8600242	255256	8600325	255399	8600150	255318	8600213
255213	8600262	255449	8600264	255446	8600244	255235	8600330	255386	8600164	255314	8600229
255239	8600259	255448	8600254	255447	8600250	255226	8600337	255389	8600214	255291	8600216
255259	8600294	255318	8600265	255435	8600271	255230	8600341	255391	8600238	255244	8600252
255307	8600306	255436	8600233	255419	8600291	255211	8600364	255461	8600276	255276	8600245
255382	8600294	255423	8600277	255315	8600302	255234	8600363	255412	8600202		
255357	8600291	255384	8600285	255370	8600290	255269	8600343	255413	8600216		
255366	8600310	255369	8600276	255334	8600300	255262	8600319	255431	8600223		
255325	8600246	255342	8600247	255268	8600303	255258	8600319	255221	8600306		
255301	8600253	255324	8600239	255237	8600292	255192	8600306	255213	8600304		
255284	8600251	255321	8600248	255343	8600239	255189	8600295	255404	8600239		
255263	8600269	255320	8600242	255453	8600251	255192	8600265	255418	8600304		
255301	8600247	255298	8600248	255454	8600261	255204	8600253	255414	8600307		
255237	8600285	255300	8600291	255431	8600281	255259	8600321	255401	8600334		
255258	8600291	255336	8600272	255314	8600285	255352	8600317	255315	8600322		
255271	8600281	255263	8600306	255377	8600299	255378	8600319	255299	8600340		
255289	8600261	255233	8600290	255345	8600293	255371	8600329	255209	8600293		
255325	8600263	255360	8600286	255345	8600274	255372	8600331	255214	8600239		
255362	8600282	255372	8600276	255320	8600275	255440	8600228	255265	8600200		
255363	8600296	255399	8600287	255294	8600280	255453	8600218	255317	8600197		
255377	8600308	255410	8600285			255438	8600221	255332	8600221		

Anexo 5. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada V

Bandada V											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
255258	8599978	255109	8600010	255204	8599950	255280	8600029	255159	8600154		
255114	8600015	255271	8599979	255221	8599945	255174	8600016	255146	8600178		
255120	8600009	255097	8600005	255216	8599939	255175	8600015	255125	8600140		
255106	8600011	255109	8600010	255232	8599950	255153	8600054	255278	8600022		
255147	8599965	255112	8599995	255262	8600000	255089	8600043				
255126	8599943	255159	8599946	255231	8599942	255096	8600054				
255206	8599956	255156	8599932	255244	8599952	255124	8600104				
255197	8599942	255125	8599940	255252	8599963	255114	8600116				
255220	8599949	255124	8599943	255279	8600005	255120	8600139				
255237	8599955	255122	8599943	255123	8600011	255120	8600135				
255135	8600018	255247	8599982	255129	8600020	255087	8600117				
255252	8599980	255119	8599931	255225	8599938	255072	8600132				
255228	8599951	255130	8599929	255265	8599969	255065	8600108				
255259	8599970	255139	8599930	255141	8600007	255048	8600080				
255267	8599971	255151	8599944	255112	8600019	255050	8600090				
255270	8600007	255170	8599950			255085	8600061				
255127	8600011	255193	8599935			255150	8600151				

Anexo 6. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada VI

Bandada VI											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
254989	8599882	254877	8599960	254976	8599892	254961	8599802	255040	8600019	254844	8600050
254917	8599913	254862	8599976	254982	8599871	255019	8599854	255046	8600033	254867	8600007
254883	8599924	254934	8599942	254989	8599937	255075	8599849	255086	8600032	254897	8599989
254871	8599941	254914	8599954	254987	8599976	255046	8599865	255089	8600032	254867	8599893
254955	8600002	254927	8599925	254934	8599947	255007	8599889	255062	8600097	254872	8599863
254918	8599953	254942	8599901	255002	8600003	255008	8599848	255018	8600118	254873	8599849
254941	8599938	254935	8599863	255019	8600016	254892	8600017	254857	8600006	254877	8599833
254969	8599919	254921	8599894	255007	8600003	254903	8600049	254875	8600011	254905	8599822
255003	8599951	254917	8599924	254986	8599938	254939	8600062	254893	8599989	254907	8599845
255004	8599964	254930	8599947	254899	8599930	254966	8600055	254931	8599849	254911	8599860
254986	8600009	254983	8599987	254939	8599942	254970	8600027	254943	8599842	255012	8599910
254989	8599998	255013	8600011	254947	8599918	255057	8599832	254916	8600033	254964	8599863
254985	8600012	255008	8600006	254925	8599905	255091	8599877	254873	8600000	254880	8599981
255032	8600016	254949	8599983	254914	8599904	255050	8599934	254855	8599962	254864	8599922
255025	8600004	255012	8600011	254902	8599898	255048	8599969	254840	8599934	254973	8599839
255005	8599983	255007	8600018	254953	8599907	255032	8599960	254918	8599825	254979	8599841
254962	8599971	254973	8600024	254875	8599908	255077	8599961	254890	8599831	254964	8599839
254935	8599952	254907	8599961	254885	8599983	255060	8599987	254884	8599832	254954	8599833
254921	8599947	254952	8599940	254871	8599965	255068	8599950	254875	8599839	254934	8599820
254925	8599901	254960	8599907	254875	8599963	255023	8599945	254863	8599863		
254919	8599870	254975	8599873	254866	8599937	254953	8599828	254855	8599851		
254990	8599963	254930	8599908	254886	8599920	255001	8599829	254855	8599821		
254973	8599887	254893	8599930	254886	8599917	255054	8599870	254872	8599814		
254983	8600000	254859	8599960	254874	8599908	255086	8599912	254986	8599864		
254974	8600002	254927	8599957	254977	8599856	255080	8599907	255001	8599872		
255004	8600033	254869	8599903	254929	8599931	254949	8600018	255000	8599930		
255002	8600015	254902	8599883	254944	8599956	254947	8600074	255040	8599976		
254995	8599998	254914	8599926	254940	8599966	254977	8600087	255068	8599945		
254903	8599937	254935	8599938	254965	8599977	255021	8600118	255059	8599913		
254901	8599921	254972	8599922	254991	8599953	255057	8600047	254837	8599962		
254906	8599910	254981	8599915			255024	8600033	254850	8600027		

Anexo 7. Coordenadas UTM (19L) pertenecientes a la Bandada VII

Bandada VII											
Zona A						Zona B					
Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur	Este	Sur
255544	8599657	255451	8599703	255543	8599624	255483	8599744	255525	8599612	255372	8599735
255401	8599692	255512	8599670	255518	8599652	255498	8599781	255530	8599595	255406	8599764
255425	8599712	255520	8599680	255526	8599651	255512	8599805	255562	8599771	255404	8599790
255409	8599743	255479	8599638	255549	8599671	255496	8599812	255489	8599776	255376	8599764
255422	8599706	255525	8599620	255552	8599671	255501	8599815	255489	8599779	255378	8599753
255457	8599670	255494	8599620	255576	8599680	255472	8599821	255456	8599781	255398	8599776
255488	8599646	255452	8599661	255449	8599715	255456	8599819	255438	8599800	255420	8599773
255515	8599663	255418	8599692	255535	8599626	255507	8599598	255431	8599804	255436	8599767
255506	8599670	255437	8599697	255471	8599725	255502	8599594	255426	8599795	255463	8599748
255473	8599664	255430	8599703	255456	8599721	255491	8599573	255406	8599791	255369	8599751
255466	8599644	255446	8599710	255462	8599727	255485	8599566	255413	8599815	255389	8599739
255526	8599641	255482	8599727	255458	8599700	255497	8599588	255402	8599815		
255445	8599714	255536	8599687	255483	8599691	255469	8599603	255394	8599833		
255404	8599748	255538	8599684	255512	8599667	255452	8599606	255389	8599814		
255493	8599717	255561	8599641	255567	8599642	255450	8599625	255548	8599611		
255493	8599672	255516	8599678	255550	8599653	255450	8599625	255580	8599675		
255472	8599676	255482	8599730	255538	8599662	255443	8599612	255576	8599701		
255446	8599685	255459	8599696	255539	8599660	255423	8599620	255576	8599717		
255424	8599693	255421	8599684	255507	8599622	255417	8599660	255544	8599735		
255411	8599734	255408	8599701	255545	8599660	255408	8599676	255541	8599742		
255402	8599751	255404	8599689	255540	8599663	255497	8599733	255519	8599742		
255406	8599725	255401	8599692	255539	8599664	255531	8599710	255490	8599612		
255556	8599644	255417	8599695	255464	8599631	255528	8599705	255475	8599580		
255395	8599716	255446	8599651	255465	8599660	255526	8599706	255485	8599560		
255406	8599702	255466	8599651	255447	8599672	255587	8599691	255488	8599554		
255429	8599706	255555	8599647	255473	8599639	255591	8599677	255443	8599602		
255465	8599708	255504	8599640			255587	8599682	255554	8599700		
255476	8599718	255526	8599655			255580	8599697	255472	8599734		
255482	8599721	255551	8599640			255573	8599704	255389	8599748		