

**DIVERSIDAD COMPOSICIONAL Y FUNCIONAL DE AVES EN DIFERENTES TIPOS DE VEGETACIÓN DURANTE EL PERIODO DE LLUVIAS EN EL ENCLAVE SECO DEL CAÑÓN DEL RÍO CHICAMOCHA - SANTANDER**

Trabajo de grado  
Maestría en Conservación y uso de Biodiversidad  
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales  
Pontificia Universidad Javeriana  
2017

Estudiante: Juliana Zuluaga Carrero  
Director: Luis Miguel Renjifo Martínez  
Evaluadores: María Ángela Echeverry Galvis y Nicolás Urbina Cardona



*Chicamocha para los indígenas Guane significaba río de plata bajo la luna llena*  
(Oviedo 2014)

## Índice

Introducción general .....	4
<b>CAPÍTULO I .....</b>	<b>6</b>
<b>Diversidad composicional de avifauna en bosque seco tropical y diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del Cañón del río Chicamocha durante la época de lluvias</b>	
<b>Resumen.....</b>	<b>6</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>6</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>7</b>
<b>2. Métodos.....</b>	<b>9</b>
2.1. Área de estudio.....	9
2.2. Criterios de selección de los sitios de muestreo .....	9
2.3. Composición de aves.....	13
2.4. Caracterización de la vegetación .....	13
<b>3. Análisis de datos .....</b>	<b>14</b>
3.1.1. Diversidad alfa.....	14
3.1.2. Diversidad beta .....	15
3.1.3. Variables de la vegetación .....	16
3.1.4. Comunidades de aves y tipos de vegetación .....	16
<b>4. Resultados .....</b>	<b>17</b>
4.1. Diversidad alfa de aves.....	17
4.2. Diversidad beta de aves .....	21
4.3. Diversidad alfa de árboles.....	23
4.4. Diversidad beta de árboles .....	24
4.5. Variables de la vegetación .....	25
4.6. Comunidades de aves y tipos de vegetación.....	26
<b>5. Discusión .....</b>	<b>28</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>33</b>
<b>Literatura citada.....</b>	<b>34</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>43</b>

<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>50</b>
<b>Diversidad funcional de aves en diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha durante el periodo de lluvias</b>	
<b>Resumen.....</b>	<b>50</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>50</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>51</b>
<b>2. Métodos.....</b>	<b>53</b>
2.1. Área de estudio.....	53
2.2. Matriz de rasgos funcionales .....	53
2.3. Rasgos funcionales.....	53
<b>3. Análisis de datos .....</b>	<b>57</b>
3.1. Análisis de rasgos.....	57
3.2. Grupos funcionales .....	58
3.3. Grupos funcionales y tipos de vegetación.....	58
<b>4. Resultados.....</b>	<b>58</b>
4.1. Rasgos morfométricos .....	58
4.2. Rasgos de historia de vida.....	60
4.3. Media ponderada de la comunidad por rasgo funcional .....	61
4.4. Dendrograma y grupos funcionales de aves.....	61
4.5. Validación de grupos funcionales de aves .....	65
4.6. Grupos funcionales y tipos de vegetación.....	66
<b>5. Discusión.....</b>	<b>68</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>74</b>
<b>Literatura citada.....</b>	<b>74</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>86</b>
<b>Anexos biblioteca .....</b>	<b>89</b>

## Introducción general

El bosque seco tropical representa el 56% de la cobertura de bosques tropicales del mundo (Miles et al 2006), en el Neotrópico abarca desde México hasta Argentina y las zonas del Caribe (Pennington et al 2009, Linares-Palomino et al 2011). Este ecosistema una vez tuvo una gran extensión en las tierras bajas y en las áreas submontanas a través del continente americano (Janzen 1988). Sin embargo, las políticas regionales y nacionales acerca del uso del suelo no le han favorecido, ya que las áreas extensas en las cuales se encontraba este bosque, fueron destinadas para agricultura y urbanización más que para propósitos de conservación (Gillespie et al 2012). Hoy en día el bosque seco tropical es un ecosistema fragmentado y amenazado del que tan solo resta un 10% de su extensión original (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010, Portillo-Quintero et al 2015). A pesar de lo anterior, aún es posible encontrar remanentes en un rango amplio de tipos de vegetación en los que se consideran sabanas, bosques riparios, costas y manglares, los cuales requieren de medidas prioritarias para la conservación de su biodiversidad (Fajardo et al 2005, Pennington et al 2006, García et al 2014).

El bosque seco se caracteriza por una marcada estacionalidad, tiene estaciones secas que le proporcionan tan solo un promedio entre 700 - 2000 mm de precipitación anual (Murphy & Lugo 1986). Lo que ha llevado a su biodiversidad a desarrollar estrategias fisiológicas y ecológicas particulares para sobrellevar las sequías (Sánchez-Azofeifa et al 2005). Cuenta con especies de árboles caducifolias, que durante las estaciones secas pierden sus hojas y con especies herbáceas que disminuyen su cobertura. De manera contraria sucede en las épocas de mayor intensidad de lluvias, donde la estructura del bosque cambia debido a la mayor disponibilidad de agua que estimula la producción de hojas en los árboles y que ocasiona que las herbáceas aumenten su cobertura; dando como resultado una mayor cantidad de biomasa y el aumento de la productividad neta del bosque (Pennington et al 2000). Las aves también se han adaptado a estas variaciones estacionales mediante diferentes estrategias, se ha observado por ejemplo, que durante las lluvias, pueden estar ampliamente distribuidas en el bosque, mientras que en la época seca pueden limitar su distribución a los bosques riparios, en los que hay una mayor disponibilidad de agua y por tanto, alimento, características que le otorgan a los bosques riparios una alta importancia para la conservación de la avifauna de estos ecosistemas secos (Janzen 1968, Linares-Palomino et al 2011).

Las condiciones extremas debidas a la marcada estacionalidad también han hecho que este ecosistema albergue endemismos regionales producto de asociaciones entre especies (Ríos-Muñoz & Navarro-Sigüenza 2012). De esta manera, en los bosques secos ocurre una alta diferenciación espacial en composición, que le proporcionan altos valores en la diversidad beta (Guimarães et al 2014, Banda-R et al 2016). Así mismo, en estos bosques hay distribuciones regionales restringidas, presentándose un alto recambio de especies entre bosques secos (Calvo-Alvarado et al 2013). Este alto recambio indica que es necesaria la inclusión de ecosistemas adyacentes como una parte importante para su conservación, un panorama que plantea un reto importante, particularmente para el establecimiento de

áreas protegidas en bosque seco tropical, ya que su conservación debe por tanto incluir diferentes tipos de vegetación cercana. En Colombia particularmente, el bosque seco cuenta con alrededor de 30 especies de aves de distribución restringida, de las cuales seis son exclusivas para el país (Chaparro-Herrera et al 2012), así mismo vale la pena mencionar los numerosos endemismos que ocurren en otros grupos taxonómicos. No obstante, en el país el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas menormente representado en el sistema nacional de áreas protegidas (Pizano et al 2014) haciéndose prioritario el estudio de este ecosistema y su vegetación adyacente para lograr plantear estrategias de conservación que permita proteger su biodiversidad.

Una de las áreas pobremente estudiada en la que se encuentran algunos remanentes de bosque seco tropical en Colombia, es el cañón del río Chicamocha en Santander. Esta zona es una AICA - Área de Importancia para la Conservación de la Avifauna ya que cuenta con especies endémicas y amenazadas (Franco et al 2009). Su paisaje de cañones, áreas con bosques secos, bosques riparios y otros tipos de vegetación, brindan hábitat para una alta biodiversidad, encontrando tanto especies endémicas para el Cañón, como especies de distribución restringida a bosques secos en Colombia. Entre las especies de aves endémicas para la región se encuentran dos especies amenazadas *Amazilia castaneiventris* y *Thryophilus nicefori*, así como también especies como *Icterus icterus* y *Arremon schlegeli* (Renjifo et al 2016). También hay varias especies de plantas como *Cavanillesia chicamochae*, *Zamia encephalartoides* y *Melocactus pescaderensis* entre otras (Albesiano et al 2003, Albesiano & Fernández-Alonso 2006, Albesiano & Rangel-Ch 2006, Parra et al 2010). Las características mencionadas hacen de este enclave un área prioritaria para el estudio de la avifauna, en la cual es posible estudiar las variaciones de las comunidades de aves en diferentes tipos de vegetación, un tema crucial para plantear estrategias de conservación que puedan aportar tanto a escala local como regional en la conservación de los bosques secos del Cañón del río Chicamocha.

De acuerdo con lo anterior este estudio plantea dos hipótesis que desarrollará durante este documento. La primera, que hay variaciones en composición de aves en nueve tipos de vegetación y que esta variación se relaciona con la composición y estructura de la vegetación (Gill 2010, Portillo-Quintero et al 2015, Socolar et al 2016). Y la segunda, que la avifauna está respondiendo a filtros ambientales en el hábitat, encontrando que los rasgos funcionales afectan el desempeño biológico de las especies de una comunidad y pueden en última instancia determinar su distribución en un tipo de vegetación particular (Violle et al 2007, Vandewalle et al 2010, Newbold et al 2013). Ambos capítulos aportan al entendimiento de la distribución de las comunidades de aves en diferentes tipos de vegetación en el bosque seco tropical, con la expectativa de inspirar a otros investigadores para que continúen estudiando esta región y por su puesto podamos contribuir a la conservación de las aves de uno de los ecosistemas más amenazados y menos estudiados en el mundo, los bosques secos tropicales.

## CAPÍTULO I

### Diversidad composicional de avifauna en bosque seco tropical y diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del Cañón del río Chicamocha durante la época de lluvias

#### Resumen

La marcada estacionalidad del bosque seco favorece un alto número de endemismos y especies de distribución restringida. Sin embargo, en las aves algunas especies pueden tener una distribución más amplia, aprovechando recursos de ecosistemas cercanos. Este estudio tiene como objetivo estudiar las variaciones de la avifauna en nueve tipos de vegetación distintos. El sitio de estudio se encuentra en el enclave seco del cañón del Chicamocha en Santander, Colombia. Se usaron unidades de muestra simultáneas para avifauna y vegetación para comparar la composición y estructura de diferentes tipos de vegetación. Se encontró que la zona alta corresponde con un bosque seco premontano, tiene mayor riqueza de avifauna y menor riqueza florística, mientras que la zona baja representa un bosque seco tropical, tiene menor diversidad de avifauna y alta diversidad florística. Los resultados de este estudio muestran las variaciones en la composición y estructura de las aves en diferentes tipos de vegetación, las mayores diferencias se presentaron entre las fisionomías de vegetación: bosques riparios, bosques de ladera y matorrales, las que además comparten comunidades de aves en un gradiente de altura dado entre un bosque seco tropical y un bosque seco premontano.

**Palabras clave:** aves, abundancia, riqueza, gradiente de altura y conservación del bosque seco tropical

#### Abstract

The high seasonality at dry tropical forest allows the presence of high number of endemisms and restricted species distribution. However, in birds some species may have a wider distribution, drawing on resources from nearby ecosystems. This research aims to study the changes of avifauna in nine different types of vegetation. The study site is in the dry enclave of Chicamocha Canyon in Santander, Colombia. Simultaneous sample units were used for avifauna and vegetation, registering differences in composition and structure comparing different types of vegetation. It was found that the upper zone corresponds to a premontane dry forest, has higher birdlife and lower floristic richness, while the lower zone represents a dry tropical forest, has less bird diversity and high floristic diversity. The results of this study show the variations in the birds composition and structure in different types of vegetation. The greatest differences were observed between the vegetation physiognomies riparian forests, hillside forests and scrubland, which also share communities of birds in a Gradient of height given between a dry tropical forest and a premontane dry forest.

**Keywords:** birds, abundance, richness, altitudinal gradient, Conservation tropical dry forest

## 1. Introducción

Entender la relación entre las aves y su hábitat es fundamental para plantear estrategias de conservación que permitan evitar la pérdida de especies a causa de la fragmentación acelerada que sufren hoy los bosques (Bregman et al 2014). Algunos estudios señalan que la complejidad estructural de la vegetación incrementa la heterogeneidad del hábitat y consecuentemente aumenta la diversidad de aves (Wang et al 2014). En bosque seco tanto la composición de la vegetación como la estructura son factores importantes en la selección del hábitat para las aves (Jayapal et al 2009). Sin embargo, la selección del hábitat no depende únicamente de un factor (James & Wamer 1982, Freifeld 1999), sino que está determinada por una combinación de ellos entre los que se encuentran, cobertura, diversidad y composición florística, así como estructura de la vegetación entre otros (Gillespie & Walter 2001). Por tanto, en la medida en que logremos comprender cuáles factores pueden estar determinando la selección del hábitat en las aves se podrán lograr direccionar esfuerzos hacia su conservación.

La estacionalidad en los bosques secos produce cambios tanto en la oferta de recursos como en la estructura de la vegetación ocasionando dinámicas poblacionales en las aves (Gillespie 2000). Algunas especies de aves por ejemplo pueden tener asociaciones con especies de plantas en los bosques secos de acuerdo con la estacionalidad (Almazán-Núñez et al 2015). Se ha observado que durante la época de lluvias las aves pueden alimentarse de frutos de plantas como *Ficus* sp. y *Capparis* sp. (Durán-Ramírez et al 2010), mientras que en la época seca se alimentan de frutos de árboles del género *Bursera*, complementándose entre si debido a las diferencias de su época de fructificación (Almazán-Núñez et al 2016). Las aves del género *Icterus* por su parte prefieren hábitats secos en los que haya Cactáceas columnares para alimentarse de sus flores y frutos principalmente (Soriano et al 1999). Mientras que otros estudios muestran como áreas con especies de Leguminosas pueden asociarse con mayor diversidad de avifauna (Concuera & Zavala-Hurtado 2006).

Por otra parte, la estructura de la vegetación también ha sido reconocida como un factor importante para la composición de aves (MacArthur & MacArthur 1961), e incluso puede llegar a ser un mejor indicador para la selección de hábitat en las aves que la misma composición de plantas, ya que la densidad y cobertura pueden influenciar el comportamiento de forrajeo (Müller et al 2010). Los bosques que cuentan con árboles de grandes diámetros usualmente están asociados con una compleja estructura conformada por epifitas, plantas de sotobosque y numerosos vertebrados (Lutz et al 2009). Encontrando en ellos una mayor disponibilidad de alimento, sitios de protección contra las variaciones ambientales y depredadores, así como también mayor disponibilidad de recursos para construir nidos, favoreciendo la diversidad de aves (Santa María-Rivero et al 2016).

No obstante, la estacionalidad también causa otros cambios en la vegetación, particularmente en la cobertura de herbáceas, las especies caducifolias y las lianas (Gibbs & Grant 1987, Roldán & Varela 1999). Durante las lluvias hay una mayor producción de biomasa (Hiltner et al 2016), mayor cantidad

de recursos y algunas aves inclusive sincronizan esta temporada con su reproducción (Sánchez-Azofeifa et al 2005, Vega et al 2010, Calvo-Alvarado et al 2013). La mayor oferta de alimento permite alimentar a los pichones, por lo que durante esta época además es posible observar una alta abundancia de aves (Poulin et al 1993, Brown & Cherry 2006). Contrariamente encontramos la época seca, en la cual hay escasez de agua, los árboles caducifolios pierden sus hojas y hay una menor disponibilidad de recursos para las aves (Murphy & Lugo 1986). Durante esta temporada algunas especies de aves deben moverse hacia otros tipos de vegetación en los cuales puedan encontrar agua, alimento y refugio (Vásquez et al 2009, Linares-Palomino et al 2011).

Es posible que en ecosistemas secos la diversidad de aves no esté contenida solamente en las franjas remanentes o en los pequeños parches de bosque seco existentes. Por el contrario, podría estar dependiendo de los ecosistemas más cercanos en los que se encuentran recursos complementarios como los ecosistemas riparios y montanos (Koleff et al 2008, Anderson et al 2011, Vega et al 2010). Se ha observado que durante las lluvias las aves pueden tener una distribución más amplia en comparación con la época seca en la cual están limitadas principalmente a los bosques riparios en los cuales hay una mayor disponibilidad de agua (Janzen 1988, Chan et al 2008, Gillies & St. Clair 2008, McKinnon et al 2015). Por tanto, estudiar las comunidades de aves presentes en diferentes tipos de vegetación durante la época de lluvias puede brindar información valiosa para su conservación, y servir de punto de referencia para futuros estudios que se realicen durante la época seca.

En este estudio se evaluó la diversidad composicional de las comunidades de aves observadas en nueve tipos de vegetación distintos en el enclave seco del cañón del río Chicamocha en Santander, Colombia. El objetivo es mostrar las diferencias en la composición de especies de aves asociadas con nueve tipos diferentes de vegetación. Se incluyeron dos formaciones de vegetación una en la franja alta en bosque seco premontano, y otra en la franja baja y media de bosque seco tropical. En cada franja además se tomaron tres fisionomías de vegetación bosques riparios, bosques de ladera y matorrales, para un total de nueve combinaciones. La hipótesis de este estudio es que hay diferencias en la composición de aves entre tipos de vegetación y que estas variaciones se relacionan con la composición florística y la estructura de la vegetación. También hay interés en describir las variaciones en las comunidades de aves de acuerdo con la composición, estructura y diversidad. Se probará si las variables de estructura de la vegetación como DAP y área basal pueden explicar los cambios en el número de especies y de individuos de aves, así como también si la composición de especies de árboles puede explicar estas variaciones entre tipos de vegetación. Finalmente, se quiere conocer cuales comunidades de aves están asociadas con un tipo de vegetación particular durante el periodo de lluvias. De esta manera se resalta la importancia que tienen diferentes tipos de vegetación en la conservación de las aves del bosque seco tropical remanente de el área de estudio.

## 2. Métodos

### 2.1. Área de estudio

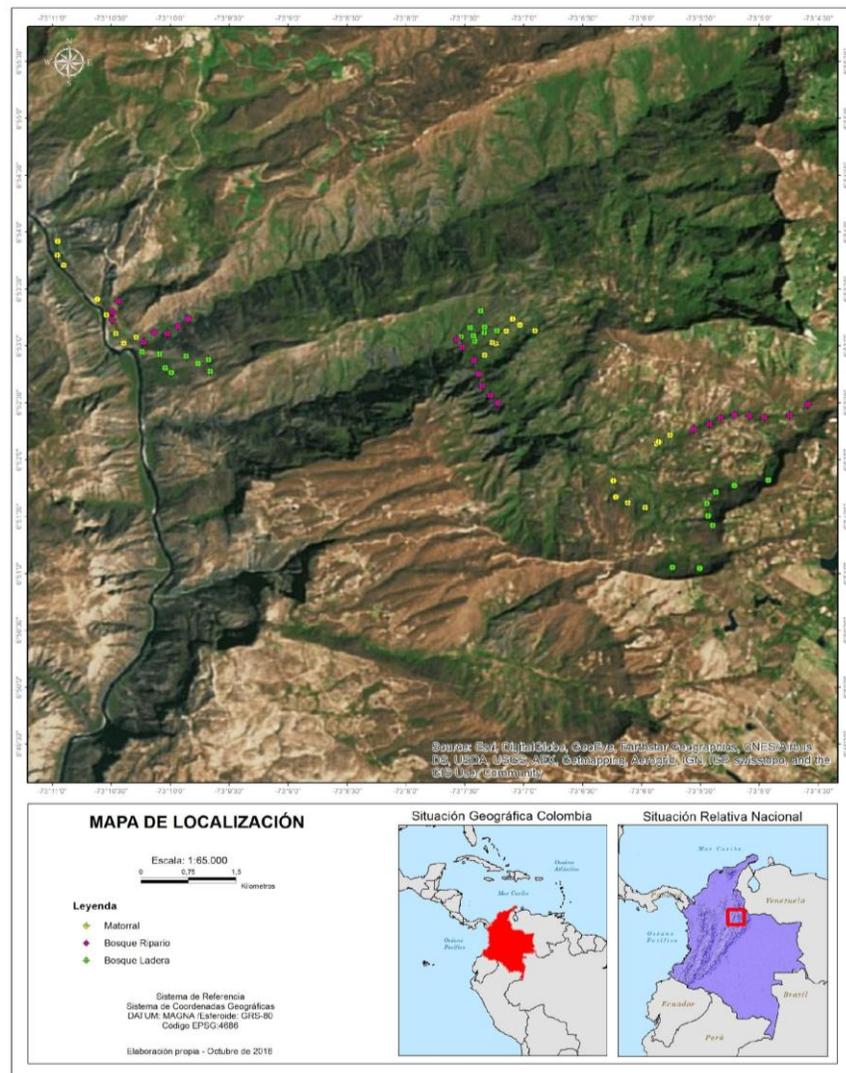
El área de estudio hace parte del enclave seco del Cañón del río Chicamocha, en el noroccidente de la cordillera Oriental de los Andes Colombianos. Se encuentra en el municipio de los Santos, cerca al río Sogamoso en el que a su vez desemboca el río Chicamocha, en las coordenadas 6°88'N y 73°17'W, departamento de Santander. Según Albesiano et al (2003), este enclave cuenta con un promedio anual de precipitación de 730.8 mm, tiene dos épocas de lluvias la primera entre abril y junio en la que recibe el 35% de la precipitación anual y la segunda, entre septiembre y octubre en la que recibe el 29% de esta. El mes más lluvioso es octubre con un promedio de 124.4 mm, el primer periodo seco se presenta entre julio y agosto y el segundo más seco entre diciembre y enero con un promedio de 11.2 mm de precipitación. Esta zona se encuentra en un rango entre los 300 y 1600 m de altura y su temperatura puede oscilar entre 21 y 40 °C en un día, con un promedio anual de 24.4 °C (Albesiano & Fernández-Alonso 2006). Este estudio se realizó desde junio hasta noviembre del 2014 periodo que coincidió con la época de lluvias.

El área de estudio cuenta con 15.000 hectáreas con dos formaciones de vegetación. La primera formación vegetal, el bosque seco tropical se encuentra en la franja de altitud baja y media entre los 300-920 msnm. Caracterizado por especies de árboles como *Haematoxylum brasiletto*, *Astronium graveolens*, *Eugenia biflora* y *Bursera simaruba* entre otras. Los suelos en esta formación vegetal son mayormente areniscas, con erosión fuerte en los que se han llevado a cabo actividades de pastoreo caprino, con áreas que han estado abandonadas entre 1-3 años. La segunda formación vegetal, el bosque seco premontano se encuentra en la franja de altitud alta entre los 1150-1580 msnm, caracterizado por especies de árboles como *Calliandra purdiaei*, *Ficus insipida*, *Myrsine guianensis* y *Vismia baccifera* entre otras. Sus suelos varían entre limnolitas y calcitas, con severa a moderada erosión, en los que se llevan a cabo actividades de pastoreo vacuno, caprino y ovino, y en algunas áreas hay cultivos como tabaco (*Nicotiana tabacum*) y maracuyá (*Passiflora edulis*), así como extracción de madera. En la franja media y baja también hay escarpes rocosos con suelo descubierto y pendientes abruptas en las que ocurren deslizamientos de suelo por erosión.

### 2.2. Criterios de selección de los sitios de muestreo

La selección de los sitios se hizo a partir de imágenes de satélite y visitas previas de campo. Dentro de los criterios de selección se incluyó: altitud, fisionomía dominante (bosque ripario, bosque de ladera y matorral), formación vegetal (bosque seco premontano o bosque seco tropical), presencia o no de cuerpos de agua, pendiente, erosión, especies dominantes de árboles y uso del suelo. A partir de estos criterios fueron seleccionados en total nueve sitios correspondientes a un tipo de vegetación distinto

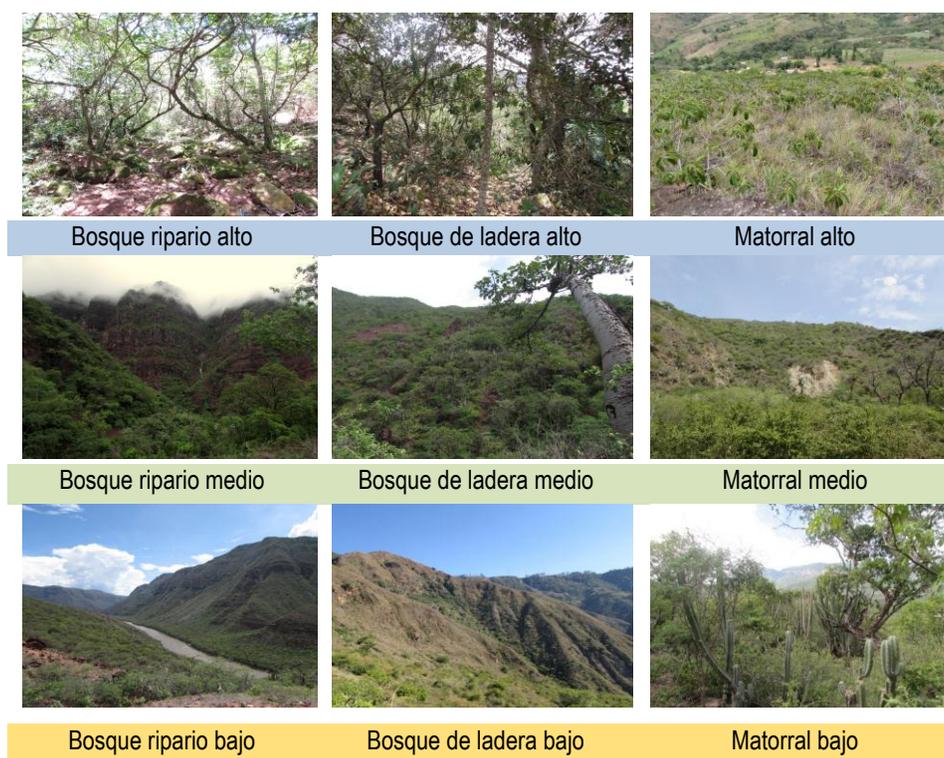
(Figura 2), en cada uno de los cuales se establecieron ocho unidades de muestreo (Figura 1). Uno de los criterios que fue tomado en cuenta para la selección de los tipos de vegetación fue la fisionomía dominante. En el área de estudio se seleccionaron tres fisionomías dominantes: Bosque ripario, bosque de ladera y matorrales, los cuales se observaron en todas las franjas altitudinales y permitieron hacer comparaciones, en total se seleccionaron nueve (9) tipos de vegetación en este estudio (Figura 2), cada tipo de vegetación pertenece a su vez a una formación de vegetación y fisionomía (Tabla 1).



**Figura 1.** Mapa del área de estudio mostrando la ubicación geográfica del sitio y 72 unidades de muestreo. Se establecieron ocho (8) unidades en tres (3) fisionomías de vegetación diferentes, los puntos de color rosa corresponden a bosques riparios, los de color verde corresponden con bosques de ladera y los puntos amarillos a vegetación de matorral. Estos puntos se establecieron en tres franjas altitudinales diferentes para un total de 24 unidades por altitud. Los puntos del lado derecho del mapa corresponden a la franja alta, los puntos que se encuentran en el medio corresponden con la franja de altitud media y los de la izquierda corresponden con la franja más baja del estudio.

Por ejemplo, los bosques riparios son franjas entre 10 y 30 m de ancho con árboles de 20 m de altura promedio que se establecen bordeando una quebrada, que varía de nombre dependiendo de la altitud. En la zona alta los sitios se establecieron en la quebrada La Purnia, en la zona media en la quebrada Honda y en la zona baja en la quebrada El Duende. La pendiente de este tipo de vegetación puede variar entre moderadamente quebrada (25-50%) y moderadamente escarpada (50-75%), en estos bosques se presenta erosión moderada a severa, con alta cantidad de hojarasca y rocas. El flujo de agua de estas quebradas es permanente durante la época de lluvias, aunque en el periodo seco es intermitente.

Los bosques de ladera bosques que se establecen en los escarpes pendientes en los que se encuentran franjas continuas con 100-200 hectáreas de bosque con árboles de 15 m de altura promedio. La pendiente de este tipo de vegetación es fuertemente escarpada (>75%), en estos bosques se presenta erosión severa y no hay cuerpos de agua, aunque durante las lluvias torrenciales se pueden formar cuerpos de agua temporales. El matorral tiene franjas entre 50-80 hectáreas de vegetación secundaria. Se establece como consecuencia del abandono de tierras productivas en las zona alta y media, aunque en la zona baja es un tipo de vegetación natural, son áreas poco extensas que tienen vegetación con una altura promedio de 7 m (Tabla 1).



**Figura 2.** Tipos de vegetación del enclave seco del cañón del río Chicamocha. Los colores corresponden con la franja altitudinal en la cual se establecieron. La franja azul es la zona alta entre 1150-1580 msnm, la franja verde es la zona media entre 641-1021 msnm y la franja amarilla es la zona baja entre 317-625 msnm.

**Tabla 1.** Características de los nueve tipos de vegetación evaluados en el cañón del río Chicamocha en Santander-Colombia

Abreviación tipo de vegetación	Franja Alta			Franja Media			Franja Baja		
	Sitio 1 BRA	Sitio 2 BLA	Sitio 3 MA	Sitio 4 BRM	Sitio 5 BLM	Sitio 6 MM	Sitio 7 BRB	Sitio 8 BLB	Sitio 9 MB
Fisionomía dominante	Bosque ripario	Bosque de ladera	Matorral	Bosque ripario	Bosque de ladera	Matorral	Bosque ripario	Bosque de ladera	Matorral
Formación vegetal	BSP	BSP	BSP	BST	BST	BST	BST	BST	BST
Altitud+	1240-1520	1400-1580	1143-1208	641-681	760-919	707-1021	337-368	430-625	317-334
Cuerpo de agua	Quebrada la Purnia	N/A	N/A	Quebrada Honda	N/A	N/A	Quebrada el Duende	N/A	N/A
Temperatura+	23-35 °C	23-35 °C	23-35 °C	26-38 °C	26-38 °C	26-38 °C	26-41 °C	26-41 °C	26-41 °C
Pendiente+	Moderadamente escarpada (25-50%)	Fuertemente escarpada >75	Moderadamente quebrada (25-50%)	Moderadamente escarpada (50-75%)	Fuertemente escarpada >75	Moderadamente escarpada (50-75%)	Moderadamente escarpada (50-75%)	Fuertemente escarpada >75	Moderadamente escarpada (50-75%)
Tipo de suelo	Limnolitas-Areniscas-Calizas	Areniscas-Arcillolitas-Calizas	Limnolitas-Areniscas-Calizas	Areniscas	Areniscas	Areniscas	Areniscas	Areniscas	Areniscas
Erosión	Moderada	Severa	Moderada	Severa	Severa	Severa	Severa	Severa	Severa
Especies dominantes de árboles	<i>Calliandra purdiaei</i> , <i>Ficus insipida</i> , <i>Myrsine guianensis</i> , <i>Vismia baccifera</i>	<i>Myrsine guianensis</i> , <i>Clusia rosea</i> , <i>Vismia baccifera</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Psidium guineense</i> , <i>Miconia serrulata</i>	<i>Astronium graveolens</i> , <i>Ficus pallida</i> , <i>Myrcia spendens</i>	<i>Haematoxylum brasiletto</i> , <i>Astronium graveolens</i> , <i>Eugenia biflora</i> , <i>Bursera simaruba</i>	<i>Platymiscium pinnatum</i> , <i>Cascabela thevetia</i> , <i>Senna pallida</i>	<i>Platymiscium pinnatum</i> , <i>Acacia farnesiana</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Prosopis juliflora</i> , <i>Pithecellobium dulce</i> , <i>Ruprechtia ramiflora</i>	<i>Acacia farnesiana</i> , <i>Parkinsonia praecox</i> , <i>Astronium graveolens</i>
Principal uso del suelo	Pastoreo vacuno, caprino y ovino; extracción de madera	Pastoreo vacuno, caprino y ovino; extracción de madera	Cultivos anteriores de <i>Nicotiana tabacum</i> , extracción de madera	Algunas áreas con ganadería intermitente y deslizamientos	Algunas áreas con pastoreo caprino y otras abandonadas 1-3 años	Algunas áreas con extracción de madera y cacería, abandonados 1-3 años	Fueron áreas de pastoreo caprino, cacería abandonadas >5 años	Fueron áreas de pastoreo caprino, cacería abandonadas >5 años	Fueron áreas de pastoreo caprino, cacería abandonadas >5 años

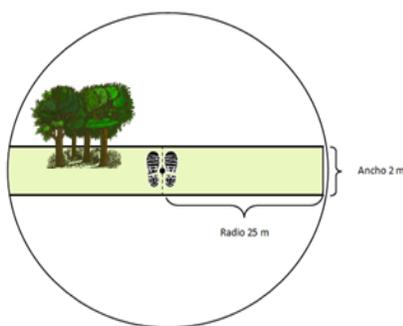
+Rango de mínimos y máximos durante el tiempo de muestreo

BSP: Bosque seco premontano, BST: Bosque seco tropical

### 2.3. Composición de aves

Para caracterizar la avifauna, se utilizó la metodología de puntos de conteo como unidad de muestra, estableciendo ocho en cada uno de los tipos de vegetación. Cada punto de conteo tenía un radio fijo de 25 m (Howe et al 1997, Rosenstock et al 2002), sobre los cuales también se hizo un transecto de vegetación (Figura 3). En cada punto se hicieron conteos con una duración de 10 minutos, tiempo en el cual se realizaron registros de observación y grabaciones de vocalizaciones con los que se detectaron los individuos por especie dentro del radio, de cada conteo se hicieron tres repeticiones en días distintos. Las observaciones fueron hechas entre las 06h00-09h30 y entre las 15h-17h30. Durante este tiempo se registraron solo aquellas aves que estuvieran usando la vegetación, sin incluir aquellas que estuvieran por fuera de los puntos o sobrevolando, el tiempo de duración de cada conteo transcurrió dos minutos después de llegar al punto (Ralph et al 1993, Reidy et al 2011).

Los datos de los puntos de conteo se registraron en cada una de las fisionomías de vegetación por franja altitudinal. Primero se hicieron ocho unidades de muestra de bosque ripario, luego ocho de bosque de ladera y luego ocho de matorral en la franja alta, repitiendo cada fisionomía cada dos días hasta completar las 24 unidades de muestra de esta franja altitudinal. Después se hizo el muestreo de las fisionomías de la franja baja y en último lugar las de la franja media, en total se hicieron 72 unidades de muestra con tres repeticiones cada una, lo que tomó tres meses completos de muestreo en toda el área de estudio.



**Figura 3.** Diseño de la unidad de muestra. Estas unidades permiten tomar datos simultáneos de vegetación y avifauna. Para árboles se hizo un transecto de 50 x 2 m y para aves un punto de conteo con radio de 25 m.

### 2.4. Caracterización de la vegetación

Para describir las características de la vegetación de cada uno de los puntos de conteo establecidos se hizo un transecto de vegetación de 50 x 2m (Figura 3). En cada transecto se midieron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho - DAP  $\geq$  10 cm, de esta manera conocer el área basal por hectárea de cada tipo de vegetación. Para la identificación de las especies de árboles se colectaron y procesaron dos muestras por cada especie (Brower et al 1990, Villarreal et al 2006,). Este levantamiento de vegetación se llevó a cabo en el mismo

periodo en el que se hizo el levantamiento de la información de avifauna, por tanto, el primer día de muestreo en cada sitio fue dedicado al levantamiento de vegetación, y los tres restantes al conteo de aves.

Las muestras fueron identificadas usando como referencia los listados de plantas de bosque seco (Albesiano et al 2003, Albesiano & Fernández-Alonso 2006, Albesiano & Rangel-Ch 2006, Pizano et al 2014), fotografías del herbario virtual de bosques secos de Colombia ([https://www.flickr.com/groups/herbario\\_virtual\\_bosques\\_secos\\_de\\_colombia/](https://www.flickr.com/groups/herbario_virtual_bosques_secos_de_colombia/)), el Herbario Nacional Colombiano (<http://www.biovirtualunaedu.co/ICN/>), así como la colaboración de expertos botánicos que han trabajado en la zona de estudio (C.I. Pinzón y J. Pinto).

### **3. Análisis de datos**

Para evaluar la hipótesis planteada en este capítulo y mostrar las variaciones en la composición de aves entre nueve tipos de vegetación se hicieron análisis de diversidad alfa y beta, se evaluaron los cambios en las variables de estructura de la vegetación, y además la relación de estas variables de estructura con las comunidades de aves, planteando los siguientes análisis de datos:

#### **3.1.1. Diversidad alfa**

ESTIMADORES DE DIVERSIDAD NO PARAMÉTRICOS: para estimar el número de especies de aves y árboles presentes en los diferentes tipos de vegetación se usaron estimadores de riqueza no paramétricos ACE y CHAO 1, los cuales están basados en la abundancia de las especies para cada tipo de vegetación (Hortal et al 2006). El estimador ACE se obtiene a partir de aquellas especies que tienen 10 o menos individuos en una muestra. Mientras que el estimador CHAO 1 está basado en el número de singletons (un individuo en la muestra) y dobletons (dos individuos en la muestra); entre mayor sea el número de singletons en la muestra, para un número de dobletons, mayor será la diferencia entre las especies observadas y la riqueza verdadera para el ensamble muestreado (Chazdon et al 1998). Estos estimadores se calcularon usando el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013 - <http://purl.oclc.org/estimates>). Se evaluaron las diferencias en el número de individuos y el número de especies con la prueba paramétrica Anova para las aves y la prueba no paramétrica de Friedman para árboles, entre cada uno de los nueve tipos de vegetación (Zar 1996). También, se analizaron los cambios en el número de individuos por especie de aves por tipo de vegetación a partir de la prueba no paramétrica de Friedman, para lo anterior se seleccionaron las especies que tuvieran más de 10 registros en cada tipo de vegetación. A partir de lo anterior, se le asignó a cada especie una fisionomía en la cual principalmente se observó durante este estudio, las fisionomías pueden ser bosques y/o matorrales.

CURVAS RANGO ABUNDANCIA DE AVES: este análisis solo se hizo para las comunidades de aves en cada uno de los nueve tipos de vegetación. A partir del número de individuos por especie se construyeron curvas rango abundancia para cada tipo de vegetación, organizándolas en grupos por fisionomías de vegetación para comparar (bosque ripario, bosque de ladera y matorral). Estas curvas se compararon con cuatro modelos rango-abundancia de especies según Gotelli & Graves (1996), entre ellos: vara partida, normal logarítmico, serie logarítmico y serie geométrico, usando el programa PAST (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Este análisis permitió entender de manera general la distribución de los recursos para las comunidades de aves (Magurran 2004, Izsák & Povoine 2012) en cada tipo de vegetación. Finalmente, las especies se ordenan por tipo de vegetación de acuerdo con su rango de abundancia.

MEDIDAS PARAMÉTRICAS DE DIVERSIDAD: se calcularon los índices de diversidad Simpson y Shannon, para conocer las diferencias tanto en árboles como en aves entre tipos de vegetación. Según Magurran (2004), estos índices permiten saber cómo aquellas comunidades que son dominadas por una o dos especies son menos diversas que aquellas en las que hay varias especies con abundancias similares. Por su parte, el índice de dominancia de Simpson mide la diversidad tomando en cuenta las especies y su abundancia, encontrando que a medida que la riqueza y la equidad de especies se incrementa, la diversidad también lo hace (Simpson 1949). Mientras que, el índice de Shannon asume que todas las especies tienen igual peso y que están representadas en una muestra aleatoria (Shannon 1948), complementándose entre sí.

### 3.1.2. Diversidad beta

COMPLEMENTARIEDAD Y SIMILARIDAD ENTRE TIPOS DE VEGETACIÓN: los índices de similaridad permiten expresar las diferencias o similitudes entre comunidades de acuerdo con la composición de especies, estos índices se pueden calcular a partir de datos de presencia/ausencia de las especies o de la abundancia (Chao et al 2005). Para este estudio, se evaluó tanto las especies de árboles como de aves tomando en cuenta la abundancia de cada especie a partir del índice Bray & Curtis (1957), usando el análisis promedio entre grupos, que toma la distancia promedio entre todos los grupos; con el que además se construyeron grupos a partir de la similaridad de las comunidades entre tipos de vegetación. Los análisis anteriores se llevaron a cabo usando el programa PAST (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Para las especies de aves también, se evaluó la tasa de recambio de especies entre tipos de vegetación utilizando el índice de diversidad beta  $\beta$ -3 (Williams 1996), considerando su desempeño en gradientes altitudinales (Lennon et al 2001, Koleff et al 2003, Gaston et al 2007). Este índice cuantifica la magnitud de especies que gana o pierde una muestra, lo que permite entender los cambios de especies entre los diferentes tipos de vegetación y su relación con aquellos en los que hay menor cantidad de especies.

### 3.1.3. Variables de la vegetación

DIÁMETRO A LA ALTURA DEL PECHO Y ÁREA BASAL: para conocer las diferencias en la estructura de la vegetación a partir de los datos del diámetro a la altura del pecho (DAP) que fueron tomados en cada transecto de vegetación se calculó el área basal, valores que fueron evaluados con la prueba no paramétrica de Friedman (Zar 1996).

VALOR DE IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS ESPECIES DE ÁRBOLES: así mismo, los valores del área basal permitieron calcular el índice de valor de importancia ecológica (IVI) de las especies de árboles en cada tipo de vegetación, logrando conocer así cuales especies de árboles son las que mayor aportan al tipo de vegetación de acuerdo con el diámetro de su tronco y el número de individuos (Cottam & Curtis 1956), las variables anteriores fueron calculadas a partir de las siguientes fórmulas según Brower et al (1993):

$$\text{Área basal} = \pi * \text{DAP}^2/4$$
$$\text{Índice de valor de importancia ecológica - IVI} = \text{DRi} + \text{Fri} + \text{CRi}$$

(DRi: Densidad relativa, Fri: Frecuencia relativa y CRi: Cobertura relativa)

### 3.1.4. Comunidades de aves y tipos de vegetación

Para evaluar la posible relación entre el número de individuos y de especies de aves y árboles en cada uno de los tipos de vegetación se hizo un análisis multidimensional y se estimaron modelos lineares generalizados.

ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL: los análisis de ordenamiento muestran los datos desde el espacio dimensional que estos ocupan, buscando la mejor manera en la cual se organiza su estructura. Este método tiene un buen desempeño en gradientes incluso si la diversidad beta es alta, elige una representación gráfica de las relaciones de una comunidad, de acuerdo con sus generalidades y no requiere que los datos tengan una distribución normal, ordenando los datos en un espacio definido de acuerdo con la matriz completa del estudio. Este análisis permite conocer las relaciones más cercanas entre las especies de aves y los diferentes tipos de vegetación mostrando de manera gráfica las similitudes entre comunidades (McCune & Grace 2002).

MODELOS LINEARES GENERALIZADOS: permiten relacionar la distribución de una variable dependiente con una variable respuesta a partir de una función. En este estudio se evaluaron dos variables respuesta: número de especies y número de individuos de aves, y su relación con las siguientes variables: número de especies de árboles, número de individuos de árboles, diámetro a la altura del pecho o DAP, área basal, altura y tipo de vegetación. A partir de los modelos estimados usando la distribución de Poisson, se seleccionaron las variables que mayor contribuyen a la explicación de la variable respuesta de acuerdo con sus valores de probabilidad

$p$  en un modelo saturado. Desde el cual se parte para descartar las variables que menos contribuyen a la variable respuesta, lo anterior siguiendo el principio de la navaja de Ockham se selecciona el mejor modelo conformado con las variables significativas (Agresti 2015), la estimación de los modelos y selección de variables se hizo usando el lenguaje de programación R (R Core Team 2016).

## 4. Resultados

### 4.1. Diversidad alfa de aves

ESTIMADORES DE DIVERSIDAD NO PARAMÉTRICOS: se obtuvieron 2702 registros en total durante los conteos hechos en este estudio, los que corresponden a 107 especies distribuidas en 33 familias de aves. Los estimadores no paramétricos ACE y CHAO 1 mostraron valores cercanos al número de especies observado, con una representatividad del 94% en promedio para todos los tipos de vegetación muestreados (Anexo 1), indicando que el esfuerzo del muestreo fue suficiente para lograr una muestra representativa de las comunidades de aves de cada tipo de vegetación. Las familias con el mayor número de especies en todos los tipos de vegetación fueron Tyrannidae (19 spp.), Thraupidae (11 spp.), Emberizidae (8 spp.), Trochilidae y Parulidae (7 spp. cada una), así como Columbidae, Cuculidae e Icteridae (6 spp. cada una). Entre estas familias de aves se incluyen 4 especies endémicas, 8 especies casi endémicas (Chaparro-Herrera et al 2013) y 8 especies migratorias para Colombia.

El análisis de varianza (Anova) mostró diferencias significativas tanto en el número de especies  $F_{8,71}=3.93$ ,  $P=0.008$  como en el número de individuos  $F_{8,71}=9,34$ ,  $P=0.001$  entre los tipos de vegetación muestreados (Tabla 2 y 3). El mayor número de especies se observó en el bosque de ladera de la franja media (21 spp.), mientras que el menor valor estuvo en el bosque ripario de la franja media (9 spp.). Por otra parte, el mayor número de individuos se observó en el matorral de la franja baja (46 indiv.) y el menor en el matorral de la franja media (12 indiv.). Sin embargo, al indagar en cada tipo de vegetación algunas franjas altitudinales y fisionomías de vegetación no mostraron diferencias significativas.

**Tabla 2.** Número de especies e individuos de aves promedio y los valores máximos y mínimos para cada uno de los nueve tipos de vegetación evaluados en el enclave seco del cañón río del Chicamocha.

	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
Especies	14±3,0 <sup>a</sup>	9±2,8 <sup>ab</sup>	10±4,3 <sup>b</sup>	16±3,5 <sup>ab</sup>	12±2,1 <sup>ab</sup>	14±3,4 <sup>ab</sup>	17±5,9 <sup>a</sup>	17±5,3 <sup>a</sup>	14±3,6 <sup>ab</sup>
Min	9	5	4	12	10	9	9	12	10
Max	19	12	19	22	16	17	27	29	21

Los valores promedio observados ± la desviación estándar

Las letras significan comparaciones con la prueba paramétrica Anova ( $P>0,05$ ), letras iguales indican que no hay diferencias, letras distintas indican diferencias entre tipos de vegetación.

Tanto el número de individuos como el número de especies de aves varía con el tipo de vegetación, cambios que además se relacionan con la altitud. El número de especies fue similar en los tres bosques de ladera (BLA, BLM y BLB), mientras que los bosques riparios y los

matorrales mostraron un menor número de especies en la franja baja (Tabla 2 y 3). Por otra parte, el número de individuos no varía en los bosques riparios, mientras que en los bosques de ladera y matorrales cambia en la franja baja, en la cual hay un mayor número.

**Tabla 3.** Número de especies e individuos de aves promedio y los valores máximos y mínimos para cada uno de los nueve tipos de vegetación evaluados en el enclave seco del cañón río del Chicamocha.

	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
Especies	23±7,7 <sup>b</sup>	15± 5,6 <sup>bc</sup>	23±8,9 <sup>bc</sup>	25± 7,1 <sup>bc</sup>	21±5,0 <sup>bc</sup>	29±8,3 <sup>b</sup>	31±8,2 <sup>b</sup>	34±12 <sup>ab</sup>	46± 8,5 <sup>a</sup>
Min	12	6	14	16	14	21	19	17	34
Max	36	21	42	36	28	40	41	50	60

Los valores promedio observados ± la desviación estándar

Las letras significan comparaciones con la prueba paramétrica Anova ( $P>0,05$ ), letras iguales indican que no hay diferencias, letras distintas indican diferencias entre tipos de vegetación.

De manera complementaria se evaluaron las diferencias en el número de individuos por especie entre tipos de vegetación. Tan solo 66 de las 107 especies de aves observadas contaron con registros suficientes para el análisis con 10 registros por tipo de vegetación (Tabla 4). A partir de estos análisis se encontró que un 15% de las 60 especies de aves tiene diferencias significativas en el número de individuos entre los tipos de vegetación muestreados. Entre estas especies se deben resaltar aquellas que se observaron solo en bosque (ripario y ladera) como *Amazona ochrocephala*, *Dendroplex picus* y *Megarynchus pitangua*, así como también aquellas especies que se observaron solo en los matorrales como *Colinus cristatus*, *Columbina talpacoti*, *Pyrocephalus rubinus*, *Todirostrum cinereum*, *Thraupis episcopus* y *Volatinia jacarina*.

**Tabla 4.** Listado de las especies que mostraron diferencias significativas en el número de individuos entre tipos de vegetación. A cada especie se le asignó además la fisionomía dominante en la que fueron observadas en este estudio. El valor de probabilidad corresponde a la prueba no paramétrica de Friedman  $p > 0,05$ .

Orden	Familia	Especie	Probabilidad	Fisionomía
GALLIFORMES	Odontophoridae	<i>Colinus cristatus</i>	0,007	Matorral
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	<i>Rupornis magnirostris</i>	0,007	Bosque y matorral
COLUMBIFORMES	Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>	0,027	Matorral
CUCULIFORMES	Cuculidae	<i>Tapera naevia</i>	0,000	Bosque y matorral
PSITTACIFORMES	Psittacidae	<i>Amazona ochrocephala</i>	0,015	Bosque
PASSERIFORMES	Furnariidae	<i>Dendroplex picus</i>	0,006	Bosque
	Tyrannidae	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	0,021	Matorral
		<i>Todirostrum cinereum</i>	0,020	Matorral
		<i>Myiozetetes cayanensis</i>	0,025	Bosque y matorral
		<i>Pitangus sulphuratus</i>	0,055	Bosque y matorral
		<i>Megarynchus pitangua</i>	0,055	Bosque
	Thraupidae	<i>Thraupis episcopus</i>	0,000	Matorral
		<i>Tangara vitriolina</i>	0,000	Bosque y matorral
	Incertae Sedis*	<i>Saltator striatipectus</i>	0,000	Bosque y matorral
	Emberizidae	<i>Volatinia jacarina</i>	0,007	Matorral
		<i>Arremon schlegeli</i>	0,000	Bosque y matorral

CURVAS RANGO ABUNDANCIA DE AVES: la distribución de abundancia de las comunidades presentes en cada tipo de vegetación se evaluó mediante curvas de rango abundancia. Estas curvas se ajustaron a dos modelos de distribución, el primero vara partida y el segundo serie

logarítmica (Tabla 5). De esta manera, las comunidades de aves de la franja alta se ajustaron mejor al modelo de abundancia vara partida, el cual pertenece a la formación vegetal del bosque seco premontano. Por otra parte, los tres tipos de vegetación de la franja baja se ajustaron al modelo de serie logarítmica, lo que ocurre principalmente en la formación vegetal de bosque seco tropical en este estudio. Finalmente, los tipos de vegetación como el bosque de ladera y el matorral de la franja media se ajustan al modelo serie logarítmica, mientras que el bosque ripario de la franja media se ajusta al modelo vara partida (Figura 5).

**Tabla 5.** Modelos de abundancia evaluados en cada uno de los tipos de vegetación presentes en el enclave seco del cañón del río Chicamocha en Santander. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

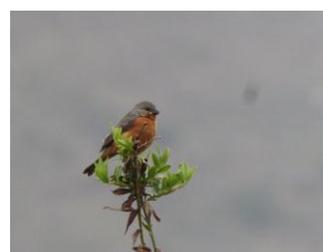
	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
Modelo	Vara partida	Vara partida	Serie log	Vara partida	Serie log	Serie log	Vara partida	Serie log	Serie log
Alpha	--	--	10,7	--	17,4	13,2	--	19,5	13,5
x	--	--	0,961	--	0,919	0,966	--	0,948	0,975
Chi <sup>2</sup>	3,35	5,03	14,87	15,5	4,8	19,12	2,814	7,717	18,43
p	1	0,99	0,82	0,99	1	0,89	1	1	0,97



*Saltator striatipectus*



*Pitangus sulphuratus*



*Sporophila minuta*



*Amazilia castaneiventris*



*Myiarchus apicalis*



*Arremon schlegeli*



*Hemitriccus margaritaceiventer*

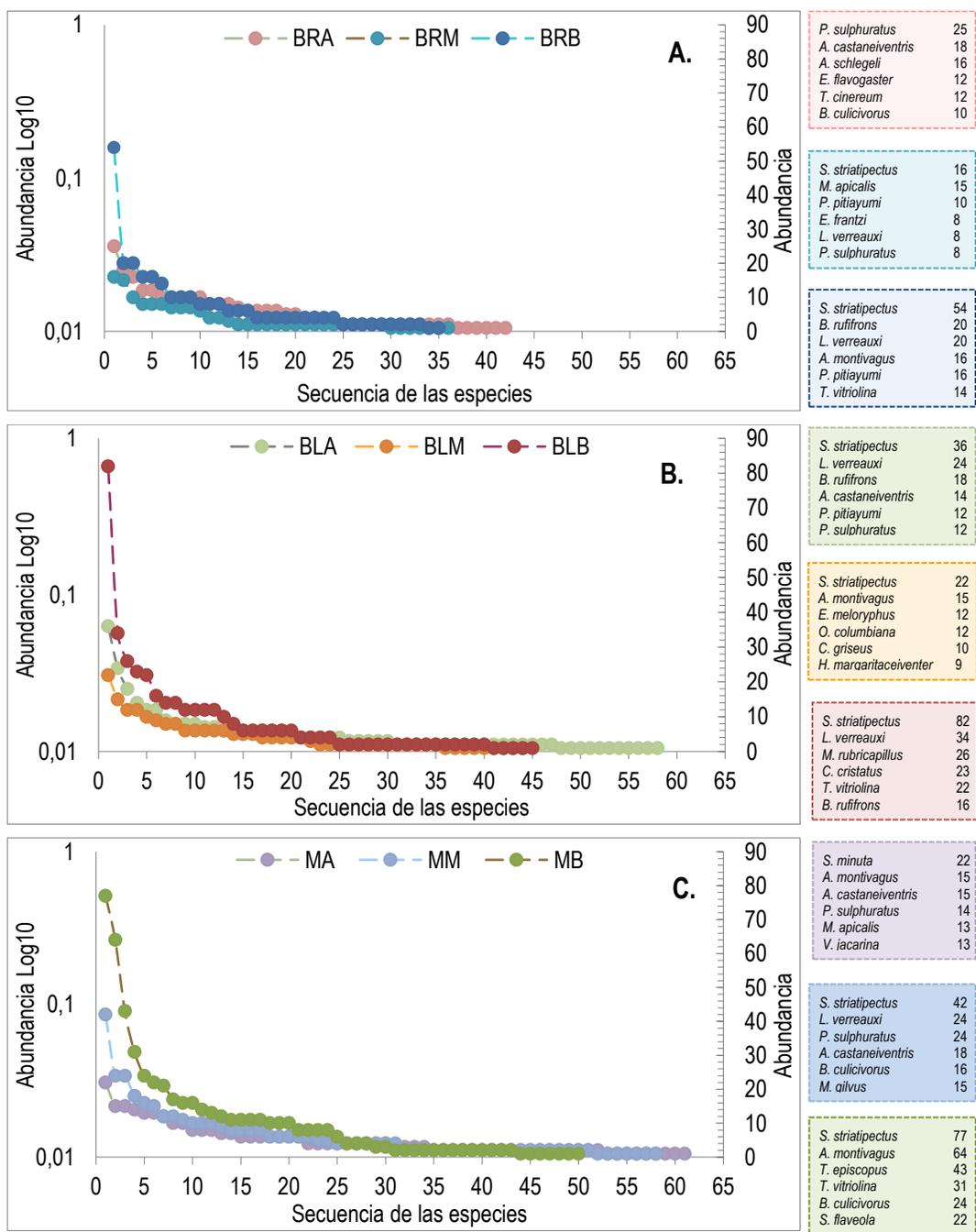


*Euscarthmus meloryphus*



*Leptotila verreauxi*

**Figura 4.** Especies de aves más abundantes en el enclave seco del cañón del río Chicamocha, Santander.



**Figura 5.** Curvas rango abundancia de especies de aves presentes en nueve tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha. Las curvas se agruparon por fisionomía de vegetación para evaluar las diferencias en la distribución de sus abundancias, de esta manera **A.** bosques riparios, **B.** bosques de ladera y **C.** matorrales en cada una de las cuales están representadas las franjas altitudinales. Los cuadros de la derecha corresponden con el color de cada curva y en ellos se encuentra el nombre de las seis especies más abundantes en cada tipo de vegetación, cada una de las curvas de rango abundancia de las especies de aves coincide con un modelo de abundancia. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

Se presentaron variaciones en el número de individuos por especie en cada tipo de vegetación. Entre estas especies que se registraron en todos los tipos de vegetación se encuentran *Saltator striatipectus*, *Pitangus sulphuratus*, y *Sporophila minuta*. Aunque es importante mencionar otras especies como por ejemplo el colibrí *Amazilia castaneiventris* endémico y amenazado, así como la especie casi endémica *Myiarchus apicalis* y el *Arremon schlegeli* otra especie amenazada entre otras especies también abundantes para la región (Figura 4 y 5).

MEDIDAS PARAMÉTRICAS DE DIVERSIDAD: se obtuvieron valores diferenciales para cada uno de los índices de diversidad, los cuales varían con el tipo de vegetación (Tabla 6). Los tipos de vegetación que presentaron los menores valores de diversidad fueron los bosques (ripario y ladera) de la franja baja, mientras que los tipos de vegetación que presentaron la mayor diversidad de aves fueron los matorrales de la franja alta. Es importante mencionar la baja diversidad que mostraron los bosques riparios (entre 42-32 especies) a pesar de ser la fisionomía de vegetación con mayor disponibilidad de agua. Así mismo, los bosques de ladera mostraron una diversidad intermedia entre los matorrales y los bosques riparios (entre 38-53 especies), siendo los matorrales los que cuentan con mayor diversidad (entre 47-55 especies).

**Tabla 6.** Índices de diversidad de especies de aves en diferentes tipos de vegetación. Se presentan los valores de dos índices de diversidad complementarios entre sí. El primero, el índice de dominancia de Simpson en el que el mayor valor de diversidad es uno y el menor es cero. Y segundo, el índice de Shannon que le da igual probabilidad a todas las especies, entre mayor sea su valor mayor será la diversidad de especies para cada tipo de vegetación. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

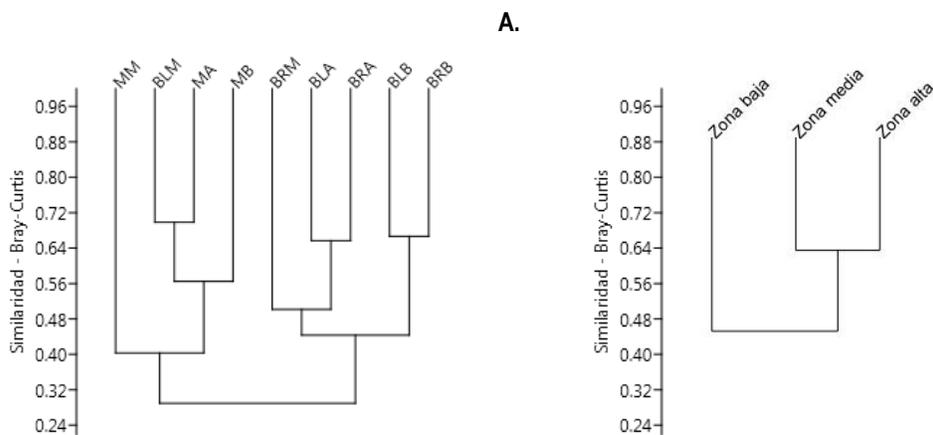
Tipos de vegetación	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
Especies	42	39	32	53	41	38	55	52	47
Individuos	197	141	215	195	166	207	246	250	375
Simpson	0,962	0,954	0,943	0,969	0,958	0,947	0,970	0,963	0,951
Shannon	3,463	3,339	3,126	3,71	3,423	3,233	3,753	3,599	3,361

#### 4.2. Diversidad beta de aves

COMPLEMENTARIEDAD Y SIMILARIDAD DE COMUNIDADES DE AVES ENTRE TIPOS DE VEGETACIÓN: a partir del análisis de agrupamiento se obtuvieron dos grupos, el primero para las especies de bosque y el segundo para las especies de los matorrales (Figura 8-A), aunque también se observó similitud entre franjas de altitud (Figura 8-B). Es importante mencionar que, aunque se identifican dos grupos (bosques y matorrales), también hay diferencias entre tipos de vegetación. Por ejemplo, el bosque de ladera de la franja media, tiene una composición de aves similar a los matorrales. Así mismo, dentro del grupo de bosque, el tipo de vegetación bosque ripario de franja media tiene una composición distinta a los demás grupos. Al parecer la mayor similitud en las comunidades de aves se encuentra

entre las franjas de altitud alta y baja, pero la franja media puede estar compartiendo especies de aves de ambas alturas.

Este análisis se complementó a partir del índice de Williams con el cual se evaluó la similaridad entre las comunidades de aves de cada uno de los tipos de vegetación. De esta manera, se obtuvieron valores para este índice entre 0,1 y 0,3 siendo este último el valor más alto de recambio de especies (Tabla 7). A partir de este índice fue posible observar patrones en el recambio de especies. Por ejemplo, los mayores cambios en la composición de especies están entre los tipos de vegetación con mayores diferencias, los bosques riparios de la franja alta y los matorrales de la franja baja ( $\beta\text{-3} = 0,356$ ).



**Figura 6.** Dendrogramas de similitud de especies de aves entre sitios de muestreo. **A.** Similaridad de las comunidades de aves en cada uno de los tipos de vegetación y **B.** Similaridad de las comunidades de aves por franja de altitud. El dendrograma se construyó usando el algoritmo de Bray-Curtis que toma en cuenta el número de individuos para cada especie, con el análisis promedio entre grupos. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

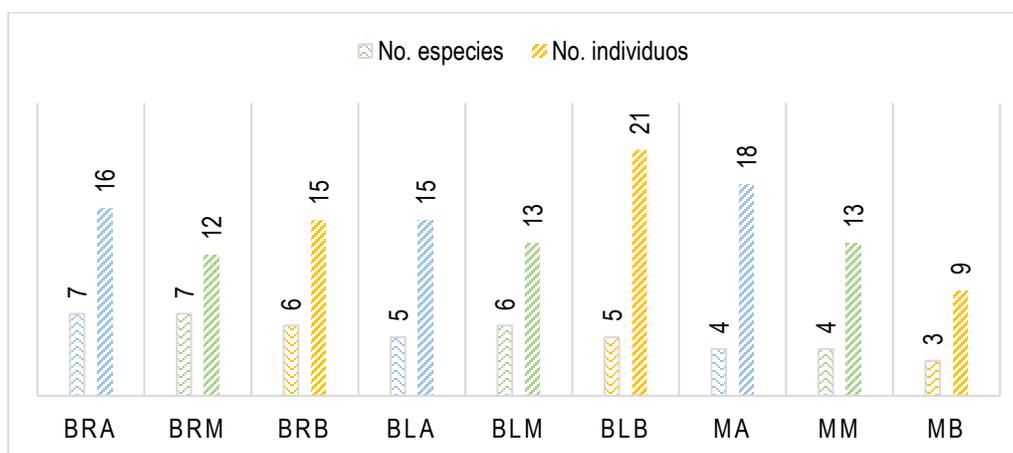
Por otra parte, llama la atención que el recambio de especies entre las mismas fisionomías de vegetación sea bajo. Por ejemplo, entre el bosque ripario de la franja alta y el bosque ripario de la franja baja ( $\beta\text{-3} = 0,192$ ), estas dos comunidades particularmente podrían ser distintas por sus diferencias en altitud, sin embargo, comparten una buena parte de sus especies (Tabla 7). De igual manera, las mayores diferencias se observaron entre fisionomías de vegetación opuestas, bosques y matorrales, por ejemplo, y que además se encuentran en altitudes distintas, franja alta y franja baja. Por lo que las mayores similitudes se encuentran entre fisionomías de vegetación más no entre franjas de altitud.

**Tabla 7.** Índice de diversidad beta Williams en nueve tipos de vegetación presentes en el cañón del río Chicamocha en Santander. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

Tipos de vegetación	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
BRA	0	0,22222	0,19231	0,13115	0,33333	0,33333	0,29487	0,2973	0,35616
BRM	0,22222	0	0,23529	0,17188	0,34921	0,35	0,23611	0,30667	0,34722
BRB	0,19231	0,23529	0	0,13115	0,24074	0,26923	0,1791	0,22388	0,25397
BLA	0,13115	0,17188	0,13115	0	0,22059	0,23188	0,32099	0,31169	0,31169
BLM	0,33333	0,34921	0,24074	0,22059	0	0,24074	0,25676	0,2973	0,33803
BLB	0,33333	0,35	0,26923	0,23188	0,24074	0	0,21429	0,23529	0,27692
MA	0,29487	0,23611	0,1791	0,32099	0,25676	0,21429	0	0,1791	0,1791
MM	0,2973	0,30667	0,22388	0,31169	0,2973	0,23529	0,1791	0	0,1875
MB	0,35616	0,34722	0,25397	0,31169	0,33803	0,27692	0,1791	0,1875	0

### 4.3. Diversidad alfa de árboles

ESTIMADORES DE DIVERSIDAD NO PARAMÉTRICOS: en total se hicieron 72 transectos de vegetación en los cuales se encontraron 1147 árboles de los que se colectaron 233 muestras, compuestas por 90 especies que pertenecen a 36 familias. El porcentaje de representatividad promedio de las especies de árboles en todos los tipos de vegetación fue del 83.53% (Anexo 2). Cada tipo de vegetación mostró diferencias tanto en el número de individuos como en el número de especies (Figura 7). El mayor número de individuos de árboles por transecto se encontró en el bosque de ladera de la franja baja (21 indiv), mientras que el menor estuvo en el matorral de esta misma franja (9 indiv). Un comportamiento similar se observó en el número de especies, el mayor valor se estuvo en el bosque ripario de la franja media (25 spp.) y el menor en los matorrales de la franja baja (11 spp.) encontrando valores intermedios entre los diferentes tipos de vegetación.



**Figura 7.** Número de individuos y especies de árboles en nueve tipos de vegetación en el enclave seco del Cañón del río Chicamocha – Santander. Las barras de colores corresponden con cada franja de altitud. Azul – franja alta, verde – franja media y amarillo – franja baja. La primera barra en cada tipo de vegetación es el número de individuos y la segunda el número de especies. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

En todos los tipos de vegetación muestreados las familias con mayor número de especies fueron: Leguminosae (20 spp.), Myrtaceae (7 spp.), Malvaceae, Moraceae, Melastomataceae (5 spp. cada una), Euphorbiaceae y Apocynaceae (4 spp. cada una). Las familias con mayor número de individuos fueron Leguminosae (375 indiv.), Anacardiaceae (125 indiv.), Myrtaceae (76 indiv.), Moraceae (72 indiv.) y Myrsinaceae (54 indiv.) (Anexo 4). Al evaluar las diferencias en el número de individuos con la prueba no paramétrica Friedman se encontraron diferencias significativas en el número de individuos  $\chi^2 F=21,234 P=0,0001 gl=8$ , mientras que en no hubo diferencias en el número de especies de árboles entre tipos de vegetación  $\chi^2 F=4,957 P=0,242 gl=8$ .

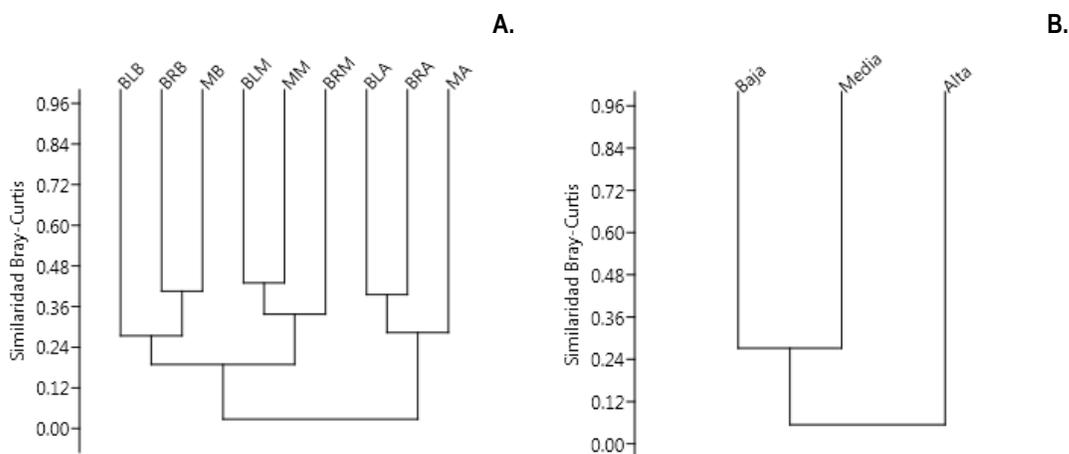
MEDIDAS PARAMÉTRICAS DE DIVERSIDAD: se estimaron los índices de diversidad de Simpson y Shannon, la mayor diversidad se obtuvo en el bosque ripario de la franja media, el bosque de ladera de la franja alta y el matorral de la franja media (Tabla 8). Mientras que la menor diversidad de árboles se encontró en el bosque ripario y el matorral de la franja baja, así como también el bosque de ladera de la franja media.

**Tabla 8.** Índices de diversidad de especies de árboles. Se presentan los valores de dos índices de diversidad complementarios entre sí. El primero, el índice de dominancia de Simpson en el que el mayor valor de diversidad es uno y el menor es cero. Y segundo, el índice de Shannon que le da igual probabilidad a todas las especies, entre mayor sea su valor mayor será la diversidad de especies para cada tipo de vegetación. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

	BRA	BRM	BRB	BLA	BLM	BLB	MA	MM	MB
Individuos	7	7	6	5	6	5	4	4	3
Especies	16	12	15	15	13	21	18	13	9
Simpson	0.856	0.893	0.856	0.897	0.844	0.890	0.877	0.902	0.833
Shannon	2.456	2.685	2.342	2.572	2.227	2.618	2.299	2.607	2.003

#### 4.4. Diversidad beta de árboles

COMPLEMENTARIEDAD Y SIMILARIDAD DE COMUNIDADES ENTRE TIPOS DE VEGETACIÓN: a partir del índice de similaridad de Bray-Curtis se construyeron tres grupos en los cuales se agrupan las especies de árboles presentes en cada tipo de vegetación (Figura 8). Es importante mencionar que, aunque se compartan especies entre fisionomías de vegetación (bosques y matorral), en las especies de árboles el patrón que se observó de manera general es la similaridad es por franja de altitud, aunque, cada uno de los tipos de vegetación además mostró similitudes en el interior de cada franja. En la franja media, por ejemplo, se comparten especies entre el bosque de ladera y el matorral mientras que, la composición del bosque ripario es diferente de los sitios anteriores en esta altitud. En la franja baja en cambio hay mayor similaridad entre el bosque ripario y el matorral, mientras que el bosque de ladera tiene una composición distinta. Por último, en la franja alta la composición de especies del bosque de ladera y el bosque ripario es similar mientras que el matorral cuenta con especies distintas.



**Figura 8.** Dendrogramas de similitud de especies de árboles entre sitios de muestreo. **A.** Similaridad de las comunidades de árboles en cada uno de los tipos de vegetación y **B.** Similaridad de las comunidades de árboles por franja de altitud. El dendrograma se construyó usando el algoritmo de Bray-Curtis que toma en cuenta el número de individuos para cada especie, con el análisis de promedio de grupos. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

#### 4.5. Variables de la vegetación

DIÁMETRO A LA ALTURA DEL PECHO Y ÁREA BASAL: los valores del diámetro a la altura del pecho muestran diferencias principalmente entre fisionomías de vegetación. En general los árboles que conforman los bosques (ripario y de ladera) cuentan con un mayor diámetro en sus troncos. Mientras que, en los matorrales se observaron árboles con un menor diámetro en comparación con los bosques (Figura 6). Los valores del área basal de cada tipo de vegetación mostraron diferencias significativas  $\text{Chi}^2\text{F}=7,645$   $P=0,044$   $gl=8$ . La mayor área basal promedio la tiene el bosque ripario de la franja media ( $10,7 \pm 6,0$   $\text{m}^2/\text{ha}$ ), un valor intermedio en el bosque de ladera de la franja baja ( $4,7 \pm 3,3$   $\text{m}^2/\text{ha}$ ) y el más bajo en los matorrales de la franja alta ( $0,4 \pm 0,2$   $\text{m}^2/\text{ha}$ ).

VALOR DE IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS ESPECIES DE ÁRBOLES: para esta variable los mayores valores se encontraron en aquellas especies con un alto número de individuos y/o área basal (Tabla 9), presentándose variaciones en las especies con mayor importancia ecológica en cada tipo de vegetación.

*Árboles de bosques riparios:* en esta fisionomía de vegetación las especies con los mayores valores de importancia ecológica fueron *Anacardium excelsum* (Caracolí) y *Ficus insipida* (Caucho) con grandes diámetros, y pocos individuos. Así como también especies con diámetros intermedios como *Platymiscium pinnatum* (Trébol) y, con especies con diámetros pequeños como *Calliandra purdiaei* (Carbonero), ambos con un alto número de individuos por transecto de vegetación. *Árboles de bosques de ladera:* en este bosque por otra parte se encontraron especies de árboles como *Cavanillesia chicamochae* (Ceiba barrigona) con pocos individuos, pero con un diámetro muy grande. Especies de diámetros intermedios como *Bursera graveolens* (Indio desnudo) y *Bursera simaruba* (Carate) que tienen pocos individuos, y que además tienen una categoría de amenaza en la IUCN.

Así como también hubo especies con numerosos individuos como *Haematoxylum brasiletto* (Brasil) que contaron con diámetros pequeños. **Árboles de matorrales:** en esta fisionomía se encontraron especies de árboles como *Miconia albicans* (Tuno), *Myrsine guianensis* (Cucharo), *Acacia farnesiana* (Cabrero) y *Astronium graveolens* (Abuelo), las cuales cuentan con un alto número de individuos y diámetros pequeños.



*Anacardium excelsum*



*Cavanillesia chicamochae*

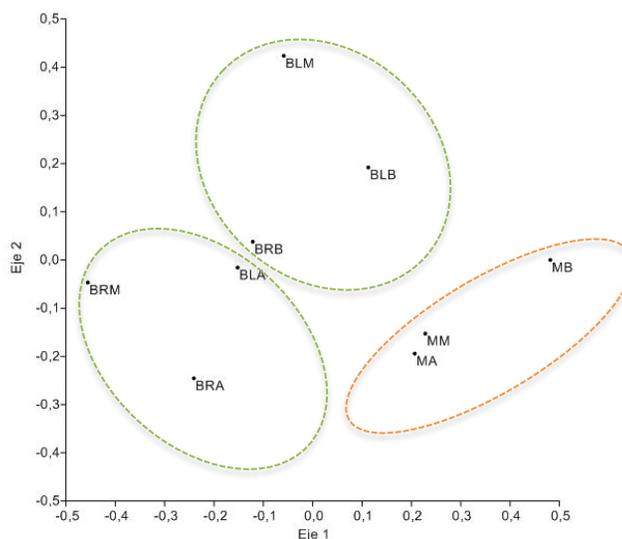


*Haematoxylum brasiletto*

**Figura 9.** Algunas de las especies de árboles con mayor índice de valor de importancia ecológica -IVI observadas en el enclave seco del cañón del río Chicamocha – Santander

#### 4.6. Comunidades de aves y tipos de vegetación

ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL (nMDS): a partir de este análisis se lograron analizar las principales afinidades de las especies de aves con los diferentes tipos de vegetación. De esta manera, las mayores afinidades se encontraron entre las fisionomías de bosque y entre los matorrales (Figura 10), las cuales se comparten entre franjas altitudinales.



**Figura 10.** Análisis de escalamiento multidimensional (nMDS) de las especies de aves y sus afinidades en nueve tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha en Santander. En el análisis se muestran que los tipos de vegetación tienen similitudes en la composición de sus comunidades de acuerdo con la fisionomía de vegetación principalmente, encontrando dos grupos, las especies de bosques (riparios y laderas) encerrado en la línea punteada verde y las especies de los matorrales encerradas en la línea punteada naranja, en este análisis de ordenación fueron usadas distancias euclidianas. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

**Tabla 9.** Valores promedio de las variables de vegetación y las especies con mayor índice de valor de importancia ecológica en el enclave seco del cañón del río Chicamocha. Las iniciales corresponden a cada tipo de vegetación, BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

		No. especies	No. individuos	DAP (cm)	Área basal m <sup>2</sup> / ha	Especies con mayor Índice de valor de importancia (IVI)	
B R A	Promedio	7,5±1,41	18,38±3,11	40,9 ± 19,0	5,0±4,7	<i>Anacardium excelsum</i>	24.06
	Min	6	14			<i>Calliandra purdiaei</i>	12.97
	Max	10	23			<i>Ficus insipida</i>	6.36
						<i>Myrsine guianensis</i>	4.84
						<i>Acrocomia aculeata</i>	4.48
B R M	Promedio	6,87±2,9	15,5±9,87	67,9 ± 28,6	10,7±6,0	<i>Cavanillesia chicamochae</i>	21.85
	Min	3	3			<i>Anacardium excelsum</i>	9.47
	Max	11	24			<i>Astronium graveolens</i>	8.82
						<i>Ficus pallida</i>	7.95
						<i>Myrcia splendens</i>	4.05
B R B	Promedio	6,12±1,72	21,25±6,54	43,4 ± 13,3	6,9±4,4	<i>Ficus insipida</i>	10.69
	Min	3	34			<i>Platymiscium pinnatum</i>	10.24
	Max	7	13			<i>Albizia guachapele</i>	8.57
						<i>Acacia farnesiana</i>	7.95
						<i>Guazuma ulmifolia</i>	6.85
B L A	Promedio	5,12±0,99	12,63±5,65	35,9 ± 24,5	3,8±8,1	<i>Anacardium excelsum</i>	22.6
	Min	4	4			<i>Ficus insipida</i>	8.64
	Max	7	21			<i>Myrsine guianensis</i>	8.18
						<i>Clusia rosea</i>	7.96
						<i>Vismia baccifera</i>	5.87
B L M	Promedio	5,87±2,41	16,5±3,50	30,9 ± 11,5	1,9±1,9	<i>Platymiscium pinnatum</i>	12.06
	Min	3	12			<i>Bursera graveolens</i>	6.06
	Max	11	22			<i>Bursera simaruba</i>	5.36
						<i>Astronium graveolens</i>	4.73
						<i>Haematoxylum brasiletto</i>	4.68
B L B	Promedio	5,5±2,97	15,0±6,34	53,7 ± 26,0	4,7±3,3	<i>Cavanillesia chicamochae</i>	66.95
	Min	2	7			<i>Haematoxylum brasiletto</i>	44.45
	Max	11	25			<i>Guazuma ulmifolia</i>	35.08
						<i>Pseudobombax septenatum</i>	26.45
						<i>Bursera simaruba</i>	25.85
M A	Promedio	4,37±0,74	12,5±5,21	18,6 ± 3,6	0,4±0,2	<i>Miconia albicans</i>	12.65
	Min	4	6			<i>Myrsine guianensis</i>	10.89
	Max	6	21			<i>Psidium guineense</i>	10.13
						<i>Byrsonima crassifolia</i>	9.60
						<i>Cecropia peltata</i>	7.93
M M	Promedio	4,25±1,38	9,5±4,72	27,8 ± 20,9	2,1±3,6	<i>Acacia farnesiana</i>	20.80
	Min	2	2			<i>Annona squamosa</i>	11.07
	Max	6	18			<i>Astronium graveolens</i>	9.75
						<i>Bursera simaruba</i>	9.20
						<i>Cascabela thevetia</i>	5.59
M B	Promedio	3,21±1,35	12,75±6,1	28,7 ± 12,0	1,5±1,7	<i>Acacia farnesiana</i>	19.81
	Min	2	7			<i>Parkinsonia praecox</i>	16.66
	Max	6	23			<i>Ruprechtia ramiflora</i>	9.64
						<i>Astronium graveolens</i>	8.71

Valores promedio por transecto de vegetación (± desviación estándar)

MODELOS LINEARES GENERALIZADOS: a partir de un modelo saturado se obtuvieron las variables significativas que aportan a la explicación de las variables respuesta (Tabla 10). Para la variable

número de individuos de aves las variables con mayores probabilidades fueron altura, número de especies de árboles, tipo de vegetación y número de especies de aves. Mientras que para la variable número de especies las variables que más aportan en su explicación fueron tipo de vegetación y altura.

**Tabla 10.** Modelos lineales generalizados. Se presentan los valores de la probabilidad de las variables que mayor aportan a la explicación de las variables respuesta número de individuos de aves y número de especies de aves del mejor modelo.

Var dependiente/ Var respuesta	Número de individuos de aves			Número de especies de aves	
	Gl	F	P	F	P
Tipo de vegetación	6	13.497	0.0001	4.3716	0.0010
Franja de altitud	2	11.602	0,0005	4.0477	0.0225
No. especies de árboles	1	9.439	0.0032	0.6424	0.4260
Número de individuos de árboles	1	0.0784	0.7804	0.2007	0.6557
DAP	1	1.2680	0.2647	0.0166	0.8979
Área basal	1	0.4056	0.5266	0.6792	0.4131

## 5. Discusión

Las comunidades de aves del enclave seco del cañón del río Chicamocha mostraron cambios en composición, estructura y diversidad en los diferentes tipos de vegetación. Se presentaron diferencias significativas en el número de individuos y de especies encontrando los mayores valores en la franja alta y media, y los menores en la franja baja. Las curvas rango abundancia respondieron a dos modelos de distribución de especies, en la franja alta a un modelo de vara partida mientras que en la franja baja a un modelo de serie logarítmica. De igual manera, algunas de las especies más abundantes que fueron observadas en este estudio responden a categorías de amenaza y endemismo, resaltando la importancia de esta área para su conservación. Los índices de diversidad de especies mostraron que la franja baja correspondiente a un bosque seco tropical y tiene una menor diversidad en comparación con la franja alta que es un bosque seco premontano. Sin embargo, el resultado más sobresaliente de este estudio indica que las mayores diferencias en la composición de especies de aves está entre fisionomías de vegetación (por ejemplo, bosques riparios vs matorrales), dentro de las cuales se comparten especies incluso entre tipos de vegetación establecidos entre franjas altitudinales diferentes. Por otra parte, el número de especies de árboles no mostró diferencias entre tipos de vegetación, encontrando una mayor diversidad en la franja alta y media, así como también se observó que la similitud en la composición de especies de árboles varía de acuerdo con la altitud, destacando algunas especies de árboles por su abundancia y alto valor de importancia ecológica. Las variables que mejor explican las diferencias en el número de especies de aves fueron el tipo de vegetación y la altitud, mientras que las diferencias en el número de individuos se explican mejor a partir del tipo de vegetación, la altitud y el número de especies de árboles, descartando las variables de estructura de la vegetación como el DAP y el área basal Este es el primer estudio llevando a cabo en el enclave seco del cañón del río Chicamocha, que describe variaciones en la composición de las comunidades de aves y árboles en diferentes tipos de vegetación. El cual aporta a la conservación de las aves del bosque seco tropical al destacar la importancia que tiene el bosque seco

premontano, las diferentes fisionomías de vegetación y la diversidad de especies de árboles durante la época de lluvias.

La composición de especies obtenida en este estudio representa un 76% de los registros que otros estudios obtuvieron en bosques secos tropicales (Herzog & Kessler 2002, Vásquez et al 2009, Losada-Prado & Molina-Martínez 2011) y un 25% más que el registrado en bosques transicionales con bosque seco premontano (Cárdenas et al 2003, Sáenz et al 2006). Es importante mencionar que el número de especies para el cañón del río Chicamocha es mayor al presentado en este estudio, ya que no se incluyeron las aves que fueron observadas de manera ocasional en los análisis, con las cuales hay un total de 146 especies, incluyendo aves acuáticas. A pesar de lo anterior este número es particularmente bajo en comparación al número de especies estimado para los bosques secos del norte de Sur América, que incluye a 174 especies (Stotz et al 1996) y para el bosque seco tropical del Tolima-Colombia con 297 especies (Losada-Prado & Molina-Martínez 2011). Los estudios anteriores registraron todas las aves que fueron observadas incluyendo aquellas que estuvieran sobrevolando o usando una cobertura diferente a la del punto de conteo, lo que puede explicar los valores más altos en comparación con los obtenidos en este estudio. Aunque puede haber otras variables ambientales que estén afectando la diversidad de aves en esta región y que no fueron evaluadas en este estudio, entre ellas las fuertes variaciones ambientales del Cañón.

Así mismo, el número de especies de aves varía con el tipo de vegetación, cambios que encontramos se relacionan con la altitud. En este estudio se muestran diferencias significativas entre franjas altitudinales con un mayor número de especies en la franja alta en comparación con un menor número en la franja baja. Algunos estudios en bosques húmedos demuestran que la riqueza de especies disminuye con la altitud y que hay diferencias en la composición de las comunidades de aves. Lo que se atribuye principalmente a los cambios en el área de bosque, disminución de invertebrados y variaciones en las condiciones ambientales (Terborgh 1971, Rahbek 1997, Blake & Loiselle 2000). En bosque seco por otra parte estas variaciones en la riqueza de especies además pueden estar relacionadas con la disponibilidad de agua (Poulin et al 1993, Dirzo et al 2011, Gómez & Robinson 2014). Es posible que en el bosque seco al igual que en otros bosques tropicales el agua y la temperatura sean factores determinantes en la distribución de las aves en gradientes altitudinales (McCain 2009). Por lo que las condiciones de temperatura y disponibilidad de agua de la franja baja tengan influencia en la riqueza de aves (Espinosa & Cabrera 2011, Ribeiro et al 2017), y que, por tanto, a pesar de que durante el periodo de lluvias las comunidades de aves tengan una distribución más amplia que en la época seca (McKinnon et al 2015), haya un menor número de especies tolerantes a estas condiciones extremas.

A pesar de las variaciones mencionadas con la altitud y su posible relación con variables ambientales, un patrón interesante que se observó en este estudio fueron las similitudes composicionales presentadas entre fisionomías de vegetación, similitudes compartidas entre altitudes (Tabla 7). Del total de especies registradas en este estudio (107 spp.) tan solo un 11% contaron con registros únicos para una fisionomía de vegetación (Bosques riparios, bosques de ladera y/o matorrales). Encontrando que las especies de aves comparten fisionomías de vegetación, observando un 67% de las aves en

los bosques, compartiendo bosques de ladera y riparios, mientras que un 33% solo fueron observadas en los matorrales. Estos resultados son similares a lo obtenido por Cárdenas et al (2003) y Losada-Prado & Molina-Martínez (2011), quienes encontraron que en las comunidades de aves de bosque seco hay unas especies de áreas cerradas como bosque y otras de áreas más abiertas con menor cobertura boscosa.

De igual manera, se presentaron diferencias en el número de especies entre las fisionomías de vegetación, siendo los bosques de ladera los más diversos en comparación con los bosques riparios que fueron menos diversos. No obstante, llama la atención que sean los bosques de ladera los que cuenten con una mayor riqueza de aves (17 spp.), en comparación con los matorrales (16 spp.) y los bosques riparios (11 spp.). Los bosques riparios por su parte, son considerados corredores clave para las aves en bosque seco fragmentado, ya que funcionan como piedras de paso entre coberturas de vegetación (Gillies et al 2011). Estos bosques tienen una mayor diversidad de especies como consecuencia de la complejidad estructural de su vegetación, siendo claves en el establecimiento de áreas protegidas en una escala local y regional (Knopf & Samson 1994, Bennett et al 2014). En este estudio, los bosques de ladera sorprendentemente albergan la mayor parte de las especies del área de estudio, resultados que pueden ser explicados por la mayor diversidad florística con la que esta fisionomía cuenta en comparación con los bosques riparios y matorrales (Tabla 5).

La menor riqueza de aves en bosques riparios probablemente esté relacionada con la transformación de la vegetación y la escasez de agua, las cuales son una consecuencia del uso del recurso hídrico que le dan las poblaciones humanas cercanas a estas áreas riparias (Janzen & Robertson 2001). Durante este estudio, estos bosques contaron con pastoreo caprino y bovino, así como también se observaron mangueras que toman el agua y disminuyen el caudal de las quebradas. En ecosistemas secos los recursos hídricos son fundamentales tanto para las comunidades humanas como para la biodiversidad, estas áreas son usadas como fuentes de agua para el desarrollo de diferentes actividades, entre ellas para el mantenimiento del ganado. Algunos de los estudios hechos en este tipo de sistemas muestran que la diversidad y estructura de la vegetación aumenta, en la medida en que aumenta la distancia de las fuentes de agua (Landsberg et al 2003). Aunque las comunidades de aves, por ejemplo, muestran una respuesta particular, ya que tienen un pico de diversidad en distancias intermedias, lo que responde a un gradiente entre la fuente de alimento, el agua y los cambios en la vegetación (Macchi & Grau 2012). No podemos con certeza asegurar que la menor cantidad de especies se relacione con estas actividades ya que el objetivo de este estudio no nos permitió evaluar estos cambios. Sin embargo, se hace un llamado a los investigadores y autoridades ambientales para que se fomente en estos bosques planes de restauración ecológica para mejorar la diversidad y estructura de la vegetación. En bosque seco tropical la composición de especies de vegetación se ha demostrado que es fundamental para evitar sequías (Arthur & Dech 2016), siendo por tanto una pieza clave tanto para la conservación de las aves de bosque seco como para el bienestar de las comunidades humanas.

El número de individuos por especie también mostró diferencias de acuerdo con las fisionomías de vegetación. Se encontraron diferencias significativas entre los bosques de ladera y los matorrales,

mientras que los bosques riparios no mostraron diferencias, siendo además el bosque con el menor número de individuos (Tabla 3 y 4). Así mismo, se encontraron especies que se restringen a una sola fisionomía de vegetación, entre estas aquellas que se observaron solo en bosque (ripario y ladera) como *Amazona ochrocephala*, *Dendroplex picus* y *Megarynchus pitangua*, así como también aquellas especies que se observaron solo en los matorrales como *Colinus cristatus*, *Columbina talpacoti*, *Pyrocephalus rubinus*, *Todirostrum cinereum*, *Thraupis episcopus* y *Volatinia jacarina*. Registros que concuerdan con lo observado por otros autores como Losada & Molina (2011) y Santamaría-Rivero et al (2016).

Es importante continuar indagando acerca de las variaciones en el número de individuos por especie entre fisionomías de vegetación. En bosques secos deciduos, por ejemplo, se ha encontrado que en áreas abiertas como matorrales hay un mayor número de individuos pertenecientes a especies generalistas principalmente. Por otra parte, las áreas boscosas tienen menor densidad de especies especialistas y una alta diversidad de árboles (Khan 2017). En este estudio solo se logró obtener datos suficientes para hacer el análisis de abundancia por especie para un 61% de las aves observadas, porcentaje en el que además no están incluidas las especies ocasionales. Por lo que es posible que haciendo un estudio que tenga una mayor duración en el tiempo se logren capturar estos patrones de abundancia y se obtenga información para un mayor número de especies especialistas de bosque. Siendo estos patrones uno de los aspectos fundamentales para entender los requerimientos de hábitat de las especies de aves que aportan enormemente en el establecimiento de un área protegida en la región y en los bosques secos tropicales (Brambilla et al 2017).

Las comunidades de aves de los diferentes tipos de vegetación se ajustaron a modelos de abundancia distintos, los que además están relacionados con la altitud. La franja alta se ajustó a un modelo de vara partida mientras que la franja baja se ajustó mejor a un modelo de serie logarítmica (Tabla 5). Estos modelos muestran que en la franja alta la distribución de la abundancia de las especies es más equitativa, encontrando una mayor disponibilidad de recursos que le brindan a cada especie recursos para su nicho. Por otra parte, la franja baja se ajustó mejor a un modelo serie logarítmica, en el cual las comunidades de aves son pequeñas, hay una mayor proporción de especies raras y una menor cantidad de especies abundantes (Magurran 2004). En este último modelo además hay una condición particular que puede estar dominando la ecología del ensamble de esta comunidad, lo que ocurre principalmente en la formación vegetal de bosque seco tropical en este estudio (Izsák & Povoine 2012). De igual manera, al comparar los registros de especies más abundantes se observaron especies similares a las registradas por Losada-Prado & Molina-Martínez (2011) en bosque seco, entre las que se incluyen *Saltator striatipectus*, *Pitangus sulphuratus*, *Sporophila minuta*, así como también especies únicas para la región del cañón del río Chicamocha como *Amazilia castaneiventris*, *Myiarchus apicalis* y *Arremon schlegeli*. Aunque no se evaluó como influyen las condiciones ambientales en la abundancia de las especies. Es posible que como se discutió anteriormente las condiciones extremas de la franja baja sean una variable que permita entender estas variaciones en la estructura de las comunidades aves. De igual manera, es necesario complementar la información

que fue obtenida en este estudio con información de la estación seca para hacer comparaciones más certeras.

En cuanto al recambio de especies, los análisis de comunidades de aves en cada tipo de vegetación mostraron los valores de recambio más bajos entre fisionomías de vegetación similares (Tabla 7). Este resultado es muy valioso para el planteamiento de un área protegida en la región, ya que se comparten especies de aves entre la franja alta que corresponde a un bosque seco premontano con las aves de franja baja que corresponde con un bosque seco tropical. Aunque no se observaron aves que estuvieran restringidas a una única franja de altitud, la familia Icteridae, por ejemplo, contó particularmente con un alto número de especies en la franja baja. Un resultado que llama la atención ya que en este estudio se muestra que la composición de árboles varía con la altitud, por lo que hay diferencias en la composición florística entre franjas altitudinales (Figura 8). Además, aunque no se evaluaron las interacciones entre las aves y los recursos ofrecidos por la vegetación, otros estudios han demostrado que ciertas especies de flora pueden favorecer la presencia de algunas especies de aves (Almazán-Núñez 2015, Almazán-Núñez 2016). Por lo que es necesario continuar estudiando las interacciones entre las aves y las plantas para lograr comprender cuáles especies de plantas pueden ser claves para la avifauna del bosque seco tropical, especialmente aquellas que se encuentren amenazadas y/o que sean endémicas, ya que pueden estarse presentando interacciones más específicas que requieren medidas de manejo para su conservación.

Un resultado que sorprendió fue el aporte no significativo de las variables de estructura de la vegetación a la explicación de la variación de las variables respuesta de las aves (Número de individuos y número de especies). Se encontraron diferencias significativas tanto en el DAP como en el área basal entre tipos de vegetación, siendo los bosques (riparios y de ladera) quienes contaron con árboles de mayor área basal en comparación con los matorrales. Algunos estudios han demostrado la importancia que tiene la complejidad estructural de la vegetación para las aves (Sitters et al 2016). Atribuyendo a estas variables una mayor cantidad de especies de aves favorecidas por la diversidad de recursos como alimento, percha y nidificación, entre otros (Corcuera & Zavala-Hurtado 2006). No obstante, al relacionar las variables de DAP y área basal con el número de especies y el número de individuos de aves entre tipos de vegetación, estas variables no mostraron un aporte significativo en una de nuestras hipótesis planteadas, y que esta relacionada con la estructura de la vegetación (Tabla 9). No obstante, antes de descartar esta hipótesis deben evaluarse otras variables de estructura de la vegetación que en este estudio no fueron incluidas. Las que además pueden favorecer la diversidad composicional de las aves, entre ellas la altura de los árboles y su cobertura (Bojorges-Baños & López-Mata 2006, Müller et al 2010). De igual manera, vale la pena incluir en los análisis otras formas de vida de vegetación como herbáceas, arbustos y epífitas, las que pueden además variar con la estacionalidad y que en este estudio no fueron evaluadas (Pizano et al 2014).

Por otra parte, es interesante haber encontrado en este estudio un aporte significativo por parte del número de especies de árboles en el número de individuos de aves (Tabla 10). Al parecer es posible

que una mayor diversidad de árboles favorezca la abundancia de las aves, por lo que este hallazgo le aporta al desarrollo de la primera hipótesis que fue planteada en este estudio. Es importante continuar estudiando las especies de árboles que en este estudio registraron los valores más altos de importancia ecológica, una variable que incluye tanto la abundancia de la especie como el tamaño de la misma, las cuales sirven de punto de partida para que otras investigaciones contribuyan en entender como la composición florística puede estar influyendo en las comunidades de aves. Otros estudios realizados en ecosistemas han demostrado que una alta diversidad florística puede favorecer la abundancia de las aves, aportando recursos para sostener comunidades más diversas en paisaje agroforestales (Sáenz et al 2006).

Finalmente, vale la pena mencionar que en este estudio fueron observadas tanto especies de aves que pertenecen a alguna categoría de amenaza en la IUCN como también aves endémicas y casi endémicas para Colombia, y los resultados obtenidos aportan enormemente como estrategias para su conservación. Según Renjifo et al (2016) entre las especies que se encuentran en alguna categoría de amenaza incluidas *Amazilia castaneiventris* (EN-VU), *Thryophilus nicefori* (CR-EN-VU), *Arremon schlegeli* (VU) e *Icterus icterus* (VU). De igual manera, se observaron además de las dos especies anteriormente mencionadas, otras especies endémicas para el país según Chaparro-Herrera et al (2014), entre ellas *Ortalis columbiana*, *Amazilia cyanifrons* y *Myiarchus apicalis*. Así como también especies casi endémicas como *Forpus conspicillatus*, *Chlorostilbon gibsoni*, *Chlorostilbon poortmani*, *Thamnophilus multistriatus*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Tangara vitriolina* y *Arremon atricapillus*.

A partir de lo anterior se resalta la posible dependencia que tienen las aves a una fisionomía de vegetación particular. Y aunque en el área del enclave seco del cañón del río Chicamocha aún no haya una figura de conservación establecida, aunque se han adelantado estudios para su declaratoria (Serrano et al 2009). Las futuras áreas protegidas que se establezcan en los remanentes de bosque seco tropical, deben incluir un área de conservación más amplia que incluya tanto las franjas altas como las bajas, garantizando una mayor extensión de hábitat y diversidad florística para las aves del enclave seco del cañón del río Chicamocha.

## **Agradecimientos**

Esta investigación fue financiada por la beca otorgada por la Fundación Conserva, que hizo parte del convenio de colaboración N°5212094 entre ECOPETROL, Fundación Estación Biológica Guayacanal, Fundación Chimbilako y Fundación Conserva. Este estudio se realizó con el permiso de colecta No. 0284 otorgado por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales. Agradezco a todos aquellos que participaron apoyando la toma de datos como asistentes de campo Javier Ayala, Cecilia García y a Holman Durán. Agradezco enormemente a Alexandra Delgadillo y a la fundación Conserva así como a Germán Camargo y la fundación Guayacanal, sin ustedes la toma de datos en campo no hubiese sido posible. También quiero reconocer los aportes sobre los métodos de análisis de datos a Alberto Ramírez, Juan Manuel Pech y Luis Fernando García. A la revisión de estilo a Camilo Alejo, y en los valiosos aportes en la escritura, análisis, revisión de estilo del manuscrito y director de la investigación

Luis Miguel Renjifo. A mis evaluadores María Ángela Echeverry y Nicolás Urbina por sus valiosas observaciones. Así mismo, quiero agradecer de manera muy especial a todos aquellos que me apoyaron emocionalmente, a mi buen amigo Sergio Collazos, a la Mandala Trófica a mi familia por su comprensión y apoyo incondicional, y a mi hijo quien es siempre la fuerza.

## Literatura citada

Agresti, A. 2015. Foundations of Linear and Generalized Linear Models. First edition. Wiley Series in Probability and Statistics. New Jersey. 472p.

Albesiano, S. & Fernández-Alonso, J.E. 2006. Catálogo comentado de la flora vascular de la franja tropical (500-1200m) del cañón del río Chicamocha (Boyacá-Santander, Colombia). Primera parte. *Caldasia* 28:23-44.

Albesiano, S. & Rangel-CH, J.O. 2006. Estructura de la vegetación del Cañón del río Chicamocha, 500-1200m; Santander-Colombia: una herramienta para la conservación. *Caldasia* 28:307-325.

Albesiano, S., Rangel-CH, O. & Cadena, A. 2003. La Vegetación del Cañón del río Chicamocha (Santander-Colombia). *Caldasia* 25:73-99.

Almazán-Núñez, R.C., Arizmendi, M.C., Eguiarte, L.E. & Corcuera, P. 2015. Distribution of community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 31: 57-68.

Almazán-Núñez, R.C., Eguiarte, L.E., Arizmendi, M.C. & Concuera, P. 2016. *Myarchus* flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in a Mexican dry forest. *PeerJ*. 4:e2126; DOI 10.7717/peerj.2126

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.

Arthur, C.M. & Dech, J.P. 2016. Species composition determines resistance to drought in dry forest of Great Lakes – St. Lawrence forest region of central Ontario. *Journal of Vegetation Science* 27:914-925.

Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez, G.M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren, A., Arteaga, J.C., Aymard, G., Castaño, A., Ceballos-Mago, N., Cogollo, A., Cuadros, H., Delgado, F., Devia, W., Dueñas, H., Fajardo, L., Fernández, A., Fernández, M.A., Franklin, J., Freid, E.H., Galetti, L.A., Gonto, R., González-M, R., Graveson, R., Helmer, E.H., Idárraga, A., López, R., Marcano-Vega, H., Martínez, O., Maturo, H.M., McDonald, M., McLaren, K., Melo, O., Mijares, F., Moggi, V., Molina, V., Moreno, N., Nassar, J.N., Neves, D., Oakley, L., Oatham, M., Olvera-Luna, A.R., Pezzini, F., Reyes, F., Ríos, M.E., Rivera, O., Rodríguez, N., Rojas, N., Särkinen, T., Sánchez, R., Smith, M., Vargas, C., Villanueva, B., Pennington, T. Plant diversity patterns in neotropical dry forest and their implications. *Science* 253:1383-1387.

Bennett, A.F., Nimmo, D.G. & Radford, J.Q. 2014. Riparian vegetation has disproportionate benefits for landscape-scale conservation of woodland birds in highly modified environments. *Journal of Applied Ecology* 51: 514-523.

Bojorges-Baños, J.C & López-Mata, L. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 235-249.

Brambilla, M., Ilahiane, L., Assandri, G., Ronchi, S. & Bogliani, G. 2017. Combining habitat requirements of endemic bird species and other ecosystem services may synergistically enhance conservation effort. *Science of the Total Environments* 586: 206-214.

Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325–349.

Bregman, T.P., Sekercioglu, C.H. & Tobias, J.A. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biology Conservation*. 169: 372-383.

Brower, J., Zar, J. & Von Ende, C. 1990. Transect sampling. Pp. 87-99 In *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.

Brown, D.R. & Sherry, T.W. 2006. Behavioral Response of Resident Jamaican Birds to Dry Season Food Supplementation. *Biotropica* 38: 91-99.

Calvo-Alvarado, J., Sánchez-Azofeifa, A. & Portillo-Quintero, C. 2013. Neotropical seasonally dry forests. Pp. 488–500 in Levin, S. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Second edition, Waltham Academic Press, US.

Chan, E.K., Yu, Y., Zhang, Y. & Dudgeon, D. 2008. Distribution Patterns of Birds and Insect Prey in a Tropical Riparian Forest. *Biotropica* 40: 623-629.

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R. K. & Shen, T. 2005. Un nuevo método estadístico para la evaluación de la similitud en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia. *Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza* 4:85 - 96.

Chaparro-Herrera, S., Galvis, M.A., Córdoba-Córdoba, S. & Sua-Becerra, S. 2013. Listado actualizado de las aves endémicas y casi-endémicas de Colombia. *Biota Colombiana* 14:235-272.

Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. & Guariguata, M.R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Pp. 285–309 in *Forest Biodiversity Research, Monitoring, and Modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies*. (eds. Dallmeier, F. & Comiskey, J.). Parthenon Publishing, Paris, France.

Concuera, P. & Zavala-Hurtado, J.A. 2006. The influence of vegetation on bird distribution in dry forest and oak woodlands of western Mexico. *Journal of Tropical Biology* 54: 657-672.

Cottam, G. & Curtis, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451- 460.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., González L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión. 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Durán–Ramírez C.A., Fonseca–Juárez R.M. & Ibarra–Manríquez G. 2010. Estudio florístico de Ficus (Moraceae) en el estado de Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 239–262.

Espinosa, C.I. & Cabrera, O. 2011. What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian DryForests in Southern Ecuador?. *Biotropica* 43:15-22.

Fajardo, L., González, V., Nassar, J., Lacabana, P., Portillo, C., Carrasquel, F. & Rodríguez, J.P. 2005. Tropical dry forests of Venezuela: characterization and current conservation status. *Biotropica* 37:531–546. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00071.x

Franco, A. M., Devenish, C., Barrero, M. C. & Romero, M. H. 2009. Colombia. Pp. 135 –148 in Devenish, C., Diaz, D.F., Clay, R.P., Davidson, I. & Yezpez, I. (eds.). *Important Bird Areas Americas – Priority sites for biodiversity conservation*. Birdlife International Ecuador.

Freifeld, H.B. (1999) Habitat relationships of forest birds on Tutuila island, America Samoa. *Journal of Biogeography* 26:1191-1213.

García, H., Corzo, G., Isaacs, P. & Etter, A. 2014. Pp. 228-251 in: Bosque seco tropical en Colombia. Pizano, C. & García, H. (eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá D.C. Colombia.

Gaston, K. J., Davies, R.G., Orme, C.D., Olson, V.A., Thomas, G.H., Ding, T.H., Rasmussen, P.C., Lennon, J.J., Bennett, P.M., Owens, I.P. & Blackburn, T.M. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of Royal Society B: Biological Science* 274:1567–1574.

Gibbs, H.L. & Grant, P.R. 1987. Ecological consequences of an exceptionally strong El Niño event on Darwin’s finches. *Ecology* 68: 1735-1746.

Gill, B.J. 2010. Matters of scale. *Science* 238: 575-576.

Gillespie, T., Lipkin, B., Sullivan, L., Benowitz, D., Pau, S. & Keppel G. 2012. The rarest and least protected forests in biodiversity hotspots. *Biodiversity and Conservation* 21: 3597-3611.

Gillespie, T.W. & Walter, H. 2001. Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. *Journal of Biogeography* 28: 651-662.

Gillespie, T.W. 2000. Rarity and conservation of forest birds in the tropical dry forest region of Central America. *Biological Conservation* 96:161-168.

Gillies, C.S. & St. Clair, C.C. 2008. Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest. *PNAS* 105: 19774-19779. Doi:10.1073/pnas.0803530105

Gillies, C.S., Beyer, H.L. & St. Clair, C.C. 2011. Fine-scale movement decisions of tropical forest birds in a fragmented landscape. *Ecological Applications* 21:944-954.

Gómez, J.P. & Robinson, S.K. 2014. Aves del bosque seco tropical de Colombia: las comunidades del valle alto del río Magdalena. Pp. 95-127, En Pizano, C. & García, H. El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

Gotelli, N.J. & Graves, G.R. 1996. Pp. 47-63 Relative Abundance in Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, and London.

Guimarães, D.M., Dos Santos, R.M., Sales, D.G., De Oliveira, G.C., Gomes, G., Leite, M.A. & Phin, D.Y. 2014. Beta-diversity in seasonally dry tropical forests (SDTF) in the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its implications for Conservation. *Biodiversity Conservation* 23:217-232.

Hiltner, U, Bräuning, A., Gebrekirstos, A., Huth, A. & Fisher, R. 2016. Impacts of precipitation variability on the dynamics of a dry tropical montane forest. *Ecological Modelling* 320: 92-101.

Hortal, J., Borges, P. & Gaspar, C. 2006. Evaluation the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75: 274-287.

Howe, R., Niemi, G., Lewis, S. & Welsh, D. 1997. A Standards Method for Monitoring Songbird Populations in Great Lakes Region. *The Passenger Pigeon* 59:183-194.

Izsák, J. & Povoine, S. 2012. Links between the species abundance distribution and the shape of the corresponding rank abundance curve. *Ecological Indicators* 14: 1-6.

James, F.C. & Wamer, N.O. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-171.

Jansen, A. & Robertson, A.I. 2001. Riparian bird communities in relation to land management practice in floodplain woodlands of south-eastern Australia. *Biological Conservation* 100:173-185.

- Janzen, D.H. & T.W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:98-110.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130–137 in Wilson, E.O. & Peters, F.M. 1998 (eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Jayapal, R., Qureshi, Q. & Chellam, R. 2009. Importance of forest structure versus floristics to composition of avian assemblages in tropical deciduous forests of Central Highlands, India. *Forest Ecology and Management* 257: 2287-2295.
- Knopf, F.L. & Samson, F.B. 1994. Scale Perspectives on Avian Diversity in Western Riparian Ecosystems. *Conservation Biology* 8:669-676.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367–382.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H., Dávila, P., Flores-Villela, O., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, O., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L.M., Peterson, A.T. & Rodríguez, P. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 918-930.
- Landsberg, J., James, C.D., Morton, S.R, Müller, W.J. & Stol, J. 2003. Abundance and Composition of Plant Species along Grazing Gradients in Australian Rangelands. *Journal of Applied Ecology* 40: 1008-1024.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J. & Gaston, K.J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover, and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966–979.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Fiho, A. & Pennington, T. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. Pp. 210–235 in Dirzo, R., Young, H., Mooney, H., Ceballos, G. (eds.). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press, London, UK.
- Lutz, J.A., van Wagtenonk, J.W. & Franklin, J.F. 2009. Twentieth-century decline of large-diameter trees in Yosemite National Park, California, USA. *Forest Ecology and Management* 257: 2296-2307.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42:594-598.
- Machi, L. & Grau, H.R. 2012. Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *Journal of Arid Environments* 87: 176-187.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Biodiversity*. Blackwell Science Ltd. Oxford-UK. 256p.
- McCune, B. & Grace, J.B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Oregon, USA.

- McKinnon, E.A., Rotenberg, J.A. & Stutchbury, B.J. 2015. Seasonal change in tropical habitat quality and body condition for a declining migratory songbird. *Behavioral Ecology* 179: 363-375.
- Miles, L., Newton, A.C., Defries, R.C., Ravillious, C., May, I., Blyth, S., Kapos V. & Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Müller, J., Stadler, J. & Brandi, R. 2010. Composition versus physiognomy of vegetation as predictors of bird assemblages: The role of lidar. *Remote Sensing of Environment* 114:490-495.
- Murphy, P. & Lugo, A. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Newbold, T., Scharlemann, P.W., Butchart, S.H. Sekercioglu., C.H. Alkemade, R., Booth H. & Purves, D.W. 2013. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of The Royal Society B* 280:1-8.
- Oviedo, G. 2014. Proyecto: Declaratoria del paisaje cultural del cañón del Chicamocha como patrimonio de la humanidad. Pp. 21-38 in Pérez, L.R. *Patrimonio cultural y Turismo alternativo en el Socorro (Colombia)*. Memorias del primer curso en Patrimonio Cultural (IV semestre, II - 2014) del pregrado profesional en turismo. Primera edición. Universidad Industrial de Santander, Socorro, Colombia.
- Parra, J., Beltran, M., Delgadillo, A. & Valderrama, S. 2009. Project Chicamocha II – Saving Threatened Dry Forest Biodiversity. Final Report. Proyecto Chicamocha – Colombia. 80 p.
- Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:37–57. doi:10. 1146/annurev.ecolsys.110308.120327
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. 2000. Neotropical Seasonally Dry Forests and Quaternary Vegetation Changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pennington, T., Lewis, G. & Ratter, J. 2006. Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation. CRC Press, Taylor & Francis Group, United States. 504p.
- Pizano, C., Cabrera, M. & García, H. 2014. Bosque seco tropical en Colombia; generalidades y contexto. Pp. 36-47 en Pizano, C & García, H. (eds.). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C. Colombia.
- Pizano, C., González, R., González, M.F., Castro-Lima, F., López. R., Rodríguez, N., Idárraga-Piedrahíta, A., Vargas, W., Vergara-Varela, H., Castaño-Naranjo., Devia, W., Rojas, A., Cuadros, H. & Lázaro, J. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. Pp. 49-93 En Pizano, C & García, H. (eds.). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C. Colombia.
- Portillo-Quintero, C.A. & Sánchez-Azofeifa, G.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143:144–155.

Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M. & Espiritu-Santo, S. 2015. The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the Neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change* 15:1039-1049.

Poulin, B., Lefebvre, G. & McNeill, R. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habits. *Ibis* 135: 432-441.

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rahbek, C. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist* 149:875-902.

Ralph, C.J., Geupel, G., Pyle, P., Martin T.E. & Desante, D.F. 1993. Point Counts. Pp. 32-39 In *Handbook of field methods for monitoring land birds*. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, CA.

Reidy, J.L., Thompson, F.R. & Bailey, J.W. 2011. Comparison of methods for estimating density of forest songbirds from point counts. *Journal of Wildlife Management* 75: 558-568.

Renjifo, L.M., Amaya-Villarreal, A.M., Burbano-Girón, J. & Velásquez-Tibatá, J. 2016. *Libro Rojo de Aves de Colombia. Volumen II. Ecosistemas Abiertos, Secos, Insulares, Acuáticos Continentales, Marinos, Tierras Altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y Bosques Húmedos del Centro, Norte y Oriente del País*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia.

Ribeiro, G., Dantas, M.P., Vieira, P., Juen, L. & Bispo, A.A. 2017. The relationship between bird distribution patterns and environmental factors in an ecotone area of northeast Brazil. *Journal of Arid Environments* 140:6-13.

Ríos-Muñoz, C.A. & Navarro-Sigüenza, A.G. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifauna of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47: 171–182. <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2012.734175>

Roldán, A.I. & Varela, R.O. 1999. Seasonal Changes in Liana Cover in the Upper Canopy of a Neotropical Dry Forest. *Biotrópica* 31:186-192.

Rosenstock, S.S., Anderson, D.R., Giesen, K.M., Leukering, T., Carter, M.F. & Thompson III. F. 2002. Land bird counting techniques: current practices and an alternative. *The Auk* 119: 46–53.

Sáenz, J.C., Villatoro, F., Ibrahim, M., Fajardo, D., Pérez, M. 2006. Relación entre las comunidades de aves y la vegetación en agropaisajes dominados por la ganadería en Costa Rica, Nicaragua y Colombia. *Agroforestería en las Américas* 45: 37-48.

Sánchez-Azofeifa, A., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassar, J. & Rodríguez, J. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:1-2.

Santamaría-Rivero, W., Leyequién, E., Hernández-Stefanoni, J-L. & Wood, P. 2016. Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and forest-dependent birds in a seasonal dry tropical forest of Yucatan, Mexico. *Tropical Ecology* 57: 313-332.

Serrano, M.A., Pacheco, B.A., Gualdrón, J., Nieto, O., Sánchez, I., Acosta, A., Beltrán, C.A. & Gómez, F.A. 2009. Estudio básico para la declaratoria de un área natural protegida en el cañón del Chicamocha – Jurisdicción CDMB. Informe Final – Convenio De Cooperación No. 5887-17. Fundación BioColombia y Corporación Autónoma Regional para la defensa de la Meseta de Bucaramanga (CDMB). 283 p.

Shannon, C. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27:379-423, 623-656.

Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.

Sitters, H., York, A., Swan, M., Christie, F. & Stefano, J.D. 2016. Opposing Responses of Bird Functional Diversity to Vegetation Structural Diversity in Wet and Dry Forest. *PLoS ONE* 11 e0164917

Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. & Edwards, D.P. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation?. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 67-80.

Soriano, P.J., Naranjo, M.E., Renjifo, C., Figuera, M., Rondón, M & Ruiz, L. 1999. Avian consumers of columnar cacti fruits in the semiarid enclave of Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 12: 91-100.

Terborgh, J. 1971. Distribution on Environmental Gradients Theory and Preliminary Interpretation of Distributional Patterns in the Avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* 52:23-40.

Vandewalle, M., de Bello, F., Brerg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Fels, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Martins da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, S., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanderben, A.J. & Woodcock, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.

Vásquez, L., Moya, H. & Arizmendi, M.C. 2009. Avifauna de la selva baja caducifolia en la cañada del río Sabino, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 535-549.

Vega, J.H., Arizmendi, M. & Morales, L. 2010. Aves. Pp. 145-165 en Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Conabio, México.

Villarreal, H., Álvarez, M, Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Mendoza, H., Ospina, M. Umaña, A.M. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier, E. 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116: 882-892.

Wang, Y., Xu, J., Chen, J., Wu, B. & Lu, Q. 2014. Influence of the habitat change for birds on community structure. *Acta Ecologica Sinica* 34: 1-6.

Williams, P.H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263:579-588.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA. 662p.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA. 662p.

## Anexos

**Anexo 1.** Estimadores no paramétricos de completitud de especies de aves en cada tipo de vegetación Cañón del río Chicamocha - Santander. S(obs) hace referencia a la riqueza de especies observada durante el estudio en cada punto de conteo. Los estimadores ACE y Chao1 representan la riqueza estimada, el porcentaje de representatividad se calculó con el promedio entre estos dos estimadores en cada punto de conteo.

	Punto	Bosque Ripario			Bosque de Ladera			Matorral		
		S(obs)	ACE	Chao 1	S(obs)	ACE	Chao 1	S(obs)	ACE	Chao 1
Franja Alta	1	14,5	19,92	16,6	14,88	20,8	17,5	17,63	25,88	21,56
	2	22,54	26,22	24,3	25,04	32,61	29,52	28	34,14	31,1
	3	27,96	31,8	29,98	32,66	40,71	37,13	35,32	40,25	37,69
	4	31,99	35,59	33,81	38,66	46,3	43,73	40,99	44,9	42,49
	5	35,14	38,73	36,93	43,46	51,04	48,79	45,55	49,5	46,87
	6	37,75	41,58	39,88	47,36	55,05	53,07	49,29	52,69	50,43
	7	40	44,14	42,16	50,5	57,39	55,11	52,38	54,93	53,02
	8	42	45,98	43,9	53	58,7	56,65	55	56,81	55,27
	Representatividad			93.50%			90.29%			98.16%
Franja Media	1	11	16,14	12,96	11,25	16,98	13,37	15,5	19,47	17,07
	2	18,04	22,67	20,23	19,07	24,41	21,23	24,96	27,33	25,72
	3	22,98	27,67	25,21	24,88	30,23	27,43	31,95	35,2	32,74
	4	26,89	32,05	29,18	29,37	34,45	31,73	37,53	41,47	38,46
	5	30,27	36,54	32,99	32,98	37,52	35	42,14	45,92	43,1
	6	33,36	39,83	35,75	36	40,24	37,85	46	50,14	47,37
	7	36,25	43,36	38,56	38,63	43,1	40,64	49,25	52,97	50,44
	8	39	46,85	41,1	41	45,66	43,32	52	54,95	52,75
	Representatividad			89.06%			92.21%			96.60%
Franja Baja	1	10	10,28	10,1	11,5	12,04	11,39	15,38	15,91	15,55
	2	16,14	16,87	16,55	18,21	19,67	18,58	24,18	25,33	24,68
	3	20,43	20,7	20,34	23,11	25,1	23,62	30,04	31,61	30,73
	4	23,73	24,08	23,67	27,03	29,52	27,83	34,41	36,7	35,57
	5	26,41	26,77	26,35	30,34	33,21	31,18	38,05	40,7	39,27
	6	28,64	29,12	28,68	33,21	36,65	34,17	41,29	44,58	42,71
	7	30,5	30,95	30,5	35,75	39,28	36,57	44,25	47,77	45,37
	8	32	32,42	32	38	41,36	38,62	47	52,04	48,61
	Representatividad			99.32%			95.13%			93.54%

**Anexo 2.** Estimadores no paramétricos de completitud de especies de árboles en cada tipo de vegetación Cañón del río Chicamocha - Santander. S(obs) hace referencia a la riqueza de especies observada durante el estudio en cada transecto de vegetación, los estimadores ACE y Chao1 representan la riqueza estimada, el porcentaje de representatividad se calculó con el promedio entre estos dos estimadores para los ocho transectos de cada tipo de vegetación.

	Punto	Bosque Ripario			Bosque de Ladera			Matorral		
		S(obs)	ACE	Chao 1	S(obs)	ACE	Chao 1	S(obs)	ACE	Chao 1
Franja Alta	1	7,5	14,72	10,5	5,13	7,12	6,43	4,38	7,05	5,13
	2	11,96	18,23	16,68	8,46	11,82	11	6,93	9,17	7,96
	3	14,8	19,53	17,41	10,91	13,83	13,17	8,75	11,56	10,77
	4	16,77	20,42	18,98	12,9	15,61	15,24	10,29	13,22	12,34
	5	18,23	21,63	20,29	14,63	16,8	16,47	11,66	14,94	13,36
	6	19,36	21,88	20,56	16,18	17,93	17,68	12,89	17,01	14,81
	7	20,25	22,33	21,14	17,63	18,69	18,34	14	18,25	15,96
	8	21	22,41	21,6	19	20,1	19,74	15	19,2	16,98
Representatividad		95,46%			95,38%			83,23%		
Franja Media	1	6,88	14,75	10,8	5,88	9,41	7,83	4,25	6,46	4,96
	2	11,75	20,24	17,4	9	14,06	11,95	7,64	12,29	9,94
	3	15,46	24,58	21,71	11,13	17,28	14,66	10,43	15,07	13,04
	4	18,34	25,54	23,81	12,83	18,45	15,8	12,77	17,43	15,86
	5	20,57	25,74	24,25	14,3	19,7	17,17	14,77	18,65	17,95
	6	22,32	26,53	24,81	15,64	22,73	19,54	16,46	19,89	20,18
	7	23,75	27,37	25,53	16,88	24,6	20,75	17,88	21,05	21,8
	8	25	28,08	26,24	18	26,48	21,72	19	21,31	21,47
Representatividad		92,15%			75,42%			88,82%		
Franja Baja	1	6,13	10,13	7,75	5,5	10,89	7,5	3,13	3,85	3,27
	2	10	17,13	13,98	9,57	14,94	13,95	5,18	6,53	5,65
	3	13,05	21,11	17,87	12,77	18,28	18,42	6,64	8,17	7,33
	4	15,69	25,86	22,48	15,4	20,97	21,7	7,77	9,4	8,73
	5	18,02	30,79	26,56	17,64	23,69	25,12	8,7	10,44	10,02
	6	20,14	32,94	28,31	19,61	26,36	28,39	9,5	11,45	11,45
	7	22,13	35,94	30,75	21,38	28,48	30,67	10,25	12,46	12,89
	8	24	38,38	32,95	23	30,47	32,26	11	13,48	13,97
Representatividad		67,68%			73,39%			80,17%		

**Anexo 3.** Listado de especies de aves observadas en diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha-Santander. BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo y MA: matorral bajo. Los valores corresponden a las abundancias promedio en cada uno de los tipos de vegetación, las últimas dos columnas son las probabilidades del análisis de varianza de dos vías de la abundancia de las especies.

Orden/Familia	Especie	BRA	BLA	MA	BRM	BLM	MM	BRB	BLB	MB	Tveg	Alt
<b>GALLIFORMES</b>												
Cracidae	<i>Ortalis columbiana</i>	6	6		2	12					0,247	0,147
Odontophoridae	<i>Colinus cristatus</i>			7						27	0,152	0,007
<b>CATHARTIDAE</b>												
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>			2		4		2	2		0,444	0,817
	<i>Coragyps atratus</i>	2	2			4	2	4	6	7	0,852	0,052
<b>ACCIPITRIFORMES</b>												
Accipitridae	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>					1					--	--
	<i>Rupornis magnirostris</i>	6	5							4	0,708	0,007
<b>FALCONIFORMES</b>												
Falconidae	<i>Falco femoralis</i>								1		--	--
	<i>Falco sparverius</i>			2			1		1		0,169	0,607
<b>COLUMBIFORMES</b>												
Columbidae	<i>Leptotila rufaxilla</i>			6	2						--	--
	<i>Leptotila verreauxi</i>	7.33	9.83	7.5	5.5	1	15	16	19.3	12	0,560	0,156
	<i>Columbina minuta</i>			2						5	0,278	0,325
	<i>Columbina passerina</i>					2			2		0,134	0,607
	<i>Columbina talpacoti</i>			4			6			20	0,287	0,027
<b>CUCULIFORMES</b>												
Cuculidae	<i>Tapera naevia</i>	5	1	6	1	1					0,271	0,000
	<i>Coccyzua minuta</i>		2								--	--
	<i>Coccyzus americanus</i>		1	1		4	1		2	1	0,019	0,085
	<i>Crotophaga sulcirostris</i>								2		--	--
	<i>Crotophaga ani</i>			2			2			13	0,700	0,059
	<i>Piaya cayana</i>	2	1	5	4		1		2	1	0,234	0,129
<b>PSITTACIFORMES</b>												
Psittacidae	<i>Amazona ochrocephala</i>		2					14	7		0,265	0,015
	<i>Forpus conspicillatus</i>		4	2			8			11	0,015	0,812
<b>STRIGIFORMES</b>												
Strigidae	<i>Glaucidium griseiceps</i>					2			2		--	--
<b>APODIFORMES</b>												
Apodidae	<i>Aeronautes montivagus</i>			15		15		8	8	47	0,104	0,033
	<i>Streptoprocne rutila</i>									8	--	--
Trochilidae	<i>Phaethornis guy</i>	1	2								--	--
	<i>Doryfera ludovicae</i>							2			--	--
	<i>Streptoprocne rutila</i>									8	--	--
	<i>Amazilia castaneiventris</i>	8	7	10		5	13	8	8	8	0,492	0,336
	<i>Amazilia tzacalt</i>	5	3				6				0,662	0,137
	<i>Chlorostilbon gibsoni</i>	1	2			1				1	0,362	0,444
	<i>Chlorostilbon poortmani</i>	3	3			3			1		0,340	0,457
<b>CORACIIFORMES</b>												
Alcenidae	<i>Megaceryle torquata</i>	1			2			2			--	--
	<i>Chloroceryle americana</i>	2			2			2			0,366	0,777
Momotidae	<i>Momotus subrufescens</i>	3	1		1	3			2		0,252	0,710
<b>PICIFORMES</b>												
Picidae	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	2		2	2	2		4	12	3	0,213	0,006
	<i>Picumnus olivaceus</i>	2	6				2				0,562	0,152
	<i>Colaptes punctigula</i>		1		2			1			0,169	0,777
	<i>Dryocopus lineatus</i>	1	1		1						0,817	0,366

Orden/Familia	Especie	BRA	BLA	MA	BRM	BLM	MM	BRB	BLB	MB	Tveg	Alt
PASSERIFORMES												
Furnariidae	<i>Synallaxis azarae</i>			3			2				0,005	0,241
	<i>Dendroplex picus</i>	3	3		10	3		2			0,128	0,006
Thamnophilidae	<i>Thamnophilus multistriatus</i>	4	4	6	2		4	4			0,783	0,149
	<i>Dysithamnus mentalis</i>						2		2		--	--
	<i>Formicivora grisea</i>			2	2			4	4	3	0,981	0,096
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>	1	2		1						0,365	0,152
	<i>Myiopagis gaimardii</i>				7	2					--	--
	<i>Elaenia flavogaster</i>	8	1	2	1		4	2		2	0,096	0,667
	<i>Elaenia frantzi</i>	2			6						0,026	0,152
	<i>Euscarthmus meloryphus</i>		3	2	1	8	4		10	2	0,000	0,287
	<i>Hemitriccus</i>		6	3	5	5	8	2	6	8	0,162	0,282
	<i>Todirostrum cinereum</i>	10	6	4		4	2	4			0,367	0,020
	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>		4			1			2		0,000	0,359
	<i>Contopus fumigatus</i>				1				2		0,497	0,600
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>						2			11	0,011	0,021
	<i>Sayornis nigricans</i>	1			2						--	--
	<i>Machetornis rixosa</i>			4			2			1	0,009	0,359
	<i>Myiozetetes cayanensis</i>	4						2			0,067	0,025
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	14	6	9	7	2	18		2	10	0,065	0,055
	<i>Myiodynastes maculatus</i>		4		2	2		2			0,214	0,568
	<i>Megarynchus pitangua</i>	2	2	6	4						0,489	0,055
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	6	6	8	2	2	6	10	4	6	0,578	0,446
	<i>Myiarchus apicalis</i>	2	5	9	8	4	2	4	10	2	0,819	0,911
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>		2	1	3						0,601	0,216
Tityridae	<i>Pachyramphus rufus</i>									2	--	--
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>			2	2	2	2		2		0,817	0,444
	<i>Vireo olivaceus</i>	2		2	2		2		2		0,866	0,777
	<i>Hylophilus flavipens</i>					6			2		--	--
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	3	3	2		1	4	4			0,772	0,709
	<i>Thryophilus nicefori</i>	4	5		3	5					0,160	0,077
	<i>Campylorhynchus griseus</i>	6		2		10	8	5	12	9	0,507	0,037
Turdidae	<i>Turdus flavipeps</i>		2	2						1	--	--
	<i>Turdus leucomelas</i>		2	3			2		1		0,027	0,817
	<i>Catharus ustulatus</i>			1		1					--	--
Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>			14			16			10	0,282	0,871
Thraupidae	<i>Schistochlamys melanopis</i>									2	--	--
	<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	8	2				5				0,685	0,228
	<i>Thraupis episcopus</i>	2	2	6	2		4	8	7	20	0,051	0,000
	<i>Thraupis palmarum</i>		4	6			12		4	6	0,001	0,943
	<i>Tangara cyanicollis</i>			1			2				--	--
	<i>Tangara heinei</i>					2					--	--
	<i>Tangara vitriolina</i>	9	5	4	2		4	12	12	13	0,665	0,000
	<i>Cyanerpes cyaneus</i>			2							--	--
	<i>Coereba flaveola</i>			6			2			10	0,309	0,248
Incertae Sedis*	<i>Saltator coerulescens</i>									10	--	--
	<i>Saltator maximus</i>		6								--	--
	<i>Saltator striatipectus</i>	5	18	10	14	13	21	24	26	35	0,318	0,000
Emberizidae	<i>Sicalis flaveola</i>			2			4			14	0,004	0,083
	<i>Volatinia jacarina</i>			8			6			2	0,018	0,007
	<i>Sporophila minuta</i>			16			4			2	0,004	0,086
	<i>Sporophila nigricollis</i>						7			14	0,000	0,085
	<i>Tiaris bicolor</i>			2			10			2	0,002	0,145
	<i>Tiaris olivaceus</i>			2			4				0,067	0,512
	<i>Arremon atricapillus</i>		1								--	--
	<i>Arremon schlegeli</i>	16	6			2		4	2		0,206	0,000

Orden/Familia	Especie	BRA	BLA	MA	BRM	BLM	MM	BRB	BLB	MB	Tveg	Alt
Cardinalidae	<i>Piranga olivacea</i>			2		2					--	--
	<i>Piranga rubra</i>		2	2	1	1	1	8			--	--
Parulidae	<i>Setophaga striata</i>	1	1								--	--
	<i>Setophaga fusca</i>	1	1		2			2			--	--
	<i>Setophaga pitiayumi</i>	8	7	4	10		3	10		2	0,103	0,592
	<i>Mniotilta varia</i>		1				1			1	---	--
	<i>Basileuterus culicivorus</i>	10	2		8			22			0,067	0,612
	<i>Basileuterus rufifrons</i>	10	10		10	4		18	13		0,859	0,237
Icteridae	<i>Icterus auricapillus</i>						2				--	--
	<i>Icterus chrysater</i>		4	4		6	4	2	4	2	0,129	0,936
	<i>Icterus galbula</i>			4			2			2	--	--
	<i>Icterus icterus</i>					8	2		2	2	0,055	0,142
	<i>Icterus mesomelas</i>					4	2				--	--
	<i>Icterus nigrogularis</i>						6			2	--	--
Fringilidae	<i>Euphonia lanirostris</i>		2	4		6	2			4	0,088	0,709

**Anexo 4.** Especies de árboles de cada tipo de vegetación y recurso ofrecido para las aves durante la época de lluvias en el enclave seco del cañón del Chicamocha. BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo. Clasificación según APG III 2009.

ORDEN / Familia	Especie	BRB	BLB	MB	BRM	BLM	MM	BRA	BLA	MA	Recurso+
PIPERALES											
Piperaceae	<i>Piper aducum</i> L.								1		FR
	<i>Piper lanceifolium</i> Kunth.							9			FR
LAURALES											
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.				1						IN
MAGNOLIALES											
Annonaceae	<i>Annona cherimola</i> Mill.	8									FR
	<i>Annona squamosa</i> L.						4				FR – IN
ALISMATALES											
Araceae	<i>Xanthosoma sagittifolium</i> (L.) Schott							2			IN
ARECALES											
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.							1			FR – IN
MALPIGHIALES											
Clusiaceae	<i>Clusia minor</i> L.							4	6	7	FR – IN
	<i>Clusia rosea</i> (Jacq.)				1			5	18		FR – IN
	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Planch. & Triana								1		FR – IN
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum oxycarpum</i> O.E.Schulz		1			9					FR – IN
Euphorbiaceae	<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.					1					IN
	<i>Croton caracasanus</i> Pittier								2		FR – IN
	<i>Croton ferrugineus</i> Kunth					1	1			2	FR – IN
	<i>Croton gossypifolius</i> Vahl							2	1		FR – IN
	<i>Hura crepitans</i> L.				4						IN
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Planch. & Triana							11	11	3	FR – IN
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby		1								
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth									14	FR – IN
	<i>Malpighia glabra</i> L.				3	1					
Salicaceae	<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C.Wright		3								
FABALES											
Leguminosae	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	33	5	29			2				IN
	<i>Albizia carbonaria</i> Britton	1									IN
	<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand	1			1						IN
	<i>Albizia saman</i> (Jacq.) Merr.				1						IN
	<i>Calliandra purdieae</i> Benth.							48	3		FL
	<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	4				2					IN
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Walp.	4					1				IN
	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H.Karst.	3	2	1	2	38	5				IN
	<i>Inga vera</i> Willd.							5			IN
	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli				2	2	2				IN
	<i>Mimosa pudica</i> L.				2						FL
	<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav.) Hawkins		10	21	1						IN
	<i>Piptademia</i> sp.			9							
	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.		12								IN
	<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	43	3		4	10	14				IN
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel								2		
	<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	1	31								IN
	<i>Pseudopiptademia</i> sp.					1					
	<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S.Irwin & Barneby					7	5				FL
	<i>Senna tora</i> (L.) Roxb.				3						FL
ROSALES											
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.				3						FR
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume							1			
Moraceae	<i>Ficus dendrocyda</i> Kunth.		1		6	2					FR
	<i>Ficus dugandii</i> Standl.	2					1				
	<i>Ficus insipida</i> Willd.	1			6		3	15	5		FR
	<i>Ficus pallida</i> Vahl				24						FR
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	1						5			FR
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i> L.							2	5	2	FR – IN
MYRTALES											

ORDEN / Familia	Especie	BRB	BLB	MB	BRM	BLM	MM	BRA	BLA	MA	Recurso+
Melastomataceae	<i>Henriettea</i> sp.							3			
	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.							2		3	IN
	<i>Miconia rufescens</i> (Aubl.) DC.								3		IN
	<i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naudin								2	12	IN
	<i>Tibouchina ciliaris</i> (Vent.) Cogn.							1			FR – IN
Myrtaceae	<i>Calycolpus moritzianus</i> (O.Berg) Burret								6	11	FR
	<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.		1			12	3				FR
	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.				2	1					FR
	<i>Myrcia</i> sp.								5		FR
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.				10						FR
	<i>Psidium guineense</i> Sw.						1			14	FR
	<i>Syzgium jambos</i> (L.) Alston							6	3	1	FR
BRASSICALES											
Capparaceae	<i>Quadrella odoratissima</i> (Jacq.) Hutch.	1		1							IN
	<i>Morisonia americana</i> L.			1							
MALVALES											
Malvaceae	<i>Ayenia magna</i> L.	1									IN
	<i>Cavanillesia chicamochae</i> Fern.Alonso				8				1		IN
	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.				4				3		IN
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	27	1	4							IN
	<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand		4								IN
SAPINDALES											
Anacardiaceae	<i>Anacardium excelsum</i> (Bertero ex Kunth) Skeels	2			4		4	6	4		IN
	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	13	7	11	27	27	14				IN
	<i>Mangifera indica</i> (L.)						2				FR – IN
Burseraceae	<i>Bursera graveolens</i> (Kunth) Triana & Planch.		1			3					IN
	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.		6		6	11	4				IN
Rutaceae	<i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck						1				FR – IN
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.		5								FR – IN
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	4			5			3	1		FR – IN
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq.						4			7	IN
	<i>Melicoccus bijugatus</i> Jacq.			6							
Santalaceae	<i>Phoradendron quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.			7							
CARYOPHYLLALES											
	<i>Stenocereus griseus</i> (Haw.) Buxb.	1	1								FR-FL-IN
Polygonaceae	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C.A.Mey.	13	11	12							I
ERICALES											
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> Aubl.					1		13	19	21	FR – IN
Apocynaceae	<i>Cascabela thevetia</i> (L.) Lippold	1				1	5				FR – IN
	<i>Plumeria pudica</i> Jacq.				2						
Rubiaceae	<i>Chicocca alba</i> (L.) Hitchc.									1	
	<i>Randia aculeata</i> L.	1	8		2						
LAMIALES											
Bignoniaceae	<i>Crescentia cujete</i> L.	2									IN
Verbenaceae	<i>Lippia organoides</i> Kunth		1			3	1			1	FL
SOLANALES											
Solanaceae	<i>Witheringia solanacea</i> L'Hér.									2	
ASTERALES											
Compositae	<i>Baccharis inamoena</i> Gardner									1	IN
	<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S.F. Blake									1	

+Recursos ofrecidos por los árboles durante la época de lluvias mediante observación directa

FL: Flores

FR: Frutos

IN: Invertebrados

FR – IN: Frutos e invertebrados

FR-FL-IN: Frutos, flores e invertebrados

## CAPÍTULO 2

### Diversidad funcional de aves en diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha durante el periodo de lluvias

#### Resumen

Las aves pueden responder a filtros ambientales en el hábitat de acuerdo con sus rasgos funcionales. De acuerdo con lo anterior este segundo capítulo tiene como objetivo mostrar las diferencias funcionales de aves en nueve tipos de vegetación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha, y las variaciones que se presentan de acuerdo con los rasgos de estas especies. Entre los rasgos con variaciones al relacionarse con la abundancia de las especies se encontraron rasgos morfométricos como la cuerda del ala cerrada, la comisura y marginalmente la longitud del culmen. Así como las categorías del rasgo dieta como vertebrados, invertebrados, semillas y omnívoros, y las categorías de nido simple y de copa. A partir de estos rasgos se obtuvieron diez grupos funcionales, con variaciones en abundancia entre tipos de vegetación, con las mayores variaciones entre bosques y los matorrales. Se encontró que los grupos funcionales InFru-Si, In-Cav, In-Ce y FruIn-Co están asociados con los bosques riparios y de ladera, mientras que los grupos Omn-Co y GrIn-Co con los matorrales. Estos rasgos además pueden influenciar el desempeño biológico de la especie en una comunidad y determinar su distribución en un tipo de vegetación particular.

**Palabras clave:** grupos funcionales, rasgos funcionales, desempeño biológico, tipo de vegetación y abundancia.

#### Abstract

Birds can respond to environmental filters in the habitat according to their functional traits. This second chapter aims to show the functional differences of birds in nine vegetation types in the dry enclave of the Chicamocha river canyon, and the variations that occur according to the traits of these species. Among the features with variations in relation to the abundance of the species were morphometric features such as the longitud of the closed wing, the commissure and marginally the length of the culmen. As well as categories of diet traits such as vertebrates, invertebrates, seeds and omnivores, and categories as simple nest and cup nest. From these traits were obtained ten functional groups, with variations in abundance between types of vegetation, with the greatest variations between forests and bushes. InFru-Si, In-Cav, In-Ce and FruIn-Co functional groups were found to be associated with riparian and hillside forests, while the Omn-Co and GrIn-Co groups were associated with scrubs. These traits may also influence the biological fitness of the species in a community and determine their distribution in a particular vegetation type.

**Keywords:** functional groups, functional traits, fitness, vegetation type and abundance.

## 1. Introducción

Uno de los retos que tiene la ecología es lograr comprender los procesos que estructuran las comunidades en los ecosistemas (Diamond 1975, Connor & Simberloff 1979). Aunque los estudios inicialmente se enfocaron en entender la composición de las especies, progresivamente han ido incluyendo conceptos de diversidad funcional (Díaz & Cabido 2001, Tilman 2001). Es así como en los últimos años el concepto de diversidad funcional (DF) ha empezado a ser cada vez más usado, como un acercamiento que permite categorizar a las especies de acuerdo con su grupo funcional, en el cual están incluidas las especies que responden de forma similar a un filtro ambiental (Gitany & Noble 1997, Petchey & Gaston 2006, Petchey et al 2007, Flynn et al 2009, Vanderwalle et al 2010, Cadotte et al 2011, Luck et al 2013, Mouillot et al 2013). Este concepto es complementario a los estudios de diversidad composicional (Orlandi et al 2016), y particularmente en bosque seco tropical, resulta clave para plantear planes direccionados hacia la conservación de grupos de especies más que a especies solamente, ya que permite entender las estrategias de vida que grupos de especies usan de acuerdo con sus rasgos funcionales en el ecosistema.

En ecología la necesidad de generalizar el conocimiento y desarrollar sistemas de categorización de acuerdo con las similitudes de las especies, se ha planteado como una manera de compensar falencias en información, acortar tiempos y hacer análisis para grupos de especies (Jeltsch et al 2011). Un sistema de categorización son los grupos funcionales, a partir del cual es posible mediante determinados rasgos, describir la dependencia de las especies por su hábitat y su historia de vida (Blaum et al 2011). Aquellos rasgos que confieren un mayor desempeño biológico favorecen la reproducción de una determinada especie y por tanto, aportan al incremento en su abundancia en un hábitat (Shipley et al 2016). Así, las especies con mayores abundancias en un hábitat pueden ser aquellas que tienen un mayor desempeño biológico favorecido por determinados rasgos funcionales (McGill 2006, Shipley 2010, Cadotte et al 2016). En las aves por ejemplo, ciertos rasgos hacen que respondan de forma diferencial y que haya variaciones en su distribución de acuerdo con las características del hábitat (Scherer et al 2016).

En las aves la morfología se relaciona con características de su historia de vida. Algunos estudios en morfometría han mostrado que las variaciones en ciertas características como el pico pueden relacionarse con la eficiencia del forrajeo, la selección sexual y el canto de las aves (Sutherland et al 2000, Podos & Nowicki 2004, Ottaviani et al 2006, Temeles et al 2009, Rico-Guevara & Araya-Salas 2015). De igual manera, el tamaño de las alas es fundamental para su movimiento y las diferencias en este rasgo se relacionan con la aerodinámica del vuelo y el éxito en la captura de las presas (Barnett et al 2014, Weger & Wagner 2016). La masa del ave además puede determinar la competencia y dominancia, así como el rango de ocupación y el comportamiento de forrajeo (Bonter et al 2013, Pavlacky et al 2015, Ligon & Butler 2016). En algunas especies de aves frugívoras por ejemplo, la morfología determina su papel funcional en interacciones mutualistas con plantas (Dehling et al 2016), ya que las aves preferiblemente interactúan con plantas que tienen rasgos que facilitan la obtención eficiente de recursos (Tinoco et al 2017).

Por otra parte, en remanentes de bosque y en áreas transformadas por actividades socioeconómicas, se han encontrado diferencias de acuerdo con el rasgo de dieta (Kissling et al 2012). De esta forma, las especies insectívoras son las más sensibles ya que dependen de recursos más especializados. Las aves seguidoras de hormigas por su parte, resultan ser menos diversas en hábitats más abiertos en comparación con las especies frugívoras que están adaptadas a la dispersión para conseguir frutos, no obstante, ambos grupos disminuyen en áreas abiertas sin cobertura de bosque (Morante-Filho et al 2015). Por otra parte, especies granívoras que están asociadas con áreas abiertas cercanas a asentamientos humanos y zonas agrícolas, pueden responder de manera distinta siendo más abundantes (Sekercioglu 2012, Bregman et al 2014).

Otro rasgo que brinda información acerca de la respuesta de las aves a variaciones dadas en el hábitat, es el comportamiento de reproducción y la elección del sitio de nidificación (Dean et al 2009). Las aves determinan los sitios más aptos para hacer su nido de acuerdo con la disponibilidad de alimento, el riesgo de depredación, la presencia de conespecíficos, la disponibilidad de material para la elaboración del nido, así como también las condiciones ambientales apropiadas para el levantamiento de los pichones (Hansell 2005). Este rasgo permite entender como responden las especies de acuerdo con las variaciones del hábitat, ya que solo aquellas especies mejor adaptadas a un tipo de vegetación particular podrán hacer su nido, y por tanto, estar presentes en este hábitat. Por el contrario, en otros tipos de vegetación estas especies estarán ausentes, encontrando que el tipo de vegetación puede entonces influenciar el éxito reproductivo de una especie y ser clave para su sobrevivencia (Darolová et al 2014).

Las aves pueden estar asociadas a un tipo particular de vegetación y de acuerdo con sus rasgos responder a los cambios que ocurran en ellos (Newbold et al 2013, Mouillot et al 2013). De esta manera, las especies pueden afectar o influenciar el funcionamiento de un ecosistema mediante su contribución en diferentes procesos ecológicos (Lavorel et al 2011, Bregman et al 2016). No obstante, es importante comprender antes como cambian los rasgos funcionales en las especies, ya que en la medida en la que ellas puedan tolerar cambios en los ecosistemas podrán estar presentes en ellos y posteriormente será posible llevar este conocimiento al entendimiento de los procesos ecosistémicos (Diaz et al 2013). Al entender como cambian los rasgos en las especies de acuerdo con su abundancia en un tipo de vegetación particular (Shipley et al 2016), será posible comprender las estrategias de vida que pueden estar estructurando la comunidad y predecir mediante rasgos su distribución en un ecosistema (Carmona et al 2016).

Mediante este estudio se plantea como hipótesis, que la composición de la avifauna puede variar de acuerdo con el tipo de vegetación. Las especies con mayores abundancias en un tipo de vegetación serán aquellas que cuenten con rasgos funcionales morfológicos y de historia de vida con los cuales tienen un mayor desempeño biológico (McGill et al 2006, Violle et al 2007, Vandewalle et al 2010). Se construirán grupos funcionales mediante la combinación de estos rasgos y se evaluarán las diferencias en proporción en cada uno de los tipos de vegetación. Este capítulo tiene el propósito de

contribuir al planteamiento de estrategias de conservación en el enclave seco del cañón del río Chicamocha y el bosque seco tropical. Lo anterior a partir del entendimiento de las principales diferencias en rasgos funcionales y estrategias de vida entre los diferentes tipos de vegetación.

## 2. Métodos

### 2.1. Área de estudio

Este estudio tomó como base la información de abundancia de nueve tipos de vegetación establecidos según Zuluaga-C & Renjifo (en preparación), en el enclave seco del cañón del río Chicamocha. El que se encuentra ubicado en el noroccidente de la cordillera oriental de los Andes Colombianos, en las coordenadas 6°88'N y 73°17'W, departamento de Santander. Los tipos de vegetación en los cuales se llevó a cabo este estudio se encuentran entre los 300-1600 metros de altura, y tienen una temperatura entre 21-40°C (Albesiano & Fernández-Alonso 2006). En estos nueve tipos de vegetación se encuentran tres fisionomías de vegetación: bosque ripario, bosque de ladera y matorrales, en tres franjas de altitud distintas, zona alta, zona media y zona baja. La franja alta y media pertenece a la formación vegetal de bosque seco premontano y la franja baja a un bosque seco tropical (Tabla 1).

**Tabla 1.** Tipos de vegetación del enclave seco del cañón del río Chicamocha. Tipo seleccionados de acuerdo con Zuluaga-C & Renjifo (en preparación).

Franja/Fisionomía	Bosque ripario (BR)	Bosque de ladera (BL)	Matorral (M)
Alta (A)	BRA	BLA	MA
Media (M)	BRM	BLM	MM
Baja (B)	BRB	BLB	MB

### 2.2. Matriz de rasgos funcionales

Para los análisis de diversidad funcional se hizo una matriz de rasgos de la avifauna del cañón del río Chicamocha. Esta matriz se construyó a partir las 107 especies y sus correspondientes registros de abundancia en cada tipo de vegetación según Zuluaga-C & Renjifo (en preparación), listado de especies con la cual se consultó información de sus rasgos funcionales. Se usó la definición de rasgo según Violle et al (2007), en la que un *rasgo* es cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel de individuo sin referencia del ambiente o cualquier otro nivel de organización. Siendo un *rasgo funcional* cualquier rasgo que afecta el desempeño biológico de una especie (fitness) indirectamente vía su efecto en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia, definiendo fitness como la habilidad de crecer, reproducirse y sobrevivir.

### 2.3. Rasgos funcionales

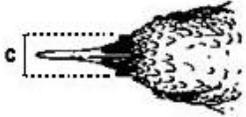
Se eligieron rasgos que permitieran construir grupos funcionales a posteriori (Blaum et al 2011). Para esto se tomaron rasgos fijos y rasgos plásticos, los rasgos fijos se definen como características que

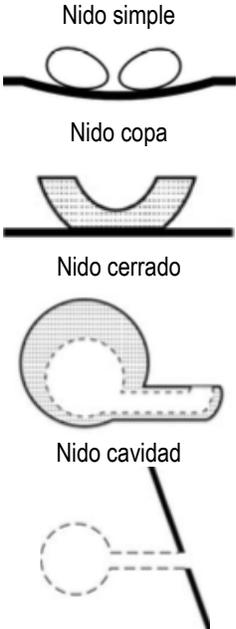
no varían entre individuos, en este estudio estos rasgos fueron tomados de literatura relacionada con la historia natural y/o estudios de morfometría de las especies (Simon & Pacheco 2005, Restall et al 2006, Dunning et al 2008, Hilty & Brown 2009, Wilman et al 2014). Mientras que, los rasgos plásticos varían de acuerdo con las condiciones del hábitat y según López et al (2015) pueden ser tomados en campo o de colecciones biológicas, en este estudio los rasgos plásticos fueron tomados de estudios hechos en el área (Proyecto Xéridas, en preparación), y de colecciones biológicas de museo de localidades cercanas al Cañón del Chicamocha como Santander, Norte de Santander y otras localidades de bosque seco en Colombia. Se usaron los ejemplares de la colección de aves del Instituto de Investigaciones en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) en Villa de Leyva y la del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) en Bogotá (Anexo 1).

Además, es importante mencionar que se eligieron rasgos usados por otros estudios de diversidad funcional para hacer comparaciones, por lo que se incluyen tanto rasgos morfométricos como de historia de vida de acuerdo con lo propuesto por López et al (2015). Se seleccionaron rasgos morfométricos y de historia de vida, entre los rasgos morfométricos se encuentra para el pico la longitud del culmen expuesto (LCE) y el ancho de la comisura (C), los que además han sido usados por otros autores (Podós & Nowicki 2004, Williams et al 2012, Maglianesi et al 2015). De igual manera está el rasgo cuerda del ala cerrada (CA) referenciado por (Saavedra et al 2014, Millet et al 2015), y el rasgo de tamaño tomando como la masa corporal o peso (m) usado por (Ricklefs 2012, Dehling et al 2016). Entre los rasgos de historia de vida se tomó la composición de la dieta y el rasgo reproductivo sitio de anidación o tipo de nido. La dieta ha sido usada por otros estudios para hacer análisis de diversidad funcional (Luck et al 2012, Bregman et al 2014, Ruggera et al 2015, Sitters et al 2016a, Sitters et al 2016b), para este rasgo fueron usadas las categorías propuestas por López et al (2015), la base de datos de dieta de Wilman et al (2014) y en algunas especies se debió complementar con información de su historia natural tomada de Restall et al (2006) y Hilty & Brown (2009). De igual manera se seleccionó el rasgo tipo de nido que, aunque no fue propuesto por el protocolo de López et al (2015), ha sido usado en otros análisis de diversidad funcional (Van der Wal et al 2012, Myung-Bok & Rotenberry 2015, Seymour et al 2015), y es un rasgo que complementa el análisis al incluir un rasgo fijo de reproducción, para este rasgo se tomaron las categorías de nido de las especies propuestas por Simon & Pacheco (2005). La matriz final de rasgos por tanto es una construcción de rasgos fijos tomados de literatura en la que se incluye (peso, dieta y tipo de nido) y rasgos plásticos como (longitud del culmen expuesto, ancho de la comisura y cuerda del ala cerrada).

Estos rasgos fueron tomados de acuerdo con la disponibilidad de información (Tabla 2), encontrando los rasgos completos para algunas especies en campo y para otras en cambio fue necesario complementar la información con ejemplares de colecciones de museo o de zonas cerca.

**Tabla 2.** Descripción de los rasgos funcionales usados para la matriz de aves del enclave seco del cañón del río Chicamocha

Rasgo		Definición del rasgo	Tipo de variable	Desempeño biológico y/o proceso ecológico con el que está relacionado	
Rasgos morfométricos	Pico - Longitud del culmen expuesto (LCE) Rasgo plástico		La longitud en línea recta entre el punto en donde inician las plumas del culmen y el final del culmen (Baldwin 1931).	Continua 0,7-26 mm	El pico es fundamental para las aves, las variaciones en este rasgo se relacionan con la eficiencia del forrajeo (Temeles et al 2009), sobrevivencia (Boag & Grant 1981), selección sexual (Rico-Guevara & Araya-Salas 2015) y el canto (Podos & Nowicki 2004).
	Pico - Comisura (C) Rasgo plástico		La distancia más corta desde el borde (comisura) de un lado del culmen hasta el borde del lado opuesto (Baldwin 1931).	Continua 0,3-4,3 mm	Este rasgo se relaciona con procesos ecológicos como con la dispersión de semillas, depredación, la construcción de hábitat para otras especies en el caso de los carpinteros (Sekercioglu 2006), así como también la polinización (Tinoco et al 2017).
	Tomada y modificada de Baldwin et al (1931)				
	Ala - Cuerda del ala cerrada (CA) Rasgo plástico		Distancia entre el carpo y la punta de la pluma primaria más larga	Continua 31-508 mm	Las alas son fundamentales para el movimiento del ave. Las diferencias en el tamaño del ala se relacionan con la aerodinámica del vuelo (Thomas 1993) y la territorialidad de los machos (Barnett et al 2014). Así mismo, la forma de las alas puede estar relacionada con el éxito en la captura de las presas (Weger & Wagner 2016).  Este rasgo indirectamente se relaciona con procesos ecológicos como la dispersión de semillas y depredación (Sekercioglu 2006).
Tamaño - Masa corporal (m) o peso Rasgo plástico		Es el peso del individuo medido a través de una pesa o balanza	Continua 4,8 – 2372 g	El peso del ave puede relacionarse con su comportamiento de dominancia y competitividad (Ligon & Butler 2016), su tasa metabólica (Robert et al 1967), comportamiento de forrajeo al relacionarse con eficiencia en el vuelo, evasión de depredadores (Bonter et al 2013), longevidad (Beauchamp 2010) y el rango de ocupación (Pavlacky et al 2015).  Indirectamente se relaciona con procesos ecológicos como la dispersión de semillas (Wotton & Kelly 2012) y depredación (Sekercioglu 2006).	

Rasgo		Definición	Tipo de variable	Desempeño biológico y/o proceso ecológico con el que está relacionado
Rasgos de historia de vida	Composición de la dieta	Las categorías de este rasgo pueden variar ya que no son excluyentes, por lo que una especie puede alimentarse de diferentes recursos y por tanto estar en una o varias categorías (López et al 2016).	<p>Es el recurso alimenticio principal que el ave consume durante su ciclo de vida.</p> <p>Catagórica Clasificación de dieta según López et al 2016</p> <p>a. Carnívoro: se alimentan de vertebrados b. Carroñero: se alimenta de animales muertos c. Frugívoro: se alimenta de frutos d. Granívoro: se alimenta de semillas e. Insectívoro: se alimenta de invertebrados f. Nectarívoro: se alimenta de néctar g. Omnívoros: más de tres categorías</p>	<p>La dieta en las aves representa un aspecto fundamental de su nicho (Hutchinson 1959). Así como también, influencia diferentes aspectos del comportamiento de forrajeo (Luck et al 2012).</p> <p>Se relaciona indirectamente con procesos ecológicos como el flujo de materia y energía, la dispersión de semillas, cadenas tróficas y la estructura del hábitat (Sekercioglu 2006).</p>
	Reproducción – Sitio de anidación o tipo de nido	 <p>Nido simple</p> <p>Nido copa</p> <p>Nido cerrado</p> <p>Nido cavidad</p> <p>Tomada y modificada de Simon &amp; Pacheco (2005)</p>	<p>El nido se define como cualquier lugar en donde se dejan los huevos (Simon &amp; Pacheco 2005)</p>	<p>Catagórica Clasificación de tipo de nido según Simon &amp; Pacheco 2005</p> <p>a. Simple: un sitio con huevos sobre rocas, troncos, vegetación acuática, etc. en donde no hay una construcción conspicua, algunos de ellos enterrados o con limpieza hecha alrededor, algunas veces sin cuidado del nido. b. Copa: este tipo de nido tiene forma de copa o canasta y puede estar soportado sobre una horquilla. c. Cerrado: este tipo hace referencia a aquellos en los que la cámara de incubación está completamente cerrada por las paredes del nido. d. Cavidad: nidos en los que los huevos reposan en cavidades naturales o artificiales: madrigueras subterráneas, grietas de rocas, termiteros, huecos en árboles, entrenudos en bambú, construcciones de mamíferos, estructuras humanas etc.</p>

A partir de esta matriz se construyeron grupos funcionales y posteriormente se evaluaron las diferencias en abundancia de cada grupo de acuerdo con su presencia y/o ausencia en un tipo de vegetación particular (Shipley 2010, Shipley et al 2016). Para cada rasgo además se presenta la definición del mismo, el tipo de variable, las categorías o mediciones que fueron usadas y su relación con el desempeño biológico de la especie y/o proceso ecológico con el que se encuentra relacionado (Tabla 2).

### **3. Análisis de datos**

#### **3.1. Análisis de rasgos**

**RASGOS MORFOMÉTRICOS:** Con el propósito de explorar las diferencias en los rasgos entre especies se hizo un análisis descriptivo de frecuencias relativas de cada categoría de este rasgo, mediante histogramas en Excel. Se evaluó la posible correlación entre los rasgos mediante un análisis de componentes principales. Las correlaciones entre rasgos permiten entender el aporte de cada uno a una variable explicativa, la idea con este análisis es reducir un alto número de variables a una menor cantidad, logrando obtener así componentes principales o factores formados a partir de la combinación lineal de las variables iniciales (McCune & Grace 2002). Una vez se obtienen los componentes principales se analizan las relaciones entre las variables de acuerdo a su magnitud y signo (positivo o negativo). En este estudio se tomó la variable inicial y se hizo un análisis de componentes principales para evaluar la correlación de las variables cuantitativas, tomando la correlación de Spearman que permite analizar datos no paramétricos (Zar 1996). El propósito de este análisis fue evaluar el aporte de cada rasgo a la abundancia de las especies. Los rasgos cuantitativos se analizaron de acuerdo a los porcentajes, este análisis fue llevado a cabo con el programa Infostat en versión estudiantil (Di Rienzo et al 2008).

**RASGOS DE HISTORIA DE VIDA:** De igual manera para explorar las diferencias dadas entre los rasgos cualitativos o categóricos de historia de vida (dieta y tipo de nido), se hizo un análisis estadístico descriptivo mediante diagramas de torta. Con este análisis se muestran las diferencias dadas en el número de especies con estos rasgos en el estudio, estos diagramas se hicieron con el programa Excel.

**MEDIA PONDERADA DE LOS RASGOS:** A partir de los rasgos morfométricos obtenidos de campo se evaluó la media ponderada de la comunidad CWM, esta media representa el valor esperado de un rasgo a partir de un valor representativo para cada especie y su relación con la abundancia relativa (Lavorel et al 2008). Se calcula a partir de un valor representativo del rasgo en cada especie, y puede ser una medida de tendencia central del rasgo, valor que es ponderado con la abundancia relativa de la especie (Cassanoves et al 2011). A partir de esta medida se analizará cuales rasgos varían de forma significativa en aquellas especies que además muestran cambios en la abundancia entre los diferentes tipos de vegetación.

### 3.2. Grupos funcionales

GRUPOS FUNCIONALES: Los grupos funcionales se definirán a posteriori basados en el análisis multivariado de agrupación (Petchey et al 2006). No obstante, antes es importante validar los grupos funcionales mediante pruebas estadísticas, para esto inicialmente se definieron los grupos funcionales con los rasgos continuos morfométricos y se construyó un primer dendrograma usando la distancia Euclidiana (Pla et al 2011), posteriormente las diferencias entre estos grupos funcionales fueron validadas mediante un análisis de varianza multivariada MANOVA para los rasgos morfométricos o continuos. Con estos grupos se validaron los rasgos categóricos de cada grupo funcional mediante tablas de contingencia usando el estadístico Chi cuadrado, estos análisis se hicieron con el programa Infostat (Di Rienzo et al 2008).

Una vez fueron validadas las diferencias entre los grupos funcionales se construyó el dendrograma definitivo mediante el análisis de agrupación multivariada usando el método Ward y algoritmo de similaridad de Gower (1971), que combina la distancia euclidiana para rasgos continuos o cuantitativos y la similaridad de Jaccard para rasgos categóricos o cualitativos (Pla et al. 2011). Este dendrograma asigna a cada especie un grupo de acuerdo con sus características con el programa F Diversity (Casanoves et al 2011), el cual además tomará en cuenta la correlación cofenética como la medida de distancia de agrupación. Esta distancia determina la proximidad entre los elementos que se unen en un mismo grupo, el coeficiente cofenético interesa que sea lo más elevado posible, siendo menor o igual que 1 (Lessig 1972).

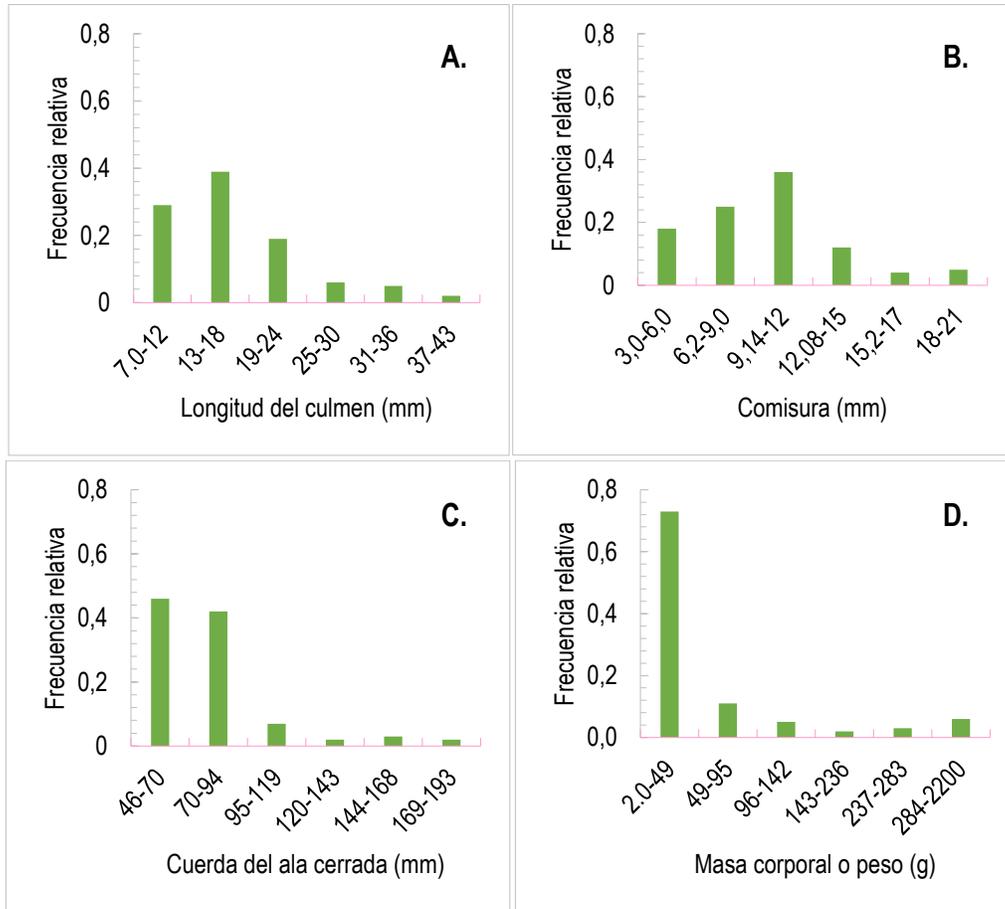
### 3.3. Grupos funcionales y tipos de vegetación

Una vez se obtuvieron los grupos funcionales se hizo un análisis de correspondencia, este análisis de ordenación multivariado permite representar en un espacio geométrico las proximidades dadas en un conjunto de datos de acuerdo con las variables predictoras (McCune & Grace 2002). En este caso, las abundancias de las especies pertenecientes a cada grupo funcional y los diferentes tipos de vegetación evaluados (Pla et al 2012). El propósito de este análisis es conocer las posibles asociaciones entre los diferentes tipos de vegetación y los grupos funcionales más abundantes, los análisis anteriores se hicieron con el programa Infostat (Di Riezo et al 2008).

## 4. Resultados

### 4.1. Rasgos morfométricos

Estos rasgos categóricos mostraron diferencias entre las frecuencias relativas de las especies de acuerdo con las categorías en las que fueron agrupados. Los rasgos longitud del culmen y el ancho de la comisura cuentan con una mayor distribución de frecuencias en comparación con los rasgos cuerda del ala y masa corporal que tienen una mayor frecuencia en las primeras categorías (Figura 1 A-D).



**Figura 1.** Diagramas de frecuencia relativa de rasgos categóricos de especies. **A.** longitud del culmen, **B.** comisura, **C.** cuerda del ala cerrada y **D.** Masa corporal. Los digramas muestran la distribución de las especies en las categorías de cada rasgo.

Para conocer la posible correlación entre los rasgos morfométricos se hizo un análisis inicial exploratorio mediante componentes principales, que posteriormente se evaluó con la correlación de de Sperman, con la cual se obtuvo el coeficiente de correlación entre rasgos (Tabla 3). El mayor coeficiente lo obtuvo el rasgo cuerda del ala cerrada y masa corporal, la cuerda del ala cerrada y la comisura, seguido de la masa corporal y la comisura.

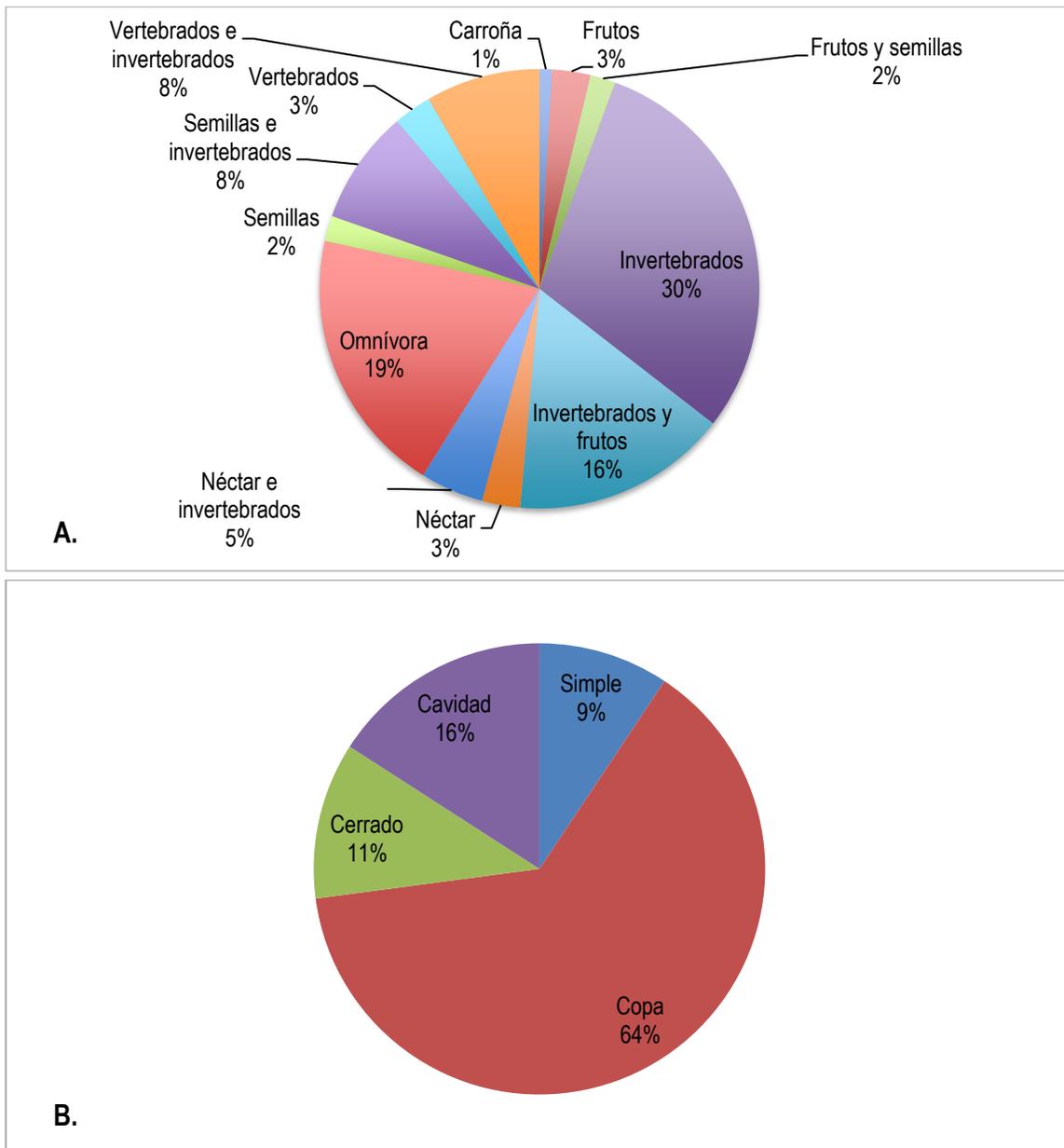
**Tabla 3.** Matriz de coeficientes de correlación de Sperman de los rasgos morfométricos de las aves del enclave seco del cañón del río Chicamocha.

	Cuerda del ala cerrada	Masa corporal	Longitud del culmen	Comisura
Cuerda del ala cerrada	1,00			
Masa corporal	0,92	1,00		
Longitud del culmen	0,43	0,38	1,00	
Comisura	0,88	0,80	0,46	1,00

Mientras que los rasgos de masa corporal y la longitud del culmen, así como la longitud del culmen y la cuerda del ala cerrada, y la longitud del culmen y la comisura fueron los que tuvieron las menores correlaciones.

#### 4.2. Rasgos de historia de vida

Estos rasgos cualitativos por su parte mostraron diferencias en el número de especies, contribuyendo de forma distinta a la variación en las comunidades de aves presentes en el cañón del Chicamocha (Figura 2 A y B).



**Figura 2.** Diagramas de torta del porcentaje de especies. **A.** categorías del rasgo dieta y **B.** categorías del rasgo tipo de nido, en las especies de aves del enclave seco el cañón del río Chicamocha.

Para la composición de la dieta se presentan diferentes combinaciones entre las categorías, ya que las aves no se alimentan exclusivamente de un recurso, encontrando un mayor porcentaje de aves que se alimentan de invertebrados 30%, seguida de las aves omnívoras con un 19%, y en un menor porcentaje las aves que se alimentan de carroña (Figura 2A). Por su parte, la categoría de nido más común es el tipo copa con un 64% de las especies del estudio, seguido del tipo de nido cavidad con un 16 %, finalmente el tipo de nido que menos comparten las especies es la categoría nido simple con un 9% (Figura 2B).

#### 4.3. Media ponderada de la comunidad por rasgo funcional

Los rasgos evaluados mostraron diferencias en cada uno de los tipos de vegetación. Los rasgos morfométricos con mayores cambios fueron la cuerda del ala cerrada, la comisura y marginalmente la longitud del culmen. Para la dieta, las categorías de vertebrados, invertebrados, semillas y omnívoros, presentaron cambios, encontrando las dos últimas con diferencias altamente significativas. Finalmente, en el rasgo tipo de nido las categorías que presentaron las mayores diferencias fueron el nido simple y de copa (Tabla 4).

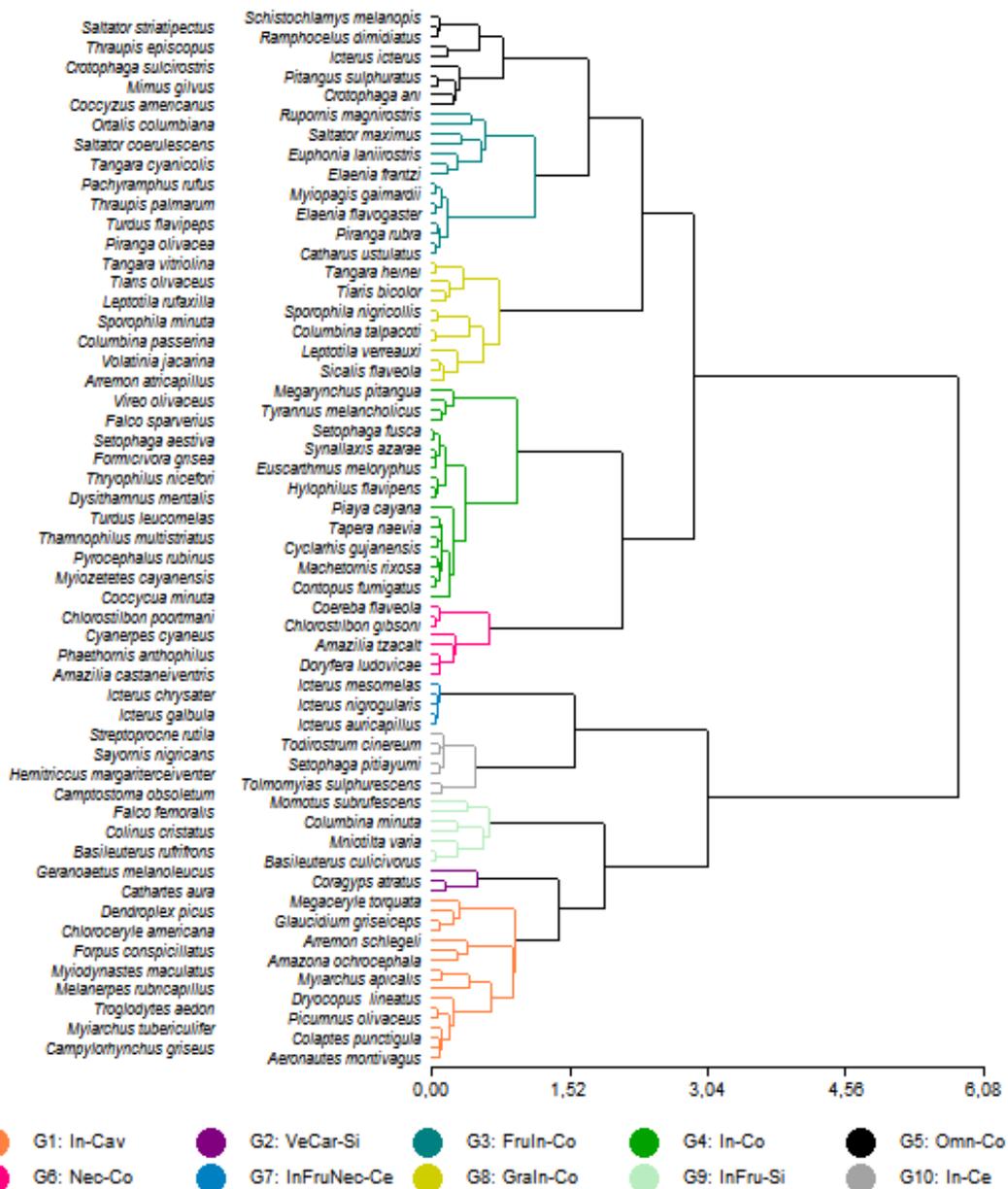
**Tabla 4.** Media ponderada de la comunidad - CWM entre tipos de vegetación evaluada para los rasgos de las especies de aves en el enclave seco del cañón del río Chicamocha.

Rasgos	Índice	gl	F	P
Morfométricos	CWM: Cuerda del ala cerrada	8	2,21	<b>0,0386</b>
	CWM: Masa corporal	8	1,96	0,0630
	CWM: Longitud del culmen	8	2,07	0,0523
	CWM: Comisura	8	2,41	<b>0,0247</b>
Historia de vida - Dieta -	CWM: Vertebrados	8	4,61	<b>0,0002</b>
	CWM: Carroña	8	1,42	0,2069
	CWM: Frutos	8	1,40	0,2136
	CWM: Semillas	8	9,36	<b>&lt;0,0001</b>
	CWM: Invertebrados	8	3,50	<b>0,0021</b>
	CWM: Néctar	8	3,23	<b>0,0039</b>
	CWM: Omnívoro	8	5,75	<b>&lt;0,0001</b>
Historia de vida - Nido -	CWM: Simple	8	2,64	<b>0,0146</b>
	CWM: Copa	8	4,91	<b>0,0001</b>
	CWM: Cerrado	8	1,48	0,1838
	CWM: Cavidad	8	1,18	0,3269

#### 4.4. Dendrograma y grupos funcionales de aves

Se obtuvo un dendrograma usando la matriz de rasgos morfométricos y de historia de vida de las especies. A partir de un análisis de conglomerados se obtuvieron diez agrupaciones o grupos funcionales con una correlación cofenética de 0,635 (Figura 3).

GRUPO 1: conformado por especies de aves que se alimentan de frutos e invertebrados principalmente y que hacen sus nidos en forma de copa **FruIn-Co**, en este grupo hay 15 especies entre las cuales se encuentra *Elaenia flavogaster*, *Saltator coerulescens* y *Thraupis palmarum* entre otras. Esta conformado por 175 individuos con valores promedio de peso de  $80.7g \pm 144.3$ , logitud de la cuerda del ala cerrada de  $99.6 \text{ mm} \pm 54.3$ , culmen de  $3.1 \text{ mm} \pm 6.4$  y comisura de  $1.2 \text{ mm} \pm 0.4$  (Anexo 1).



**Figura 3.** Análisis de conglomerados de especies de aves de acuerdo con sus rasgos morfométricos y de historia de vida. Los colores del lado derecho corresponden a diez grupos funcionales a los que pertenecen las especies del lado izquierdo. Dendrograma de agrupación generado con el método Ward, usando distancias de Gower para rasgos continuos de morfología y categóricos de historia de vida.

GRUPO 2: conformado por especies de aves que son principalmente granívoras por alimentarse de semillas, aunque en ocasiones se alimentan también de algunos invertebrados, y que hacen sus nidos en forma de copa **Grain-Co**, en este grupo hay 13 especies entre las que se encuentran *Columbina passerina*, *Columbina talpacoti* y *Leptotila verreauxi* entre otras. Esta conformado por 290 individuos con valores promedio de peso de  $70.5 \text{ g} \pm 49.5$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $91.9 \text{ mm} \pm 29.0$ , culmen de  $1.4 \text{ mm} \pm 0.3$  y comisura de  $0.7 \text{ mm} \pm 0.2$  (Anexo 1).

GRUPO 3: conformado por especies que se alimentan principalmente de invertebrados y hacen sus nidos en cavidades **In-Cav**, este grupo tiene en este grupo se encuentran 17 especies entre ellas *Dendroplex picus*, *Dryocopus lineatus* y *Troglodytes aedon* entre otras. Esta conformado por 378 individuos con valores promedio de peso de  $54.0 \text{ g} \pm 91.7$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $93.7 \text{ mm} \pm 43.9$ , culmen de  $2.2 \text{ mm} \pm 1.8$  y comisura de  $1.1 \text{ mm} \pm 0.5$  (Anexo 1).

GRUPO 4: conformado por especies de aves que se alimentan de invertebrados y que hacen nidos cerrados **In-Ce**, en este grupo hay siete especies entre las que se encuentran *Hemitriccus margaritaceiventer*, *Sayornis nigricans* y *Streptoprocne rutila* entre otras. Esta conformado por 139 individuos con valores promedio de peso de  $15.1 \text{ g} \pm 7.4$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $64.3 \text{ mm} \pm 28.4$ , culmen de  $1.3 \text{ mm} \pm 0.4$  y comisura de  $1.0 \text{ mm} \pm 0.3$  (Anexo 1).

GRUPO 5: conformado por especies de aves que se alimentan de invertebrados principalmente que hacen nidos en forma de copa **In-Co**, en este grupo hay 22 especies entre las cuales se encuentra *Thryophilus nicefori*, *Pyrocephalus rubinus* y *Turdus leucomelas* entre otras. Esta conformado por 264 individuos con valores promedio de peso de  $39.0 \text{ g} \pm 29.6$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $85.6 \text{ mm} \pm 30.2$ , culmen de  $1.6 \text{ mm} \pm 0.4$  y comisura de  $1.1 \text{ mm} \pm 0.3$  (Anexo 1).

GRUPO 6: conformado por especies de aves que se alimentan de invertebrados y frutos y que hacen nidos simples **InFru-Si**, en este grupo hay siete especies entre las que se encuentran *Columbina minuta*, *Momotus subrufescens* y *Colinus cristatus* entre otras. Esta conformado por 161 individuos con valores promedio de peso de  $52.0 \text{ g} \pm 94.2$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $77.5 \text{ mm} \pm 68.0$ , culmen de  $1.4 \text{ mm} \pm 0.9$  y comisura de  $0.9 \text{ mm} \pm 0.6$  (Anexo 1).

GRUPO 7: conformado por especies de aves que se alimentan de exactamente tres categorías de dieta (invertebrados, frutos y néctar) y que hacen nidos cerrados **InFruNec-Ce**, en este grupo hay cinco especies entre las que se encuentran *Icterus auricapillus*, *Icterus chrysater* e *Icterus nigrogularis* entre otras. Esta conformado por 50 individuos con valores promedio de peso de  $46.1 \text{ g} \pm 8.5$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $97.6 \text{ mm} \pm 9.7$ , culmen de  $2.2 \text{ mm} \pm 0.4$  y comisura de  $0.9 \text{ mm} \pm 0.1$  (Anexo 1).

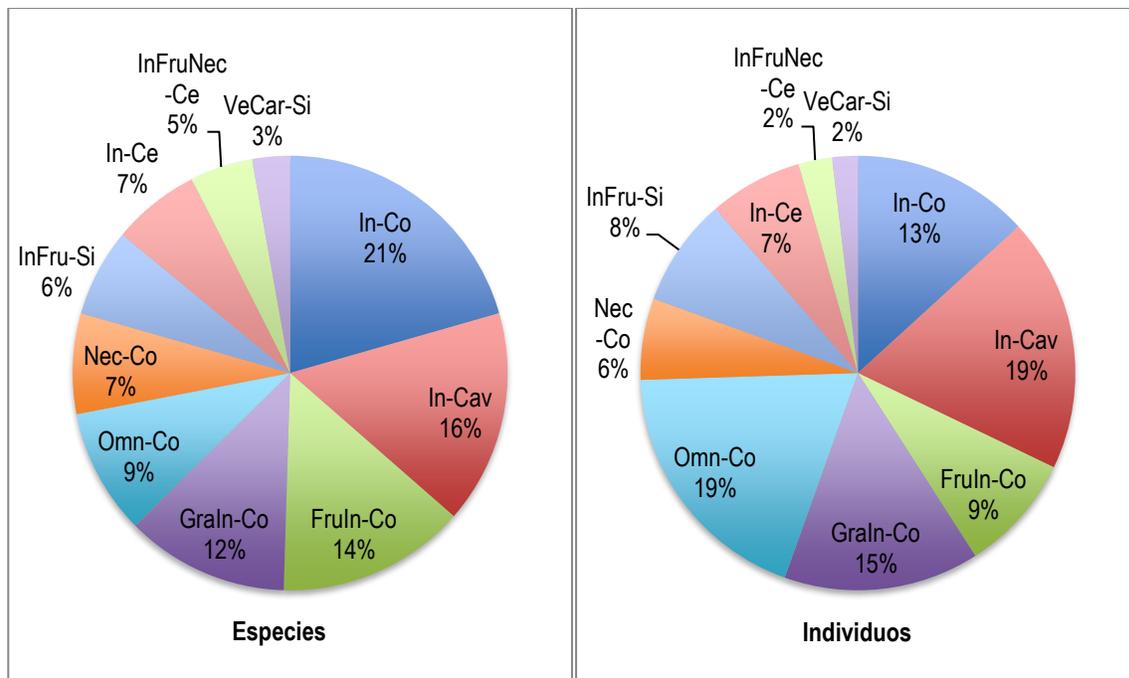
GRUPO 8: conformado por especies de aves que se alimentan de néctar mayormente colibríes que hacen sus nidos en forma de copa **Nec-Co**, en este grupo hay ocho especies entre las que se

encuentran *Amazilia castaneiventris*, *Amazilia tzacalt* y *Chlorostilbon poortmani* entre otras. Esta conformado por 121 individuos con valores promedio de peso de  $5.3 \text{ g} \pm 3.7$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $54.3 \text{ mm} \pm 7.7$ , culmen de  $1.9 \text{ mm} \pm 0.5$  y comisura de  $0.5 \text{ mm} \pm 0.2$  (Anexo 1).

GRUPO 9: conformado por especies de aves omnívoras ya que se alimentan de más de tres categorías de dieta diferentes y que hacen nidos en forma de copa **Omn-Co**, en este grupo hay 10 especies entre las que se encuentran *Crotophaga ani*, *Mimus gilvus* y *Ramphocelus dimidiatus* entre otras. Esta conformado por 380 individuos con valores promedio de peso de  $50.3 \text{ g} \pm 24.9$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $99.8 \text{ mm} \pm 27.5$ , culmen de  $2.2 \text{ mm} \pm 0.8$  y comisura de  $1.3 \text{ mm} \pm 0.3$  (Anexo 1).

GRUPO 10: conformado por especies de aves que se alimentan de vertebrados y carroña, entre las que se encuentran rapaces que hacen nidos simples **VeCar-Si**, en este grupo hay tres especies *Cathartes aura*, *Coragyps atratus* y *Geranoaetus melanoleucus*. Esta conformado por 38 individuos con valores promedio de peso de  $1758.6 \text{ g} \pm 421.2$ , longitud de la cuerda del ala cerrada de  $427.9 \text{ mm} \pm 53.9$ , culmen de  $6.5 \text{ mm} \pm 0.4$  y comisura de  $13.0 \text{ mm} \pm 0.8$  (Anexo 1).

Los grupos funcionales se diferencian tanto en el número de especies como en el número de individuos (Figura 4). El grupo funcional con mayor porcentaje de especies fue el de In-Co con un 21% y un 13% de los individuos de todo el estudio (22 especies y 264 individuos), especies que mayormente se alimentan de invertebrados con nidos de copa.



**Figura 4.** Número de especies e individuos que conforman cada grupo funcional de aves en el enclave seco del cañón del río Chicamocho.

El segundo grupo con mayor porcentaje de especies es el de las aves que se alimentan de invertebrados y hacen nidos en cavidades In-Cav con un 17% de las especies y un 19% de los individuos totales del estudio (17 especies y 378 individuos). En tercer lugar el grupo con mayor número de especies fue el de los FruIn-Co conformado por un 14% de las especies y 9% de los individuos (15 especies y 175 individuos).

Los grupos funcionales con un menor porcentaje de especies fueron VerCar-Si en el que se encuentran aves carroñeras y rapaces con un 3% de las especies y un 2% de los individuos de este estudio (3 especies y 38 individuos). InFruNec-Ce, quienes se alimentan de una dieta más específica que incluye invertebrados, frutos y néctar, además de hacer nidos cerrados, este grupo tuvo un 5% de las especies del estudio y un 3% de los individuos (5 especies y 50 individuos). Y finalmente, In-Ce, aves que se alimentan de invertebrados y que hacen nidos cerrados, este grupo tuvo el 7% de las especies del estudio y el 8% de los individuos del área de estudio (7 especies y 139 individuos).

#### 4.5. Validación de grupos funcionales de aves

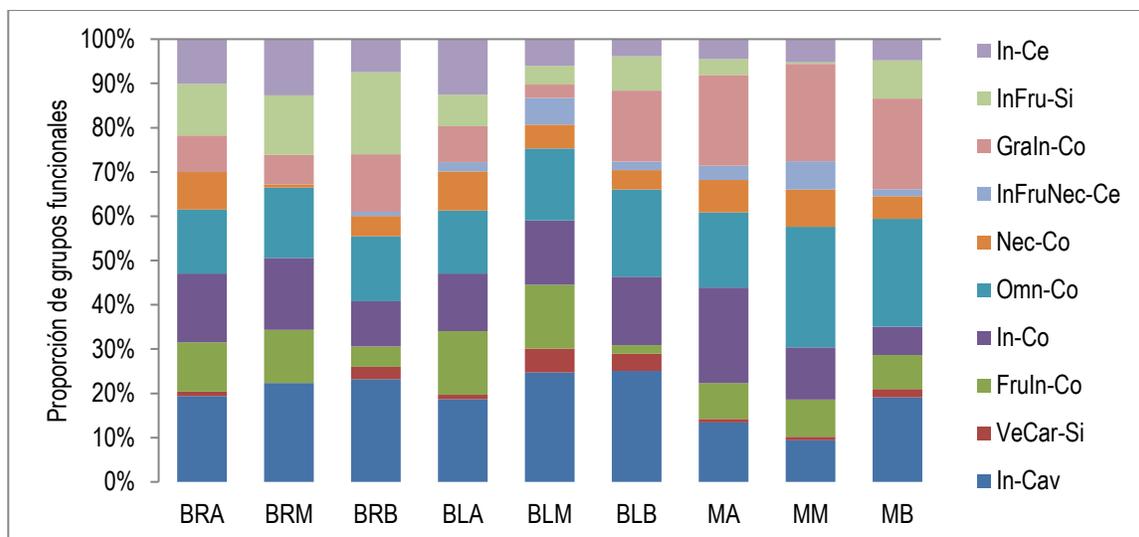
Se obtuvieron diez grupos funcionales a partir de los rasgos morfométricos y de historia de vida, con diferencias significativas entre ellos. Los rasgos morfométricos presentaron diferencias entre grupos, otorgándole una letra distinta a cada grupo con la prueba Manova de Hotelling  $F_{9, 990} = 792,28$ ,  $P < 0,001$  (Tabla 5). De igual manera, los rasgos de historia de vida presentaron diferencias entre grupos  $X^2_{9, 432} = 9009$ ,  $P < 0,001$ . Las tablas de contingencia de los rasgos de dieta mostraron diferencias significativas entre ellos con el estadístico  $\text{Chi}^2$   $P < 0,001$  y con un coeficiente de contingencia de Pearson de 0.91. También hubo diferencias entre las categorías del rasgo tipo de nido,  $\text{Chi}^2$   $P < 0,001$  con un coeficiente de contingencia de Pearson de 0.61.

**Tabla 5.** Matriz de covarianzas con la prueba Hotelling Manova para rasgos morfométricos.

Grupo funcional	Culmen	Comisura	Ala	Peso	n	Letra
FruIn-Co	30,9	11,7	99,6	80,7	175	A
GrIn-Co	12,5	7,5	76,6	41,7	290	B
In-Cav	25,4	12,2	102,8	476,6	378	C
In-Ce	12,6	9,2	76,8	14,5	139	D
In-Co	15,3	10,2	84,3	34,6	264	E
InFru-Si	15,8	11,0	103,1	81,3	161	F
InFruNec-Ce	20,9	9,2	97,0	39,7	50	G
Nec-Co	20,7	5,3	57,0	6,1	121	H
Omn-Co	22,3	13,0	106,6	55,8	380	I
VerCar-Si	53,1	34,6	461,2	1905,8	38	J

#### 4.6. Grupos funcionales y tipos de vegetación

Se encontraron variaciones en la proporción de grupos funcionales entre tipos de vegetación. Las diferencias significativas se presentan entre grupos funcionales  $F_{9,79} = 15,29 P > 0,0001$ , y entre los tipos de vegetación  $F_{9,71} = 16,18 P < 0,001$ . Evidenciándose cambios entre el bosque ripario bajo (BRB) y el bosque de ladera alto (BLA), así como también entre el bosque ripario bajo (BRB) y los matorrales de la zona alta (MA) y media (MM). Al comparar la proporción de especies pertenecientes a cada grupo funcional, algunos tipos de vegetación no cuentan con especies que representen el grupo y por tanto, el grupo está ausente o tiene una proporción muy pequeña (Figura 5).



**Figura 5.** Proporción de grupos funcionales en los diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del Cañón del Chicamocha. BRA: bosque ripario alto, BRM: bosque ripario medio, BRB: bosque ripario bajo, BLA: bosque de ladera alto, BLM: bosque de ladera medio, BLB: bosque de ladera bajo, MA: matorral alto, MM: Matorral medio y MB: matorral bajo.

El grupo que tiene mayor representatividad de especies así como de individuos en todos los tipos de vegetación es In-Cav. Seguido a este se encuentra el grupo In-Co, FruIn-Co y el GraIn-Co que cuentan con un alto número de especies, pero con variaciones en el número de individuos entre tipos de vegetación. Por otra parte, los grupos menos representativos por su bajo número de especies e individuos fueron InFruNec-Ce así como VerCar-Si, con las proporciones más bajas entre todos los tipos de vegetación (Figura 5).

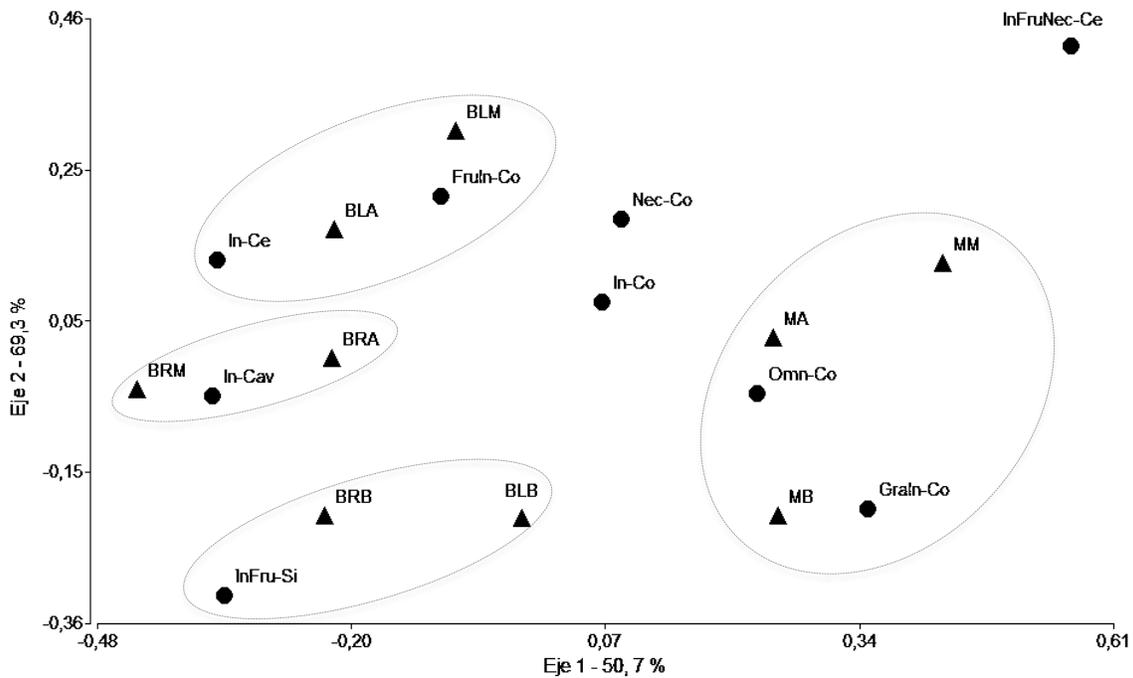
En los bosques riparios por ejemplo, la franja baja fue la única en la que se observaron especies del grupo de InFruNec-Ce, grupo que estuvo ausente en la franja alta y media. Mientras que el grupo VerCar-Si estuvo ausente en la zona media de los bosques riparios, franja en la que además se presentó una menor proporción del grupo Nec-Co en comparación con los demás tipos de vegetación.

En los bosques de ladera por otra parte se encontraron representados todos los grupos funcionales, aunque en la zona media hay una menor proporción de los grupos In-Ce, InFru-Si, GraIn-Co y Nec-

Co. La zona baja de los bosques de ladera cuenta con la menor proporción del grupo FruIn-Co, mientras que el grupo Inv-Cav es el que tiene la mayor proporción de especies en este tipo de vegetación en comparación con los demás.

Los matorrales al igual que los bosques de ladera cuentan con todos los grupos funcionales, aunque hay una menor proporción en del grupo InFru-Si. El grupo VeCar-Si tiene la menor proporción en la zona media de los matorrales, mientras que el grupo Grain-Co tienen la mayor proporción en todas las franjas altitudinales.

A partir de los análisis de correspondencia se exploraron las posibles asociaciones que se presentaran entre los grupos funcionales y los tipos de vegetación (Figura 6). Los grupos InFru-Si, In-Cav, In-Ce y FruIn-Co están asociados con los bosques riparios y de ladera, mientras que los grupos de Omn-Co y Grain-Co con los matorrales.



**Figura 6.** Análisis de correspondencia entre grupos funcionales y los tipos de vegetación presentes en el enclave seco del Cañón del Chicamocha. Se muestran los diez grupos de aves y su asociación con los nueve tipos de vegetación entre ellos: bosque ripario bajo BRB, bosque de ladera bajo BLB, matorral bajo MB, bosque ripario medio BRM, bosque de ladera medio BLM, matorral medio MM, bosque ripario alto BRA, bosque de ladera alto BLA y matorral alto MA.

Hay además algunas variaciones de acuerdo con la altura, los bosques riparios de la franja alta y media, por ejemplo, se asocian con el grupo de In-Cav el cual tiene especies de aves que se alimentan de invertebrados que nidifican en cavidades. Mientras que en la franja baja se presenta asociación con el grupo InFru-Si que incluye especies que se alimentan de invertebrados y frutos con nidos simples, tanto en el bosque ripario como en el de ladera.

Los bosques de ladera de la zona alta y media se asocian con grupos de aves In-Ce que se alimentan de invertebrados con nidos cerrados y con FruIn-Co, especies que se alimentan de frutos e invertebrados con nidos de copa. Además, los matorrales de la zona baja están asociados al grupo GraIn-Co aves granívoras que también se alimentan de invertebrados con nidos de copa, y los matorrales de la zona alta y media con el grupo de Omn-Co especies omnívoras con nidos de copa.

## 5. Discusión

En este estudio se muestra como la distribución de las especies de aves en un tipo de vegetación particular varía de acuerdo con sus rasgos funcionales. Mediante nuestro análisis fue posible entender como rasgos morfométricos y de historia de vida pueden asociarse con el hábitat de las especies. Encontrando que la abundancia en un tipo de vegetación particular puede relacionarse indirectamente con el desempeño biológico, el que además es favorecido o no por ciertos rasgos, determinando el grupo funcional al cual pertenece una especie. Basado en lo anterior, este estudio aporta al entendimiento de las estrategias de vida que las especies de aves usan en los diferentes tipos de vegetación del enclave seco del cañón del río Chicamocha en Santander, contribuyendo además al plantamiento de estrategias de conservación en bosque seco tropical

En una comunidad las reglas de ensamble muestran que las especies no están presentes aleatoriamente sino que al contrario están sujetas a limitantes biológicos, en el cual las especies comparten o no adaptaciones similares o rasgos funcionales (Hutchinson 1957, Diamond 1975, Mayfield & Levine 2010). En este estudio, los rasgos morfométricos al ser divididos en categorías de acuerdo con su rango, mostraron un número diferencial de especies, encontrando un mayor número para ciertas categorías y un menor número para otros. Esto mismo se observó en las categorías de los rasgos de historia de vida, las cuales son compartidos por las especies en porcentajes diferenciales, con categorías en común. Es probable que esta convergencia de rasgos este ocurriendo a favor de las especies que se encuentran adaptadas a las condiciones particulares, respondiendo a los filtros ambientales de cada tipo de vegetación (Violle & Jiang 2009, Webb et al 2010, de Bello et al 2013).

Al analizar la distribución de los rasgos morfométricos por ejemplo, se observó correlación entre ellos. Se encontraron correlaciones entre la cuerda del ala cerrada y la masa corporal, así como también entre la cuerda del ala cerrada y la comisura, y entre la masa corporal y la comisura en el pico. Otros estudios también han encontrado correlaciones entre diferentes rasgos morfométricos en aves (James 1985, Rising & Somers 1989), así como también relación de rasgos morfométricos con especialización de hábitat (Reif et al 2016). La correlación entre rasgos permite seleccionar rasgos, incorporando en un rasgo la variación de los demás, reduciendo la cantidad de rasgos a medir, disminuyendo tiempo y costos (Laliberte & Legendre 2010, Zhu et al 2017). Además, el desempeño de índices de diversidad funcional mejora cuando se reducen rasgos redundantes, evitando que se hagan cálculos adicionando el peso de un rasgo dos veces, por lo que se recomienda hacer una apropiada selección, teniendo en cuenta lo que cada rasgo representa a nivel ecológico (Lavorel et

al 1997, Lêps et al 2006). Para cumplir con el propósito de este estudio, tan solo exploramos las posibles correlaciones que se estuvieran presentando entre los rasgos morfométricos continuos, aunque es posible que la magnitud del cambio en estos rasgos sea similar, lo que podría explicar la alta correlación, entre ellos. Sin embargo, surge la inquietud si estas correlaciones están sujetas a las variaciones ambientales dadas en cada tipo de vegetación, o si se presentan como un patrón general en las comunidades de aves de este ecosistema.

La comisura del pico fue uno de los rasgos que mostró diferencias significativas al ser ponderado por abundancia entre los tipos de vegetación. Este rasgo cuenta con una mayor distribución de la frecuencia relativa en las primeras categorías, con comisuras pequeñas a medianas (3,0-12 mm). La comisura en las aves está relacionada con el forrajeo (Temeles et al 2009), y permite asignarle a las aves una categoría de comportamiento de ataque en la captura de alimento (Botero-Delgado & Bayly 2012). Las diferencias significativas entre los tipos de vegetación de este rasgo se pueden explicar mediante las diferencias en abundancia en las aves que pertenecen a las diferentes estrategias de alimentación o dieta. Estas diferencias porcentuales por ejemplo se observaron en las categorías de dieta invertebrados, frutos y semillas con un mayor porcentaje de individuos, comparadas con las categorías néctar, vertebrados, omívoros y carroña que tuvieron menores porcentajes.

Las categorías de frugívoros y granívoros después de invertebrados son unas de las dietas más dominantes por contar con los mayores porcentajes de especies entre las aves del cañón. Las aves granívoras por ejemplo, según Bregman et al (2014), están asociadas a áreas abiertas y transformadas, mientras que en los bosques están ausentes (Van der Wal et al 2012). Por otra parte, las aves frugívoras requieren de una mayor estructura en la vegetación ya que dependen de las dinámicas fenológicas de oferta de frutos, dependiendo principalmente de bosques o vegetación en estados sucesionales posteriores (Chazdon et al 2011). Es posible que los grupos de dieta sean más afines con ciertos tipos de vegetación, ya que en cada uno de estos además hay una mayor oferta de alimento de acuerdo con la categoría de dieta. Sin embargo, es necesario también evaluar la variación de la dieta con la estacionalidad, ya que las aves en bosque seco pueden alimentarse principalmente de invertebrados pero durante la época seca, también pueden consumir una mayor cantidad de frutos (Herrera et al 2006). Así mismo, la dieta de las aves en algunas especies varía ampliamente dependiendo de la oferta de alimento, consumiendo diferentes proporciones de cada categoría (Carmona et al 2016, Lopes et al 2016). Por tanto, aunque las aves consumidoras de invertebrados, granívoras y frugívoras muestren en este estudio cambios en la abundancia entre tipos de vegetación, delimitando teóricamente las preferencias de dieta, pueden también variar de acuerdo con procesos ecológicos locales, que requiere un mayor estudio como la estacionalidad del bosque seco, la fenología de las especies vegetales así como los requerimientos energéticos de las aves.

Uno de los rasgos más usados en análisis de diversidad funcional es la masa corporal ya que permite hacer diversos análisis con aves (Morante-Filho et al 2015, Seymor et al 2015, Luck et al 2015, Reif et al 2016). Este rasgo es buen indicador de la tasa metabólica, territorialidad y oferta de recursos en las aves. En colibríes por ejemplo, aunque las aves de mayor tamaño pueden defender mejor sus

territorios, requieren de una mayor oferta de néctar, por lo que el mayor tamaño tiene territorios más grandes y mayores requerimientos de néctar, indicadores que permiten entender mejor las variaciones en su nicho (McGill 2006). A pesar de lo anterior, sorprendentemente en este estudio este rasgo no respondió a la ponderación por la abundancia (Tabla 4), indicando baja variación del rasgo entre las especies de aves entre tipos de vegetación. Este resultado probablemente se explique por la baja variación de datos por especie con la cual se hizo este análisis, así como también por la baja frecuencia relativa en algunos rasgos, lo que no permitió capturar la variación intraespecífica al ser ponderada por la abundancia entre los diferentes tipos de vegetación (Newbold 2013). No obstante, es importante continuar explorando este rasgo, tomando un mayor número de mediciones por rasgo, ya que la masa es útil en una amplia variedad de análisis relacionados con procesos ecológicos en los ecosistemas, entre ellos la definición de territorios y la biomasa.

De forma contraria, el rasgo cuerda del ala cerrada si presentó variaciones significativas entre tipos de vegetación al ser ponderado por la abundancia. Este rasgo a diferencia del rasgo masa corporal cuenta con una mejor distribución de la frecuencia relativa en sus categorías, mostrando además diferencias significativas en la abundancia del rasgo. Las variaciones en este rasgo indican que hay una mayor frecuencia de aves con alas pequeñas (46-94 mm), y una menor frecuencia con alas medianas a grandes (95-193 mm). Las alas cortas son características de aves depredadoras de invertebrados entre las que se encuentran principalmente Tiránidos (Sherry 1984). Por otra parte, las alas largas son características de aves con comportamientos de forrajeo pasivos de áreas más abiertas (Botero-Delgado 2010). Lo anterior indica que probablemente la captura de invertebrados sea una estrategia abundante entre las aves del cañón. Un resultado que se apoya en el rasgo de historia de vida tipo de dieta que presentó un mayor porcentaje para la categoría de invertebrados, y que coincide con el periodo de lluvias, época en la que hay una mayor oferta de invertebrados en los bosques secos tropicales (Jansen & Schoener 1968, Vega et al 2010).

El rasgo tipo de nido por su parte, es un rasgo fijo y al igual que la dieta mostró diferencias con la abundancia en algunas de sus categorías, entre ellas nido copa y nido simple. El nido copa es una de las estrategias más usadas por las aves en este estudio ya que un 64% de las especies lo usan, mientras que tan solo un 16% usa cavidades y 9% nidos simples. Los nidos de copa pueden influenciar el desempeño biológico de las especies de forma distinta en comparación con los nidos de cavidades, ya que, este nido está más expuesto al ambiente y a la pérdida de calor, en comparación con los nidos de cavidades en los cuales se regula mejor este aspecto (Mainwaring et al 2014, Akresh et al 2017). El diseño del nido también se relaciona con el riesgo de depredación, especies que hacen nidos simples en el suelo por ejemplo están más expuestas que las especies que hacen nidos en cavidades (Caro 2005). Entonces el tipo de nido que construya la especie va a determinar el sitio en el cual lo construya y además su sobrevivencia en un tipo de vegetación (Zhang et al 2017). Si la especie encuentra en un determinado tipo de vegetación un sitio apropiado para hacer su nido, entonces podrá tener éxito reproductivo (Knight et al 2014). Sin embargo, es probable que si no hay disponible un sitio para hacerlo, en el cual este protegida además de depredadores, no tenga éxito reproductivo la especie en este tipo de vegetación (Brand et al 2010, Elmberg & Pöysä 2011). Aunque en este estudio no evaluamos la influencia del tipo de nido con la vegetación en

campo, teóricamente se pueden ver diferencias en la abundancia de las diferentes especies entre estas estrategias de construcción de nidos. No obstante, para lograr probar esto es necesario hacer estudios en campo que permitan entender como el rasgo tipo de nido puede influenciar la selección de un tipo de vegetación particular para nidificar, y si es posible que hallan especies más vulnerables, que dependan de tipos de vegetación como los bosques, siendo por tanto un rasgo clave para diseñar estrategias de conservación en aves.

Los rasgos mencionados mostraron variaciones al ser ponderados por la abundancia, aportando al entendimiento de las comunidades de aves del cañón del Chicamocha mediante la construcción de grupos funcionales a posteriori. Los grupos funcionales son un comienzo teórico para entender como los rasgos más comunes entre las especies varían entre tipos de vegetación. Es importante mencionar que desde la perspectiva funcional se requiere un mayor esfuerzo en entender las variaciones de estos rasgos a nivel poblacional, integrando los procesos locales de un ecosistema con la ecología de las comunidades (Muscarella & Uriarte 2016). A pesar de esto, en este estudio se evidencia la utilidad de los grupos funcionales para comprender como se agrupan las especies de acuerdo con las estrategias de vida en común. En este estudio se obtuvieron 10 grupos funcionales formados a partir de morfologías y estrategias de vida en común, cada uno con un número de individuos y especies determinado. Los rasgos morfométricos fueron uno de los rasgos clave para la obtención de estos grupos, ya que a partir de estos rasgos continuos fue posible obtener las agrupaciones funcionales, permitiendo posteriormente validar los demás rasgos categóricos en cada grupo. En estos grupos se observaron estrategias que fueron más comunes que las demás, por ejemplo, las especies de aves que se alimentan de invertebrados, así como también las aves que hacen nidos tipo copa y en cavidades, estrategias que pueden representar una ventaja adaptativa para el enclave seco del cañón del río Chicamocha.

Entre los grupos funcionales con mayor porcentaje de especies se encuentra el grupo In-Co en el cual están especies que se alimentan principalmente de invertebrados, que además hacen nidos de copa, con un 21% de las especies y 13% de los individuos de este estudio. De igual manera, esta el grupo In-Cav, en el que están aves que también tienen esta dieta pero que hacen nidos en cavidades, el cual tiene un 17% de las especies y un 19% de los individuos totales del estudio. Otro grupo que también tuvo altos porcentajes es el grupo de FruIn-Co, conformado por un 14% de las especies y 9% de los individuos que incluye especies que se alimenten de frutos e invertebrados que hacen nidos de copa. Por otra parte, se encuentran los grupos con los menores porcentajes, entre ellos el grupo de VerCar-Si con un 3% de las especies de aves carroñeras y rapaces y un 2% de los individuos de este estudio. Así como también el grupo InFruNec-Ce, con una dieta más específica que incluye invertebrados, frutos y néctar, además de hacer nidos cerrados, este grupo tuvo un 5% de las especies del estudio y un 3% de los individuos. Finalmente, el grupo con menor número de especies fue el de los In-Ce, aves que se alimentan de invertebrados y que hacen nidos cerrados, este grupo tuvo el 7% de las especies del estudio y el 8% de los individuos.

Un resultado que llamó la atención fue que al evaluar las diferencias en la proporción de estos grupos en cada tipo de vegetación, las mayores diferencias entre tipos de vegetación se presentan entre las

fisionomías (bosques riparios, bosques de ladera y matorrales). En este estudio por ejemplo, tanto los bosques de ladera como los matorrales contaron con todos los grupos funcionales, sin embargo, los bosques riparios tuvo ausente el grupo InFruNec-Ce que tan solo esta presente en la franja baja, el grupo VerCar-Si ausente en la franja media y una menor proporción del grupo Nec-Co comparado con las demás fisionomías de vegetación. Un resultado que se relaciona con lo observado por Zuluaga-C & Renjifo (en preparación), quienes encontraron que las mayores diferencias en composición de aves se encuentran entre fisionomías de vegetación más no entre franjas altitudinales. Por lo que una vez más, los bosques de ladera y los matorrales cuentan con especies que representan todos los grupos funcionales, con mayores o menores proporciones de ciertos grupos, mientras que los bosques riparios tienen una menor diversidad de grupos funcionales.

Las diferencias dadas entre tipos de vegetación probablemente puedan explicar la presencia del grupo de aves InFruNec-Ce solo en los bosques riparios de la franja baja. Este grupo funcional esta conformado exclusivamente por especies de Ictéridos, una familia que prefiere vegetación abierta con árboles dispersos más que bosques (Restall et al 2006, Hilty & Brown 2009). Los bosques riparios en el área de estudio, tanto en la franja alta como media están conformados por cavidades y cuevas hechas de roca formadas a partir de las dinámicas del agua durante la época de lluvias (observaciones personales). Posiblemente estas condiciones no favorezcan a este grupo funcional, y por esta razón, este grupo está mejor representado en los demás tipos de vegetación. Particularmente en la franja baja, cuenta con áreas más abiertas formadas en comparación con los demás bosques riparios Zuluaga-C & Renjifo (en preparación). No obstante, este grupo tan solo cuenta con un 5% de las especies y un 2% de los individuos de este estudio, porcentajes que son bastante bajos, teniendo en cuenta que además en este grupo se encuentra la especie amenazada *Icterus icterus* por ejemplo, la cual no fue observada en este tipo de vegetación (Renjifo et al 2016). Siendo por tanto un grupo funcional que requiere medidas de conservación prioritarias en comparación con los demás.

Otro resultado que también llamó la atención entre los grupos funcionales fue la mayor proporción de especies del grupo Inv-Cav, aquellas que se alimenta de invertebrados y que nidifican en cavidades, en todos los tipos de vegetación. Algunas especies de este grupo, especialmente los carpinteros requieren de árboles para hacer sus nidos, estos son seleccionados por el diámetro y las presas de alimento que se encuentren en estos árboles, principalmente artrópodos que son más abundantes en los bosques (Lyons et al 2008). Estos carpinteros además son especies ingenieras, ya que una vez abren la corteza de los árboles en busca de alimento crean cavidades que pueden ser usadas por otras especies, como por ejemplo los loros que adoptan estas cavidades (Martín et al 2004). En el cañón del Chicamocha, el paisaje ofrece numerosos afloramientos rocosos que diferentes especies de aves puede usar, por lo que esta heterogeneidad en el paisaje brinda variedad de cavidades potenciales en el área, lo que hace que sea la segunda estrategia de nidificación más común en las aves del cañón del Chicamocha después del nido tipo copa, siendo el vencejo *Aeronautes montivagus* el ave más representativa de este grupo.

Se presentaron asociaciones entre los tipos de vegetación y entre los grupos funcionales. Los grupos InFru-Si, In-Cav, In-Ce y FruIn-Co están asociados con bosques riparios y de ladera, mientras que los matorrales están asociados con los grupos Omn-Co y GraIn-Co. De acuerdo con lo anterior, los bosques cuentan con un mayor número de grupos funcionales comparados con los matorrales. Este resultado podría ser explicado a partir de la mayor heterogeneidad en la composición y estructura de la vegetación de los bosques en comparación con los matorrales, la que además favorece que haya un mayor número de estrategias de vida en las aves asociadas a los bosques (Pineda-Diez et al 2012, Mainwaring et al 2014, Santamaría-Rivero et al 2016).

Así mismo, todos los grupos funcionales de bosque cuentan con especies que se alimentan de invertebrados. Estas aves, tienen limitaciones fisiológicas, ya que dependen de la menor variación de temperatura que hay en los bosques, condición que restringe su movimiento a otros tipos de vegetación más abierta, en donde hay cambios más bruscos de temperatura (Renjifo 2001, Pollock et al 2015). De acuerdo con lo anterior, es posible que los grupos funcionales asociados a bosque además cuenten con rasgos que restringen su distribución a otros tipos de vegetación. En este estudio no tomamos variables ambientales que incluyeran la temperatura y sus variaciones, no obstante, se deben plantear estudios en los cuales se evalúen estas relaciones entre las condiciones ambientales y los grupos funcionales, ya que en un ecosistema como bosque seco con cambios estacionales, estas variaciones pueden ser claves para las comunidades de aves.

Por otra parte, aunque se cuenten con numerosos estudios en rasgos con aves que incluyen las variaciones en gradientes elevaciones (Pigot et al 2016), en rasgos de historia de vida (Ehlers et al 2016), gradientes urbanos y rurales (Leveau 2013), rasgos morfométricos (Botero-Delgadillo & Bayly 2012, Córdoba-Córdoba 2016), interacciones aves-plantas (Dehling et al 2016), entre otros. Surge la necesidad de entender mejor el aporte o variación de los rasgos bajo filtros ambientales, mediante los cuales además se logren capturar las variaciones intraespecíficas, permitiendo así seleccionar los rasgos más informativos a la hora de hacer análisis de diversidad funcional. Una de las dificultades de este estudio fue lograr reunir toda la información de rasgos de las especies de aves para compararla con los datos de abundancia. Un método que resulta útil para facilitar esta escasez de información de morfometría, así como de la ecología de las especies es a partir de la revisión de literatura y de ejemplares de colecciones biológicas (Rodríguez-Florez & Stiles 2005, Corbin 2008, Botero-Delgadillo & Bayly 2012). No obstante, aunque esta información fue bastante útil para hacer el análisis de grupos funcionales, es tan solo una aproximación a los rasgos funcionales de las especies del cañón del Chicamocha, y por tanto, debe alimentarse de investigaciones que incluyan la medición de todos los rasgos en campo. Solo así, será posible capturar cambios relacionados con las condiciones ambientales del bosque seco tropical, entre ellas, lo que ocurre en los rasgos bajo cambios en las condiciones ambientales y la transformación por uso del suelo (Mouillot et al 2013, Morante-Filho et al 2015, Bregman et al 2016).

De igual manera, es importante mencionar las limitaciones de la matriz de rasgos que usamos en este estudio. Ya que mediante el uso de rasgos fijos tomados de colecciones de museo y literatura no es posible capturar los aportes que hacen las variaciones intraespecíficas en los rasgos a la

diversidad funcional de la comunidad. Esta matriz no permitió calcular algunos de los índices más usados en el análisis de diversidad funcional, entre estos índices el índice de diversidad funcional FD, riqueza funcional FRic, divergencia funcional FDiv, equidad funcional FEve (Mouchet et al 2010), así como también otros complementarios que también varían con gradientes y con cambios en el uso del suelo (Mouillot et al 2013). Por tanto, sugerimos que en futuros estudios de diversidad funcional en aves, se evalúe como varían los rasgos de forma intraespecífica (Perronne et al 2017), para de esta manera seleccionar los rasgos que mejor respondan a cambios en el ecosistema. Este estudio representa uno de los primeros esfuerzos en comprender las estrategias de vida de las aves en el cañón del Chicamocha. Mediante el cual se muestra de forma teórica como las estrategias de vida pueden limitar el desempeño biológico de las especies y por tanto determinar el tipo de vegetación en el cual se encuentra. Aportando de esta manera al entendimiento de las estrategias de vida más comunes, que adicionalmente son un punto de partida para continuar estudiando la diversidad funcional de las aves y desarrollar estrategias de conservación para las aves del bosque seco tropical

## **Agradecimientos**

Esta investigación fue financiada por la beca otorgada por la Fundación Conserva, que hizo parte del convenio de colaboración N°5212094 entre ECOPETROL, Fundación Estación Biológica Guayacanal, Fundación Chimbilako y Fundación Conserva. Este estudio se realizó con el permiso de colecta No. 0284 otorgado por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales. Agradezco a Sergio Córdoba por facilitarme la medición de los ejemplares de la colección del Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt, a Pedro Camargo y Gary Stiles por también facilitarme el acceso a la colección del Instituto Nacional de Ciencias. A mi buen amigo Sergio Collazos y a la Fundación Conserva por compartirme los datos de rasgos morfométricos de las aves del Cañón. También quiero reconocer los aportes sobre los métodos de análisis de datos a Mary Lee Berdugo y Juan Manuel Pech quienes me guiaron en los análisis de diversidad funcional. A María Ángela Echeverry y Nicolás Urbina por sus valiosas observaciones que enriquecieron enormemente el documento, y quienes me apoyaron incondicionalmente en la finalización del proceso. A la Mandala Trófica por su amistad, a mi familia por su comprensión, a mi hijo por ser la fuerza y a Antoine por su amor. Finalmente, un muy cálido agradecimiento al director de la investigación Luis Miguel Renjifo, por ser mi guía académico, espiritual y amigo quien siempre tiene una buena disposición para discutir de las aves y la vida.

## **Literatura citada**

Akresh, M.E., Ardia, D.R. & King, D.I. 2017. Effect of nest characteristics on thermal properties, clutch size, and reproductive performance for an open-cup nesting songbird. *Avian Biology Research* 10: 107-118.

- Albesiano, S. & Fernández-Alonso, J.E. 2006. Catálogo comentado de la flora vascular de la franja tropical (500-1200m) del cañón del río Chicamocha (Boyacá-Santander, Colombia). Primera parte. *Caldasia* 28: 23-44.
- Baldwin, S.P., Oberholser, H.C. & Worlet, L.G. 1931. *Measurements of birds*. Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History. Cleveland, US.
- Barnett, C.A., Sakaluk, S. K. & Thompson, C.F. 2014. Aggressive displays by male House Wrens are composed of multiple components that predict attack. *Journal of Field Ornithology* 85: 56-62.
- Beauchamp, G. 2010. Group-foraging is not associated with longevity in North American birds. *Biology Letters* 6: 42-44. doi:10.1098/rsbl.2009.0691
- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: Towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* 20: 2333-2345.
- Boag, P.T. & Grant, P.R. 1981. Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science* 214:82-5.
- Bonter, N.B., Zuckerberg, B., Sedgwick, C.W. & Hochachka, W.M. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation–starvation trade-off. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20123087. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.3087>
- Botero-Delgado, E. & Bayly, N.J. 2012. Does morphology predict behavior? Correspondence between behavioral and morphometric data in a Tyrant-flycatcher (Tyrannidae) assemblage in the Santa Marta Mountains, Colombia. *Journal of Field Ornithology* 83: 329-342.
- Bregman, T.P., Sekercioglu, C.H. & Tobias, J.A. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biology Conservation* 169: 372-383.
- Bregman, T.P., Lees, A.C., MacGregor, H.E., Darski, B., de Moura, N.G., Aleico, A., Barlow, J. & Tobias, J.A. 2016. Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proceedings of Royal Society B* 283: 0161289. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1289>.
- Brand, A., Stromberg, J.C. & Noon, B.R. 2010. Avian Density and Nest Survival on the San Pedro River: Importance of Vegetation Type and Hydrologic Regime. *The Journal of Wildlife Society* 74: 734-754.

- Cadotte, M., Carscadden, K. & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W. & Yasuni, S-L, E. 2016. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 510-511.
- Carmona, C.P., de Bello, F., Mason, N.W. & Lepš, J. 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology and Evolution* 3: dx.doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.003
- Caro, T. M. 2005. *Antipredator defences in birds and mammals*. Chicago University Press, Chicago, U.S.A.
- Casanoves, F., Pla, L.E. & Di Rienzo, J.A. 2011. FDiversity an Integrated Tool to Estimate and Analyze Functional Diversity. *Bulletin of Ecological Society of America* 147-152.
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Schondube, J.E., Stoner, J.E., Avila, I.D., Flores-hidalgo, M. 2011. Seasonally Dry Tropical Forest Biodiversity and Conservation Value in Agricultural Landscapes of Mesoamerica. Pags. 259–278 in Dirzo, R., Young, H., Mooney, H. & Ceballos, G. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press, London.
- Connor, E.F., & Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60:1132-1140.
- Corbin, C.E. 2008. Foraging ecomorphology within North American flycatchers and a test of concordance with southern African species. *Journal of Ornithology* 149: 83-95.
- Córdoba-Córdoba, S. 2016. Aves en páramos de Colombia: características ecológicas de acuerdo a grupos de dieta y peso corporal *Biota Colombiana* 17: 77- 102.
- Darolová, A., Křištofik, J. & Hoi, H. 2014. Vegetation type variation in marsh habitats: does it affect nest site selection, reproductive success, and maternal investment in Reed Warblers?. *Journal of Ornithology* 155: 997-1008.
- Dean, W.R., Bernard, P. & Anderson, M.D. 2009. When to stay, when to go: trade-offs for southern African arid-zone birds in times of drought. *South African Journal of Science* 105: 24-28.
- De Bello, F., Vanderwalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H.C., Lvorel, S., Sykes, M.T. 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237-1244.

- Dehling, D.M., Jordano, P., Schaefer, H.M., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. 2016. Morphology predicts species functional roles and their degree of specialization in plant- frugivore interactions. *Proceedings of Royal Society B* 283: 2015-2444.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., González L., Tablada M., Robledo C.W. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444 in: *Ecology and Evolution of Communities*. Cody, M.L. & Diamond, J.M. Eds. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends of Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, M. 2007. Incorporating Plant Functional Diversity Effects in Ecosystem Service Assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684-20689.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P. & Pearse, W.D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958-2975.
- Dunning, J.B. 2007. *CRC Handbook of Avian Body Masses*. Second Edition. CRC Press Taylor & Francis Group.
- Ehlers, Y.C., Ehlers, D.A., Seymor, C.L., Thébault, E. & van Veen, F.J. 2015. Response of avian diversity to habitat modification can be predicted from life-history traits and ecological attributes. *Landscape Ecology* 30: 1225-1239.
- Elmberg, J. & Pöysä, H. 2011. Is the risk of nest predation heterospecifically density-dependent in precocial species belonging to different nesting guilds?. *Canadian Journal of Zoology* 89: 1164-1171.
- Flynn, D.F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerk, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.
- Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? Pp: 3-19 In: *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* (Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. Eds.). Cambridge University Press.
- Gower, J.C. 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27: 857-871.

- Hansell, H.M. 2005. *Animal architecture*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Herrera, G.L., Hobson, K.A., Martínez, J.C. & Méndez, G. 2006. Tracing the Origin of Dietary Protein in Tropical Dry Forest Birds. *Biotropica* 36: 735-742.
- Hilty, S. & Brown, W. 2009. *Guía de las aves de Colombia*. Princeton University Press, traducida por Álvarez-López, H. Asociación Colombiana de Ornitología y Sociedad Antioqueña de Ornitología, Bogotá-Colombia.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- Hutchinson, G.E. 1957. Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- James, F.C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 19: 265-275.
- Janzen, D.H. & Schoener, T.H. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 98-110.
- Jeltsch, F., Moloney, K.A., Schwager, M., Körner, K. & Blaum, N. 2011. Consequences of correlations between habitat modifications and negative impact of climate change for regional species survival *Agriculture, Ecosystems and Environment* 145: 49-58.
- Knight, E.C., Mahony, N.A. & Green, D.J. 2014. Crop type influences edge effects on the reproduction of songbirds in sagebrush habitat near agriculture. *Avian Conservation and Ecology* 9: 8. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00662-090108>.
- Kissling, W.D., Sekercioglu, C.H. & Jetz, W. 2012. Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography* 21: 328-340.
- Laliberte, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Tree* 12: 474-478.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S., Garden, D., Dorrrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters!. *Functional Ecology* 22: 134-147.

- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99: 135-147.
- Lêps, J., de Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. 2006. Quantifying and interpretatif functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501.
- Lessig, P.V. 1972. Comparing Cluster Analyses with Cophenetic Correlation. *Journal of Marketing Research* 9:82-84.
- Leveau, L.M. 2013. Bird traits in urban–rural gradients: how many functional groups are there?. *Journal of Ornithology* 154: 655-662.
- Ligon, R.A. & Butler, M.W. 2016. Body mass and immune function, but not bill coloration, predict dominance in female mallards. *Behavioral Processes* 131: 59-67.
- Lopes, L.E., Fernandes, A.M., Medeiros, M.C., Marini, M.Â. 2016. A classification scheme for avian diet types. *Journal of Field Ornithology* 87: 309-322.
- López, J.P., Stiles, F.G. & Parra, J.L. 2015. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. Pp. 81-125 en Salgado-Negret (ed.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia.
- Luck, G., Carter, A. & Smallbone, L. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE* 8: 1-11.
- Luck, G., Lavorel, S., McIntyre, S., Limb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81: 1065-1076.
- Lyons, A.L., Gaines, W.L., Lehmkuhl, J.F., Harrod, R.J. 2008. Short-term effects of fire and fire surrogate treatments on foraging tree selection by cavity-nesting birds in dry forests of central Washington. *Forest Ecology and Management* 255: 3203-3211.
- Maglianesi, M.A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. 2015. Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. *Ecography* 38: 1119-1128.
- Mainwaring, M.C., Hartley, I.R., Lambrechts, M.M. & Deeming, D.C. 2014. The design and function of birds' nest. *Ecology and Evolution* 20: 3909-3928.

- Martin, K., Aitken, K.E., Wiebe, K.L. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *The Condor* 106: 5-19.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- McCune, B. & Grace, J. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design. Gleneden Beach, OR. 152-163.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- Millet, A., Pelletier, F., Bélisle, M. & Garant, D. 2015. Patterns of Fluctuating Selection on Morphological and Reproductive Traits in Female Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *Evolutionary Biology* 43: 349-358.
- Morante-Filho, J.C., Deborah, F., Mariano-Neto, E. Rhodes, J. 2015. Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 10: e0128923. doi:10.1371/journal.pone.0128923.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167-177.
- Muscarella, R. & Uriarte, M. 2016. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies?. *Proceedings of The Royal Society B* 283: 20152434. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2434>
- Myung-Bok, L. & Rotenberry, J.T. 2015. Effects of land use on riparian birds in semiarid region. *Journal of Arid Environments* 119: 61-69.
- Newbold, T., Scharlemann, P.W., Butchart, S.H., Sekercioglu, C.H., Alkemade, R., Booth, H. & Purves, D.W. 2013. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of The Royal Society B* 280: 1-8.
- Orlandi, L.M., Vinicius, M. & Menezes, D.S. 2016. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 19: 112-116.

Ottaviani, D., Cairns, S.C., Oliverio, M. & Botani, L. 2006. Body mass as a predictive variable of home-range size among Italian mammals and birds. *Journal of Zoology* 269: 317-330.

Pavlacky, D.C., Possingham, H.P., Goldizen, A.W. 2015. Integrating life history traits and forest structure to evaluate the vulnerability of rainforest birds along gradients of deforestation and fragmentation in eastern Australia. *Biological Conservation* 188: 89-99.

Perronne, R., Munoz, F., Borgy, B., Reboud, X. & Gaba, S. 2017. How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 25: 29-44.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.

Petchey, O., Evans, K., Fishburn, I. & Gaston, K. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977-985.

Pigot, A.L., Trisos, C.H. & Tobias, J.A. 2016. Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of Royal Society B* 283: 20152013. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2013>.

Pineda-Diez, E., León-Cortés, J.L. & Rangel-Salazar, J.L. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 28: 369-376.

Pla, L., Casanoves, F. & Di Rienzo, J. 2012. *Quantifying Functional Diversity*. Springer Briefs in Environmental Science. New York.

Podos, J. & Nowicki, S. 2004. Beaks, adaptation, and vocal evolution in Darwin's finches. *BioScience* 54: 501-510.

Pollock, H.S., Cheviron, Z.A., Agin, T.J. & Brawn, J.D. 2015. Absence of microclimate selectivity in insectivorous birds of Neotropical forest understory. *Biological Conservation* 188: 116-125. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.013>

Posadas-Leal, C., Chapa-Vargas, L., Arredondo-Moreno, J.T. & Huber-Sannwald, E. 2010. Effects of habitat type on bird nesting in the desert grasslands of central Mexico: conservation implications. *Oryx* 44: 448-454.

Proyecto Xéridas (En preparación). Desarrollo y extensión de un modelo de corredor ecológico vertical de cañada para la conservación del bosque seco tropical y la adaptación al cambio climático en la Mesa de Xéridas, en el cinturón árido del bajo Chicamocha – alto Sogamoso. Convenio de

colaboración Fundación Conserva, Fundación Estación Biológica Guaya canal y Fundación Chimbilako

Reif, J., Hořák, D., Krištín, A., Kopsová, L. & Devictor, V. 2016. Linking habitat specialization with species' traits in European birds. *Oikos* 125: 405-413.

Renjifo, L.M. 2001. Effect of Natural and Antropogenic Landscape Matrices on the Abundance of Subandean Birds Species. *Ecological Applications* 11: 14-31.

Renjifo, L.M., Amaya-Villarreal, A.M., Burbano-Girón, J. & Velásquez-Tibatá, J. 2016. *Libro Rojo de Aves de Colombia. Volumen II. Ecosistemas Abiertos, Secos, Insulares, Acuáticos Continentales, Marinos, Tierras Altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y Bosques Húmedos del Centro, Norte y Oriente del País*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia.

Restall, R., Rodner, C. & Lentino, M. 2006. *Birds of Northern South America An Identification Guide Volume 1*. Yale University Press, United States.

Ricklefs, R.E. 2012. Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 14482-14487.

Rico-Guevara, A. & Araya-Salas, M. 2015. Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology* 26: 21-29.

Rising, J.D. & Somers, K.M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk* 106: 666-674.

Robert, C., Lasiewski, C. & Dawson, W.R. 1967. A Re-Examination of the Relation between Standard Metabolic Rate and Body Weight in Birds. *The Condor* 69:13-23.

Rodríguez-Flores, C.I. & Stiles, F.G. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaetorninae) y sus flores en la Amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana* 3: 7-27.

Ruggera, R.A., Blendinger, P.G., Gomez, M.D. & Marshak, C. 2015. Linking structure and functionality in mutualistic networks: do core frugivores disperse more seeds than peripheral species?. *Oikos* 125: 541–555.

Saavedra, F., Hensen, I., Beck, S.G., Böhning-Gaese, K., Lippok, D., Töpfer, T. & Schleuning, M. 2014. Functional importance of avian seed dispersers changes in response to human-induced forest edges in tropical seed-dispersal networks. *Oecologia* 176: 837-848.

- Santamaría-Rivero, W., Leyequién, E., Hernández-Stefanoni, J-L. & Wood, P. 2016. Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and forest-dependent birds in a seasonal dry tropical forest of Yucatan, Mexico. *Tropical Ecology* 57: 313-332.
- Scherer, C., Jeltsch, F., Grimm, V. & Blaum, N. 2016. Merging trait-based and individual-based modelling: An animal functional type approach to explore the responses of birds to climatic and land use changes in semi-arid African savannas. *Ecological Modelling* 326: 75-89.
- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 464-471.
- Sekercioglu, C.H. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology* 153: 153-161.
- Shiple, B. 2010. Community assembly, natural selection, and maximum entropy models. *Oikos* 119: 604-609.
- Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H. & Laliberté, E. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923-931.
- Simon, J.E. & Pacheco, S. 2005. On the standardization of nest descriptions of neotropical birds. *Revista Brasileira de Ornitologia* 13: 143-154.
- Sitters, H., Di Stefano, J., Fiona, C., Matthew, S. & York, A. 2016a. Bird functional diversity decreases with time since disturbance: Does patchy prescribed fire enhance ecosystem function?. *Ecological Applications* 26: 116-127.
- Sitters, H., York, A., Swan, M., Christine, F. Di Stefano, J. 2016b. Opposing Responses of Bird Functional Diversity to Vegetation Structural Diversity in Wet and Dry Forest. *PLoS ONE* 11(10): e0164917. doi:10.1371/journal.pone.0164917
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K. & Lertzman, K.P. 2000. Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology* 4: 16.
- Temeles, E.J., Koulouris, C.R., Sander, S.E. & Kress, W.J. 2009. Effect of Flower Shape and Size on Foraging Performance and Trade-Offs in a Tropical Hummingbird. *Ecology* 90: 1147-1161.
- Thomas, A. L. R. 1993. The Aerodynamic Costs of Asymmetry in the Wings and Tail of Birds: Asymmetric Birds Can't Fly Round Tight Corners. *Proceedings Royal Society of London Biological Sciences* 254: 181-189.

Tilman, D. 2011. Functional diversity. Pp.109-120 in: *Encyclopedia of Biodiversity*. Levin, S.A. (Ed.). Academic pRESS, New York.

Tinoco, B.A., Graham, C.H., Aguilar, J.M. & Schleuning, M. 2017. Effects of hummingbird morphology on specialization in pollination networks vary with resource availability. *Oikos* 126: 52-60.

Van der Wal, H., Peña-Álvarez, B., Arriega-Weiss, S., Hernández-Daumás, S. 2012. Species, functional groups, and habitat preferences of birds in five agroforestry classes in Tabasco, México. *The Wilson Journal of Ornithology* 124: 558-571.

Vandewalle, M., F. de Bello, M.P., Brerg, T., Bolger, S., Dolédec, F., Dubs, C.K., Fels, R., Harrington, P.A., Harrison, S., Lavorel, P., Martins da Silva, M., Moretti, S., Niemelä, P., Santos, T., Sattler, J.P., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanderben, A.J. & Woodcock, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.

Vega, J.H., Arizmendi, M. & Morales, L. 2010. Aves. Pp. 145-165 en Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J., Dirzo, R. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Conabio, México.

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the Concept of Trait Be Functional!. *Oikos* 116: 882-892.

Weger, M. & Wagner, H. 2016. Morphological Variations of Leading-Edge Serrations in Owls (Strigiformes). *PLoS ONE* 11: e0149236.

Williams, D.R., Pople, R.G., Showler, D.A., Dicks, L.V., Child, M.F., zu Ermgassen, E.K. & Sutherland, W.J. 2012. *Bird Conservation: Global evidence for the effects of interventions*. Exeter, Pelagic Publishing.

Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., De la Rosa, C., Rivadeneira, M.M. & Jetz, W. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95: 2027.

Wottom, D.M. & Kelly, D. 2012. Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large sedentary pigeon. *Journal of Biogeography* 39: 1973-1983.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA. 662p.

Zhang, L., An, B., Shu, M., Yang, X. 2017. Nest-site selection, reproductive ecology and shifts within core-use areas of Black-necked Cranes at the northern limit of the Tibetan Plateau. *PeerJ* 5:e2939; DOI 10.7717/peerj.2939.

Zhu, L., Fu, B., Zhu, H., Wang, C., Jiao, L. & Zhou, J. 2017. Trait choice profoundly affected the ecological conclusions drawn from functional diversity measures. *Scientific Reports* 7: 3643. Doi:10.1038/s41598-017-03812-8

Zuluaga-C, J. & Renjifo, L.M. (En preparación). Diversidad composicional de avifauna en bosque seco tropical y diferentes tipos de vegetación en el enclave seco del Cañón del río Chicamocha durante la época de lluvias. Trabajo de grado maestría en conservación y uso de biodiversidad. Facultad de estudios ambientales y rurales, Pontificia Universidad Javeriana.

## Anexos

**Anexo 1.** Rasgos promedio de los grupos funcionales establecidos para las especies de aves del enclave seco de cañón del río Chicamocha. Los rasgos morfométricos incluyen ( $\pm$ ) la desviación estándar de acuerdo con los máximos y mínimos en cada grupo. Fuente de información de los rasgos: Fundación Conserva<sup>a</sup>, Instituto Humboldt<sup>b</sup> y el Instituto Nacional de Ciencias<sup>c</sup>.

Grupo funcional/Cat.Rasgos	Ind	Cul	Com	Ala	Peso	Ver	Car	Fru	Sem	Inv	Ne <sub>c</sub>	Omn	Nido
<b>FruIn-Co</b>	<b>175</b>	<b>30,9±63</b>	<b>11,7±3</b>	<b>99,6±54,</b>	<b>80,7±144</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Copa</b>
<i>Catharus ustulatus</i> <sup>a</sup>	2	15	10	99	30	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Elaenia flavogaster</i> <sup>a</sup>	20	11	8	71	39	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Elaenia frantzii</i> <sup>d</sup>	8	10	12	68	16	0	0	4	0	3	0	0	Copa
<i>Euphonia laniirostris</i> <sup>a</sup>	18	11	8	63	15	0	0	4	0	0	0	0	Copa
<i>Myiopagis gaimardii</i> <sup>a</sup>	9	13	11	60	12	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Ortalis columbiana</i> <sup>d</sup>	26	260	21	220	550	0	0	4	0	0	0	0	Copa
<i>Pachyramphus rufus</i> <sup>b</sup>	2	13	10	66	17	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Piranga olivacea</i> <sup>a</sup>	4	15	11	95	28	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Piranga rubra</i> <sup>a</sup>	15	19	12	90	29	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Rupornis magnirostris</i> <sup>b</sup>	15	28	19	236	269	4	0	0	0	0	0	0	Copa
<i>Saltator coerulescens</i> <sup>a</sup>	10	20	13	94	55	0	0	4	2	0	0	1	Copa
<i>Saltator maximus</i> <sup>d</sup>	6	15	13	94	42	0	0	3	0	0	0	0	Copa
<i>Tangara cyanicollis</i> <sup>a</sup>	3	10	7	70	17	0	0	4	0	3	0	0	Copa
<i>Thraupis palmarum</i> <sup>a</sup>	32	10	9	64	39	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<i>Turdus flavipeps</i> <sup>c</sup>	5	15	12	107	52	0	0	3	0	4	0	0	Copa
<b>Graln-Co</b>	<b>290</b>	<b>12,5±3,</b>	<b>7,5±2,</b>	<b>76,6±29</b>	<b>41,7±49,</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Copa</b>
<i>Arremon atricapillus</i> <sup>d</sup>	1	16	12	84	46	0	0	0	4	3	0	0	Copa
<i>Columbina passerina</i> <sup>a</sup>	4	13	5	80	44	0	0	2	4	1	0	0	Copa
<i>Columbina talpacoti</i> <sup>a</sup>	30	14	5	83	46	0	0	2	4	1	0	0	Copa
<i>Leptotila rufaxilla</i> <sup>b</sup>	8	18	10	134	135	0	0	3	4	2	0	0	Copa
<i>Leptotila verreauxi</i> <sup>a</sup>	93	18	8	135	161	0	0	0	3	4	0	0	Copa
<i>Sicalis flaveola</i> <sup>c</sup>	19	10	7	77	22	0	0	0	4	3	0	0	Copa
<i>Sporophila minuta</i> <sup>b</sup>	21	8	6	52	8	0	0	0	4	0	0	0	Copa
<i>Sporophila nigricollis</i> <sup>a</sup>	21	9	8	56	10	0	0	0	4	0	0	0	Copa
<i>Tangara heinei</i> <sup>b</sup>	2	13	8	69	20	0	0	4	3	2	0	0	Copa
<i>Tangara vitriolina</i> <sup>a</sup>	61	13	9	77	23	0	0	4	3	2	0	0	Copa
<i>Tiaris bicolor</i> <sup>a</sup>	14	10	8	48	10	0	0	3	4	2	0	0	Copa
<i>Tiaris olivacea</i> <sup>a</sup>	6	11	6	54	9	0	0	3	4	2	0	0	Copa
<i>Volatinia jacarina</i> <sup>a</sup>	10	10	6	47	10	0	0	0	4	3	0	0	Copa
<b>In-Cav</b>	<b>378</b>	<b>25,4±17</b>	<b>12,2±5</b>	<b>102,8±4</b>	<b>76,6±91,</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Copa</b>
<i>Aeronautas montivagus</i> <sup>a</sup>	93	7	11	108	45	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Amazona ochrocephala</i> <sup>b</sup>	23	34	19	183	283	0	0	4	3	0	0	0	Cavidad
<i>Arremon schlegelii</i> <sup>c</sup>	30	15	9	66	28	0	0	0	4	3	0	0	Cavidad
<i>Campylorhynchus griseus</i> <sup>c</sup>	52	26	11	91	42	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Chloroceryle americana</i> <sup>b</sup>	6	43	13	77	31	4	0	0	0	3	0	0	Cavidad
<i>Colaptes punctigula</i> <sup>b</sup>	4	24	9	108	62	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Dendroplex picus</i> <sup>a</sup>	21	28	11	103	63	3	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Dryocopus lineatus</i> <sup>b</sup>	3	39	15	193	192	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Forpus conspicillatus</i> <sup>a</sup>	25	15	6	54	26	0	0	3	4	0	0	0	Cavidad
<i>Glaucidium griseiceps</i> <sup>b</sup>	3	12	13	83	59	4	0	0	0	3	0	0	Cavidad
<i>Megasceryle torquata</i> <sup>b</sup>	3	82	28	187	307	4	0	0	0	3	0	0	Cavidad
<i>Melanerpes rubricapillus</i> <sup>b</sup>	27	23	11	102	47	1	0	3	0	4	2	1	Cavidad
<i>Myiarchus apicalis</i> <sup>a</sup>	46	19	10	87	29	0	0	3	0	4	0	0	Cavidad
<i>Myiarchus tuberculifer</i> <sup>b</sup>	6	17	13	76	23	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Myiodynastes maculatus</i> <sup>a</sup>	10	24	17	105	43	0	0	3	0	4	0	0	Cavidad
<i>Picumnus olivaceus</i> <sup>a</sup>	10	11	6	57	11	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad
<i>Troglodytes aedon</i> <sup>a</sup>	17	14	6	68	11	0	0	0	0	4	0	0	Cavidad

<b>In-Ce</b>	<b>139</b>	<b>12,6±3,</b>	<b>9,2±2,</b>	<b>76,8±28,</b>	<b>14,5±7,4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Cerrado</b>
<i>Camptostoma obsoletum</i> <sup>a</sup>	4	10	6	55	8	0	0	3	0	4	0	0	Cerrado
<i>Hemitriccus</i>	43	13	8	50	25	0	0	0	0	4	0	0	Cerrado
<i>Sayornis nigricans</i> <sup>a</sup>	3	14	10	92	19	0	0	0	0	4	0	0	Cerrado
<i>Setophaga pitiayumi</i> <sup>a</sup>	44	11	11	55	7	0	0	0	0	4	0	0	Cerrado
<i>Streptoprocne rutila</i> <sup>b</sup>	8	9	6	126	20	0	0	0	0	4	0	0	Cerrado
<i>Todirostrum cinereum</i> <sup>a</sup>	30	20	12	95	6	0	0	0	0	4	0	0	Cerrado
<i>Tolmomyias sulphurescens</i> <sup>b</sup>	7	13	12	64	16	0	0	3	0	4	0	0	Cerrado
<b>In-Co</b>	<b>264</b>	<b>15,3±3,</b>	<b>10,2±2</b>	<b>84,3±30,</b>	<b>34,6±29,</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Cerrado</b>
<i>Coccyzua minuta</i> <sup>b</sup>	2	20	12	106	39	0	0	1	0	4	0	0	Copa
<i>Contopus fumigatus</i> <sup>d</sup>	3	15	11	92	23	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Cyclarhis gujanensis</i> <sup>a</sup>	10	10	13	75	29	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Dysithamnus mentalis</i> <sup>b</sup>	4	16	9	60	15	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Euscarthmus meloryphus</i> <sup>a</sup>	29	11	7	51	7	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Falco sparverius</i> <sup>b</sup>	4	17	13	186	113	3	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Formicivora grisea</i> <sup>a</sup>	15	14	6	51	10	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Hylophilus flavipens</i> <sup>a</sup>	8	12	9	61	14	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Machetornis rixosa</i> <sup>b</sup>	7	23	10	92	30	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Megarynchus pitangua</i> <sup>a</sup>	14	14	12	91	70	3	0	2	0	4	0	0	Copa
<i>Myiozetetes cayanensis</i> <sup>c</sup>	6	11	11	94	26	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Piaya cayana</i> <sup>a</sup>	16	19	17	96	102	1	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Pyrocephalus rubinus</i> <sup>c</sup>	13	12	9	81	14	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Setophaga striata</i> <sup>c</sup>	2	11	6	66	10	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Setophaga fusca</i> <sup>a</sup>	6	10	6	63	10	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Synallaxis azarae</i> <sup>b</sup>	5	15	8	55	11	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Tapera naevia</i> <sup>b</sup>	14	18	13	102	45	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Thamnophilus multistriatus</i> <sup>a</sup>	24	18	12	73	28	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Thryophilus nicefori</i> <sup>a</sup>	14	15	10	57	39	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Turdus leucomelas</i> <sup>a</sup>	8	22	11	110	69	0	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Tyrannus melancholicus</i> <sup>d</sup>	50	19	13	115	40	3	0	0	0	4	0	0	Copa
<i>Vireo olivaceus</i> <sup>a</sup>	10	14	8	79	17	3	0	0	0	4	0	0	Copa
<b>InFru-Si</b>	<b>161</b>	<b>15,8±6,</b>	<b>11±4,4</b>	<b>103,1±6</b>	<b>81,3±94,</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Copa</b>
<i>Basileuterus culicivorus</i> <sup>a</sup>	42	9	5	56	11	0	0	3	0	4	0	0	Simple
<i>Basileuterus rufifrons</i> <sup>a</sup>	65	11	7	59	10	0	0	3	0	4	0	0	Simple
<i>Colinus cristatus</i> <sup>a</sup>	33	14	10	94	135	0	0	0	4	3	0	0	Simple
<i>Columbina minuta</i> <sup>a</sup>	7	14	9	77	33	0	0	2	4	3	0	0	Simple
<i>Falco femoralis</i> <sup>b</sup>	1	18	21	248	261	4	0	0	0	3	0	0	Simple
<i>Mniotilta varia</i> <sup>d</sup>	3	11	6	65	11	0	0	0	0	4	0	0	Simple
<i>Momotus subrufescens</i> <sup>a</sup>	10	34	19	121	110	3	0	2	0	4	0	1	Simple
<b>InFruNec-Ce</b>	<b>50</b>	<b>20,9±5,</b>	<b>9,2±4,</b>	<b>97±9,7</b>	<b>39,7±8,5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>Simple</b>
<i>Icterus auricapillus</i> <sup>b</sup>	2	19	9	91	32	0	0	3	0	4	2	1	Cerrado
<i>Icterus chrysater</i> <sup>b</sup>	26	23	8	98	53	0	0	3	0	4	2	1	Cerrado
<i>Icterus galbula</i> <sup>a</sup>	8	20	9	101	33	0	0	3	0	4	2	1	Cerrado
<i>Icterus mesomelas</i> <sup>a</sup>	6	26	10	110	40	0	0	3	0	4	2	1	Cerrado
<i>Icterus nigrogularis</i> <sup>a</sup>	8	16	9	85	40	0	0	3	0	4	2	1	Cerrado
<b>Nec-Co</b>	<b>121</b>	<b>20,7±12</b>	<b>5,3±8,</b>	<b>57±7,7</b>	<b>6,1±3,7</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>Cerrado</b>
<i>Amazilia castaneiventris</i> <sup>a</sup>	67	20	4	53	5	0	0	0	0	3	4	0	Copa
<i>Amazilia tzacalt</i> <sup>e</sup>	14	22	5	53	5	0	0	2	0	3	4	0	Copa
<i>Chlorostilbon gibsoni</i> <sup>a</sup>	5	18	3	46	3	0	0	0	0	0	4	0	Copa
<i>Chlorostilbon poortmani</i> <sup>a</sup>	10	17	4	50	2	0	0	0	0	0	4	0	Copa
<i>Coereba flaveola</i> <sup>a</sup>	18	15	5	67	10	0	0	0	0	0	4	0	Copa
<i>Cyanerpes cyaneus</i> <sup>b</sup>	2	18	8	64	13	0	0	0	0	3	2	0	Copa
<i>Doryfera ludovicae</i> <sup>d</sup>	2	33	6	65	5	0	0	0	0	3	4	0	Copa
<i>Phaethornis guy</i> <sup>d</sup>	3	23	8	58	6	0	0	0	0	3	4	0	Copa
<b>Omn-Co</b>	<b>380</b>	<b>23,3±15</b>	<b>13±10,</b>	<b>106,6±2</b>	<b>55,8±24,</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>Copa</b>
<i>Coccyzus americanus</i> <sup>a</sup>	10	31	17	144	64	2	0	1	0	4	0	1	Copa
<i>Crotophaga ani</i> <sup>a</sup>	17	35	20	158	112	3	0	2	1	4	0	1	Copa
<i>Crotophaga sulcirostris</i> <sup>b</sup>	2	25	12	123	64	2	0	4	1	4	0	1	Copa

<i>Icterus icterus</i> <sup>a</sup>	14	34	13	109	73	0	0	3	0	4	2	1	Copa
<i>Mimus gilvus</i> <sup>a</sup>	40	22	12	99	52	3	0	2	0	4	0	1	Copa
<i>Pitangus sulphuratus</i> <sup>c</sup>	66	22	14	100	58	3	0	2	0	4	0	1	Copa
<i>Ramphocelus dimidiatus</i> <sup>a</sup>	15	16	12	76	28	0	0	3	2	4	0	1	Copa
<i>Saltator striatipectus</i> <sup>a</sup>	165	20	12	89	39	0	0	3	2	4	0	1	Copa
<i>Schistochlamys melanopsis</i> <sup>c</sup>	2	15	9	77	33	0	0	3	2	4	0	1	Copa
<i>Thraupis episcopus</i> <sup>a</sup>	50	14	10	91	35	0	0	3	0	4	2	1	Copa
<b>VeCar-Si</b>	<b>38</b>	<b>53,1±4,</b>	<b>34,6±7</b>	<b>461,2±5</b>	<b>1905,8±4</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>Copa</b>
<i>Cathartes aura</i> <sup>c</sup>	10	53	33	473	1552	0	4	0	0	0	0	0	Simple
<i>Coragyps atratus</i> <sup>b</sup>	27	57	28	402	1794	0	4	0	0	0	0	0	Simple
<i>Geranoaetus melanoleucus</i> <sup>b</sup>	1	49	43	508	2372	4	0	0	0	0	0	0	Simple
<b>Total general</b>	<b>199</b>												