



UNIVERSIDAD DE CALDAS  
Maestría en Ciencias Biológicas  
Proyecto de Grado

---

RIQUEZA Y COMPOSICIÓN TAXONÓMICA Y DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN  
FUNCIONAL DE AVES EN DIFERENTES ESTADOS SUCESIONALES DE UN  
BOSQUE HÚMEDO TROPICAL DEL MAGDALENA CALDENSE

KELLY JOHANA OROZCO PATIÑO  
ESTUDIANTE

MARIA FABIOLA OSPINA BAUTISTA  
DIRECTORA

GRABRIEL JAIME CASTAÑO VILL  
CO-DIRECTOR

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD DE CALDAS  
13 DE DICIEMBRE DE 2019



## 1. Resumen

Conocer los mecanismos y procesos involucrados en la sucesión ecológica es uno de los objetivos de la ecología; para esto se han estudiado los bosques en diferentes estados de sucesión a nivel mundial. Principalmente, se han evaluado los cambios en la riqueza taxonómica vegetal y de algunos grupos animales; sin embargo, hay pocos esfuerzos por conocer cómo se comporta la diversidad funcional en las sucesiones ecológicas, en especial de grupos sensibles a cambios en la estructura del hábitat como las aves; lo anterior sería fundamental para conocer el funcionamiento de la sucesión ecológica. Por lo anterior, este estudio evaluó la riqueza y composición taxonómica y la diversidad y composición funcional de aves en una sucesión vegetal de un Bosque Húmedo Tropical del Magdalena Caldense; en el cual se utilizaron tres estados sucesionales en un periodo de cuatro años y los registros de abundancia de aves y rasgos morfológicos y de historia de vida. Se encontró un cambio en la riqueza taxonómica y diversidad funcional de aves entre estados sucesionales, con valores altos en el estado sucesional intermedio. Además, cada estado sucesional presentó algunos rasgos funcionales dominantes, por ejemplo el bosque joven estuvo dominado por los rasgos de culmen total, dieta nectarívora y forrajeo visitante floral, el bosque intermedio por estrategia de forrajeo limpiadores y estrato suelo, relacionado con las familias Turdidae, Emberizidae, Parulidae y Thraupidae contrario a lo encontrado en bosque maduro donde los rasgos dominantes fueron frugívoros y rebuscador forestal de familias como Thraupidae, Pipridae y Tyrannidae. Por otro lado, Toda la dinámica anteriormente descrita, puede indicar un recambio de especies, de generalistas a especialistas y un proceso de divergencia en un estado intermedio de sucesión donde coexisten un mayor número de especies con una variedad de rasgos morfológicos y de historia de vida. Los resultados de este trabajo muestran que los rasgos funcionales de las aves presentes en una comunidad pueden ser indicadores del estado de sucesión ecológica de los bosques tropicales.

**Palabras clave:** Sucesión ecológica, riqueza taxonómica, diversidad funcional, aves, bosques tropicales



## **Abstract**

Knowledge about the mechanisms and processes involved in ecological succession is one of the objectives of ecology; for that, forests have been studied in different states of succession, evidencing changes in plant taxonomic richness and some animal groups. However, there are few efforts to know the functional diversity in ecological successions over especial groups, sensitive to changes in habitat structure, such as birds; This would be essential to know the functioning of the ecological succession. Therefore, this study evaluated the taxonomic richness and functional diversity composition of birds in states of succession on a Tropical Humid Forest of Magdalena Caldense. Three successive states were used over a period of four years and records of bird abundance and morphological life history features. A change in taxonomic richness and functional diversity of birds was found between succession states, with high values in the intermediate successional state. In addition, each successive state presented some dominant functional traits, the young forest was dominated by morphological life history features, the intermediate forest by forage strategy cleaners and soil stratum, related to the families Turdidae, Emberizidae, Parulidae and Thraupidae contrary to what was found in mature forest where the dominant features were frugivorous and rummage tree how Thraupidae, Pipridae y Tyrannidae. On the other hand, All the dynamics described above, can indicate a change of species from generalists to specialists, with an process of divergence in an intermediate state of succession where a greater number of species coexist with a variety of morphological features and life history. The results of this work show that the birds functional features in a community can be indicators of the state of ecological succession of tropical forests.

**Key words:** Ecological succession, taxonomic richness, functional diversity, birds, tropical forests.



## Tabla de Contenido

1. Resumen .....	2
Abstract.....	3
2. Marco Teórico .....	5
2.1. Sucesión ecológica .....	5
2.2. Diversidad funcional.....	6
3. Planteamiento del Problema .....	7
3.1 Preguntas de investigación .....	8
3.2 Hipótesis biológica .....	8
4. Objetivos.....	9
5. Métodos .....	10
5.1 Área de estudio .....	10
5.2 Análisis de datos.....	13
6. Resultados.....	16
6.1 Riqueza y composición taxonómica.....	16
6.2 Diversidad y composición funcional .....	16
7. Discusión .....	19
8. Conclusiones.....	23
9. Bibliografía.....	24



## 2. Marco Teórico

### 2.1. Sucesión ecológica

La sucesión ecológica explica los cambios de las especies que componen una comunidad vegetal, microbiana o animal a través del tiempo (Jaksic & Marone, 2007). La teoría de sucesión ecológica se propuso en la primera parte del siglo XX sugiriendo una variedad de hipótesis que intentan explicar los procesos que impulsan la sucesión vegetal; entre ellos la teoría del monoclímax propuesta por Frederick Clements en 1916 que consideraba a la comunidad como un superorganismo altamente integrado donde el proceso de sucesión representaba el desarrollo gradual y progresivo de la comunidad hacia el estado último o clímax. Por otra parte, Egler (1954) afirmaba que el proceso de sucesión dependía del orden de llegada de las especies y Connell y Slatyer (1977) proponían tres modelos: facilitación, inhibición y tolerancia con base en las interacciones vegetales de colonización y establecimiento de especies para explicar la sucesión ecológica (Jaksic & Marone, 2007).

En general, la sucesión ecológica ha sido estudiada a través de cronoserias o cronosecuencias, en las que se evalúan diferentes estados sucesionales en un área determinada (Bautista-Cruz *et al.*, 2005; Troncoso, Perez, Larrain & Ardiles, 2013). Los estudios con cronosecuencias de sucesión vegetal han evidenciado que los cambios en estructura y recursos del hábitat son determinantes de la diversidad taxonómica de diferentes grupos fáunicos (Gallardo, Pérez, Nuñez-Avila & Armeso, 2012; Bu, Zang, & Ding, 2014; Galicia, Vinisa & Campo, 2015). Por ejemplo, los artrópodos, la avifauna y la herpetofauna presentan cambios en la composición de especies e incremento en la diversidad a través de la sucesión vegetal (Dunn, 2004; Eraso & Amarillo, 2016; Charry & Aide 2019).

En particular, diversos estudios han establecido que los cambios en la riqueza de la avifauna se relacionan con la sucesión ecológica, ya que a medida que avanza la edad del estado sucesional cambia la oferta de recursos utilizados por las aves (Zhijun & Young,



2003; Ding, Liao & Yuan, 2008; Chandler, King & Chandler, 2012; Reif, Marhoul & Koptík, 2013; Bellis *et al.*, 2015), evidenciando en algunos casos un incremento en la riqueza de especies de aves a medida que aumenta la edad o madurez de los estados sucesionales (Venier & Pearce, 2005; Nikolov, 2009; Casas *et al.*, 2016). Por otra parte, una investigación en un bosque subtropical al sur de China ha revelado una mayor riqueza de aves en estados sucesionales intermedios (Zhang, Han & Zou, 2011), mientras que otro estudio no encontró diferencias en la riqueza de especies de aves entre estados sucesionales (Andrade & Rubio, 1994).

Además, la composición de especies de aves presentes en los estados sucesionales puede cambiar debido a que algunas familias de aves se asocian con ciertas características de la estructura vegetal que presenta un determinado estado sucesional (Navarro *et al.*, 2016) o debido a las preferencias de hábitat de las aves o de los recursos que estos hábitats poseen, como lo pueden ser las cavidades para anidar (Manhães & Dias, 2011; Akresh, King & Brooks, 2015; Katayama *et al.*, 2017). En definitiva, resulta necesario evaluar la relación que presenta la diversidad de especies con los diferentes estados sucesionales, ya que durante la sucesión se tiene un vacío acerca de la manera de cómo se transforman las comunidades de aves en los bosques tropicales (Charry & Aide 2019).

## **2.2. Diversidad funcional**

La diversidad funcional evalúa el valor, rango y distribución de los rasgos funcionales como los componentes de la biodiversidad que contribuyen en el funcionamiento de los ecosistemas (Petchey, Hector & Gaston, 2004). Los rasgos funcionales son atributos biológicos que influyen en el desempeño de los organismos y que pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos (ej. polinización y dispersión de semillas), la estabilidad de los ecosistemas (resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas intraespecíficas e interespecíficas y/o la modificación del hábitat (Hooper *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2010).

La diversidad funcional permite conocer las respuestas de los rasgos funcionales al medio



ambiente y sus efectos sobre el funcionamiento del ecosistema (Lavorel y Garnier, 2002; Luck *et al.*, 2013; Lindemayer *et al.*, 2015; Jacoboski *et al.*, 2016; Pigot *et al.*, 2016). En este sentido un hábitat puede presentar una estructura vegetal y oferta de recursos particulares que conlleva a la persistencia de ciertas especies con ciertos rasgos funcionales (Keddy. 1992; Craven *et al.*, 2018). A través de la sucesión ecológica se presentan cambios en la estructura del hábitat y disponibilidad de recursos que actúan como filtros para la avifauna (Walker, 2005; Ramos & García, 2007) determinando la distribución y composición de las comunidades de aves (Luck *et al.*, 2012).

Las relaciones entre la diversidad funcional y la sucesión ecológica se han estudiado principalmente en plantas, en estos casos se ha encontrado un incremento a medida que avanza la sucesión ecológica (Purschke *et al.*, 2013; Bu, Zang & Ding, 2014; Whitfeld *et al.*, 2014 y Silva *et al.*, 2016). Para el caso de las aves, las evidencias acerca de esta relación son contradictorias; mientras que Espejo & Morales (2019) reportaron un incremento en la diversidad funcional a través de la sucesión en un bosque seco tropical; Sayer, Bullock & Martin (2017) no encontraron diferencias en la diversidad funcional de las aves en bosques tropicales en diferentes estados sucesionales. Por lo anterior, es importante evaluar y conocer la relación entre la diversidad funcional de aves y la sucesión ecológica ya que permite identificar la relación entre los rasgos funcionales dominantes presentes en cada uno de los estados sucesionales y así reconocer el aporte de las aves al funcionamiento de los ecosistemas y su dinámica en los procesos de sucesión (Seckercioglu, 2006, 2012).

### **3. Planteamiento del Problema**

La superficie de bosques naturales a nivel mundial corresponde a 3695 millones de hectáreas, de los cuáles cerca del 60% corresponde a bosques en regeneración (FAO, 2015). En Colombia, la superficie de bosques naturales representa el 56,7% de la superficie del territorio (DANE, 2016). Aunque estos albergan gran parte de la diversidad de aves del país (Sáenz *et al.*, 2006; Bermúdez-Vera *et al.*, 2013), la mayoría han disminuido su cobertura vegetal debido a la alta deforestación con fines productivos como agricultura y ganadería, y el abandono de tierras, dejando pequeños remanentes de bosque maduro y parches de



vegetación secundaria (Cortes, 2013). Por consecuencia, se ha generado un paisaje fragmentado en el territorio Colombiano, donde la mayoría de fragmentos boscosos, corresponden a bosques en regeneración (Sánchez-Cuervo & Aide, 2013). En la actualidad muchos de estos bosques se encuentran en diferentes estados sucesionales (Armenteras & Rodríguez, 2014).

Los bosques en sucesión se han estudiado ampliamente a nivel mundial, con la intención de conocer los mecanismos y procesos involucrados en la sucesión ecológica, debido a la importancia de estos como hábitats para especies animales (Cherry & Aide, 2019). Uno de los grupos animales que ha sido estudiado en los estados sucesionales son las aves, ya que son organismos sensibles ante los cambios ambientales y la oferta de recursos (Andrade & Rubio, 1994; Zhijun & Young, 2003; Chandler, King & Chandler, 2012; Casas *et al.*, 2016). Estos estudios se han centrado en evaluar la riqueza y diversidad taxonómica, sin embargo, estudios de diversidad funcional y composición de los rasgos funcionales de las aves a través de la sucesión ecológica complementarían la información existente sobre el funcionamiento de la sucesión ecológica ya que permite conocer en mayor detalle la dinámica de la sucesión y el papel de las aves durante este proceso (Seckercioglu 2006, 2012).

Por lo tanto, este estudio evaluó la riqueza taxonómica, diversidad funcional y composición taxonómica y de los rasgos funcionales de aves en una sucesión vegetal en un Bosque Húmedo Tropical del Magdalena Caldense; además, se analizaron los cambios de la riqueza taxonómica y funcional en tres estados sucesionales en un periodo de cuatro años.

### **3.1 Preguntas de investigación**

¿Cómo varían la riqueza taxonómica, la diversidad funcional y composición taxonómica y funcional de aves entre estados sucesionales de un bosque húmedo tropical?

### **3.2 Hipótesis biológica**

En la sucesión ecológica, el aumento de la edad de los bosques genera diferentes filtros



ambientales, como el incremento de los estratos vegetales, cambios en la composición de especies de plantas que ofrecen nuevos hábitats y recursos para las especies de aves. Lo anterior conlleva a un aumento en la riqueza y diversidad funcional de las aves (Zhijun & Young, 2003; Venier & Pearce, 2005; Ding, Liao & Yuan, 2008; Nikolov, 2009; Chandler, King & Chandler, 2012; Lowe *et al.*, 2012; Reif, Marhoul & Koptík, 2013; Bellis *et al.*, 2015; Casas *et al.*, 2016). Además, esos filtros ambientales pueden actuar de manera diferencial sobre las especies y sus rasgos de historia de vida y morfológicos llevando a un recambio de especies de aves y un recambio de rasgos a lo largo de la sucesión.

#### **4. Objetivos**

##### **4.1 Objetivo general**

Determinar los cambios en riqueza y composición taxonómica y la diversidad y composición funcional de aves entre estados sucesionales de un bosque húmedo tropical.

##### **4.2 Objetivos específicos**

- Determinar los cambios en la riqueza taxonómica, diversidad funcional de aves entre estados sucesionales.
- Evaluar los cambios en la riqueza taxonómica y diversidad funcional a través del tiempo para cada estado sucesional.
- Comparar la composición funcional y taxonómica de las aves entre los estados sucesionales.

## 5. Métodos

### 5.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la vertiente Oriental de la Cordillera Central, en el departamento de Caldas en los municipios de Norcasia y Samaná (Fig. 1). El área presenta una topografía de relieve montañoso, ligeramente quebrado con pendientes fuertes, altas y escarpadas (Cardona, David & Hoyos, 2010). Los suelos de esta región son superficiales y erosionados por quemas periódicas para pastos y cultivos transitorios en zonas aledañas al área de influencia de la central Hidroeléctrica Miel I (Universidad de Antioquia, 2005). De acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1978) el área de estudio corresponde a un Bosque húmedo tropical (bh-T). Los bosques muestreados se localizan entre 533 y 810 metros de altitud. En esta región se presenta una temperatura media de 25.5°C y una precipitación promedio anual de 5500 mm (Cardona *et al.*, 2010).

En el área de estudio se identificaron y muestrearon dos bosques por cada uno de los tres estados sucesionales evaluados. Los bosques jóvenes (BJ), localizados en los sectores denominados Depósitos y Frutales tienen entre 10 y 15 años de edad. Estos bosques presentan dos estratos vegetales y la altura del dosel oscila entre 5 y 9 m. Las plantas con mayor dominancia son *Isertia laevis* (Triana B.M.Boom, 1984), *Albizia carbonaria* (Britton & Wilson, 1926), *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.Urb, 1920) *Cecropia peltata* (Linnaeus, 1759) y *Ochoterenaea colombiana* (Barkley, 1942), *Trichospermum galeottii* (Turcz. Kosterm, 1962), *Vismia macrophylla* (Kunth, 1822), *Bellucia pentámera* (Naudin, 1851) y *Miconia minutiflora* (Bonpl. DC., 1828).

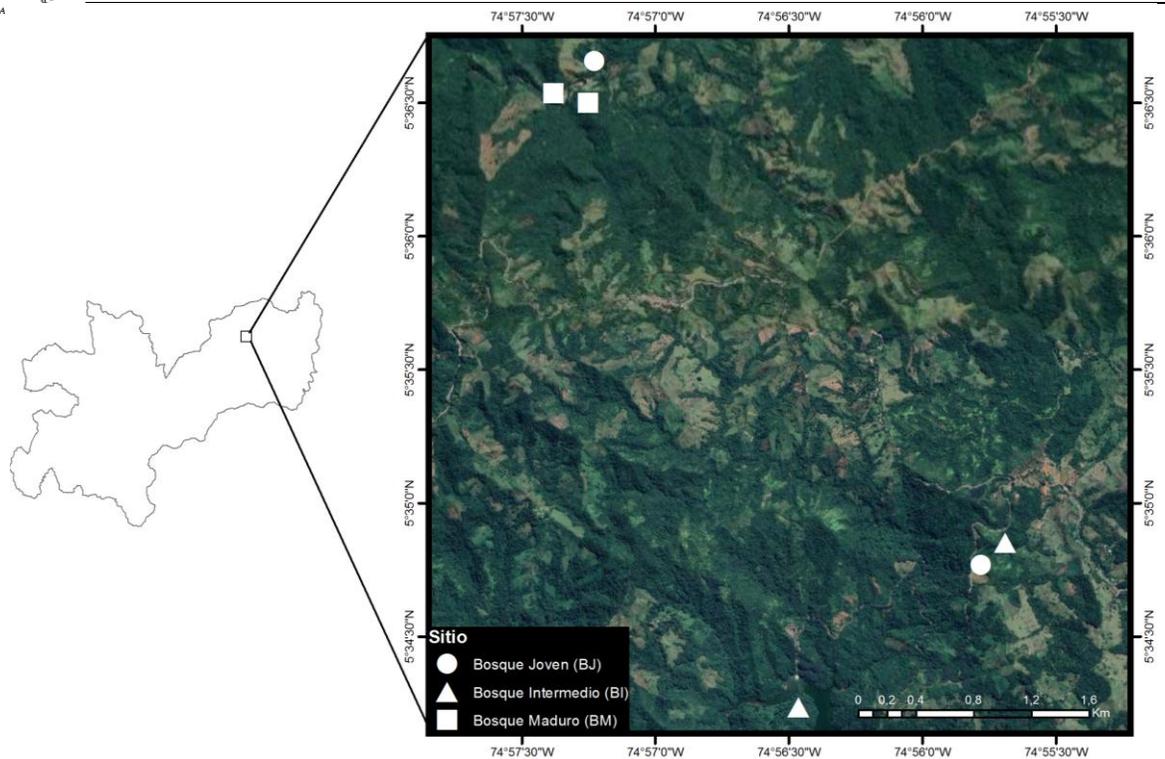
Los bosques en estado sucesional intermedio (BI) están localizados en el sector conocido como la Quebrada y Quebrada Santa Bárbara. Estos bosques tienen edades que oscilan entre los 25 y 30 años, presentan una altura del dosel de hasta 30 m, y tres estratos verticales de la vegetación. Las especies vegetales dominantes son *Tococa bullifera* (Heriberto David, 1699), *Apeiba aspera* (Aublet, 1775), *Casearia sylvestris* (Swartz, 1798), *Caryocar amygdaliferum* (Mutis, 1798), *Protium apiculatum* (Swart, 1942), *Grias haughtii*



(Knuth, 1939), *Virola sebifera* (Aublet, 1775), *Genipa americana* (Linnaeus, 1759), *Nectandra cuspidata* (Ness & Mart. 1836), *Graffenrieda galeotii* (Naudin-L.O. Williams, 1963) y *Dendropanax arboreus* (L. Decne & Planch, 1854).

Los bosques maduros (BM) ubicados en el sector Portal de Entrada Antes y Después del puente de Río Manso, con aproximadamente 100 años de edad, poseen una altitud aproximada de 35 metros y alrededor de cinco estratos de vegetación. Las especies vegetales dominantes son *Virola sebifera* (Aublet, 1775), *Isertia laevis* (Triana B.M. Boom-Brittonia, 1984), *Caryocar amygdaliferum* (Mutis, 1798), *Compsonerua mutisii* (A.C. Sm, 1938), *Pleurothyrium* sp. (Ness, 1836), *Myrsine pellucidopunctata* (Oerst, 1861), *Euterpe precatória* (Mart, 1842), *Welfia regia* (Mast, 1869), *Tovomita weddelliana* (Planch & Triana, 1860), *Gustavia romeroi* (Mori & García, 1975), *Chrysophyllum argenteum* (Jacquin, 1760) y *Macrocnemum grandiflorum* (Weed, 1854).

Para comparar la riqueza taxonómica y diversidad y composición funcional de aves entre y dentro de los estados sucesionales, se empleó información de riqueza y abundancia de aves suministrada por los convenios 47/180 y 47/623 llevados a cabo entre la Universidad de Caldas e ISAGEN durante los años 2014 hasta el 2017. Los bosques en diferentes estados sucesionales fueron muestreados tres veces por año, durante las épocas de lluvia, seca y de transición. En cada bosque se extendieron cinco redes de niebla de 12 x 2 m x 3 cm (Ralph *et al.*, 1996; Villarreal *et al.*, 2006) desde las 6:00 am hasta las 12:00 m durante cada día de muestreo (4874,75 horas/red). Se registraron las aves capturadas y se realizaron mediciones morfométricas de culmen total, cuerda alar, tarso y cola en milímetros (mm) y peso en gramos (g) (Ralph *et al.*, 1996; Villarreal *et al.*, 2006). Al finalizar, los individuos fueron liberados en la misma zona de estudio. La nomenclatura taxonómica se realizó siguiendo la propuesta por Remsen *et al.*, 2018.



**Figura 1.** Estados sucesionales joven (<15 años), intermedio (25 – 30 años) y maduro (aproximadamente 100 años) pertenecientes a los predios de Isagen entre Samaná y Norcasia, Departamento de Caldas.

Con la información otorgada por los convenios antes mencionados se establecieron los rasgos funcionales de las aves relacionados con historia de vida y morfológica. Los rasgos funcionales de historia de vida definidos fueron: tipo de dieta (frugívoro: Fr, granívoro: Gr, insectívoro: In y nectarívoro: Ne), tipo de nido (nido en copa: Cu, nido cerrado: En, nido en cavidad: Ho y plataforma: Pl), estrategia de forrajeo (rebuscador en corteza: Ba, visitante floral: Fv, atrapador en vuelo: Fy, limpiador: Gl, rebuscador suelo: Rf y rebuscador arbóreo: Rt) y estrato de forrajeo, dosel: Ca (25-35m), subdosel: Sca (15-25m) Sotobosque: Un (5-15m) y suelo: Fl (0-5m), y estatus migratorio (residente: R o migratorio: M). Todos los rasgos de historia de vida se obtuvieron mediante revisión bibliográfica (del Hoyo *et al.*, 1992-2011). Los datos morfológicos fueron tomados en campo por los investigadores que participaron en la ejecución de los convenios 47/180 y 47/623, excepto para *Vireo flavoviridis* que se referenció Montoya *et al.*, (2018) y *Eutoxeres aquila* de la colección Ornitológica del Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas. Los rasgos



funcionales morfológicos fueron peso corporal ( $W_g$ ), longitud del tarso ( $T_a$ ), culmen total ( $T_C$ ), longitud de la cola ( $T$ ) y cuerda alar ( $W_C$ ).

## 5.2 Análisis de datos

### Riqueza y composición taxonómica

Para estimar la riqueza taxonómica, se calculó la riqueza observada como el número total de especies registradas; la riqueza estimada ( $S_{est}$ ) se determinó con el promedio del estimador basado en abundancia Chao1 utilizando el programa EstimateS versión 9.1.0 (Colwell, 2013). Además, se tuvieron en cuenta los límites inferior y superior de los intervalos de confianza calculados a partir de los valores del RaoQ por muestreo para cada año en cada uno de los estados sucesionales (cuando los intervalos de confianza no se superponen, se asume que existe una diferencia significativa en un nivel alfa de 0,05) (MacGregor-Fors y Payton 2013, Hanula *et al.* 2015). Chao1 es un estimador del número de especies en una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra (Chao, 1984; Smith y van Belle, 1984; Chao y Lee, 1992). La estimación del valor de Chao1 se realiza de acuerdo con la Ecuación 1, donde:  $S$  es el número de especies en una muestra,  $a$  es el número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de “singletons”) y  $b$  es el número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de “doubletons”, Colwell y Coddington, 1994; Colwell, 1997) (Moreno, 2001).

$$Chao1 = S + \frac{a^2}{2b}$$

#### Ecuación 1

Además, se estimó la eficiencia de muestreo, el cual es un valor porcentual que equivale al cociente entre la riqueza observada y la riqueza estimada (Chao1) por cada estado sucesional (Chiarucci *et al.*, 2003). Para establecer las diferencias de la ( $S_{est}$ ) entre y dentro los estados sucesionales de la vegetación se realizó un modelo lineal generalizado mixto (MLGM), teniendo como factor fijo el estado sucesional y aleatorios los años de muestreo. El modelo lineal generalizado permite considerar distribuciones para la variable respuesta



entre aquellas que pertenecen a la familia de distribuciones exponencial de un parámetro (Nelder & Wedderburn, 1972). Con el objetivo de especificar adecuadamente el modelo surgen dos enfoques distintos: Modelo marginal (tipo G) o Modelo condicional (tipo G). Los métodos de ajuste e interpretación van a diferir substancialmente, dando lugar a planteamientos parecidos, pero no equivalentes (Badiella 2011).

Adicionalmente, para comparar la composición de especies de aves entre los estados sucesionales se realizó un análisis de varianza multivariado con base en 1000 permutaciones (Permanova) (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001) con el índice de disimilitud Bray-Curtis y con los factores estado sucesional y años de muestreo. El porcentaje de similitud Simper se realizó con base en el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Donde, la contribución de la especie  $i$  a la disimilitud de Bray-Curtis  $d[jk]$  está dada por:

$$d_{ijk} = \frac{|x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (x_{ij} + x_{ik})}$$

**Ecuación 2**

Donde,  $x$  es la abundancia de la especie  $i$  en las unidades de muestreo  $j$  y  $k$ . El índice general es la suma de las contribuciones individuales sobre todas las especies  $S$   $d[jk] = \sum (i = 1 \dots S) d[ijk]$  (Clarke, 1993). El análisis de Permanova y disimilitud se realizaron en el software R versión 3.3.1 (R Development Core Team, 2016) por medio del paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2019); para el MLGM se utilizó el paquete lme4 (Bates *et al.*, 2019)

### **Diversidad y composición funcional**

Para calcular la diversidad funcional de aves se utilizó la información de abundancia por especies de aves (Matriz L) y la información de rasgos funcionales morfológicos y de historia de vida por especie de ave (Matriz Q) con un promedio por especie para cada una de las medidas morfométricas obtenidas en campo. Adicionalmente, las categorías de cada uno de los rasgos de historia de vida fueron determinados como 0 si la categoría es ausente y 1 cuando la categoría estaba presente; debido a que estas categorías son binarias estas



fueron ranqueados con el fin de ser convertidas en variables continuas equiparables con los datos morfológicos (Céréngino *et al.*, 2018).

Con la información de la matriz L y Q se calculó el índice basado en la entropía cuadrática RaoQ (Rao, 1982), el cual es uno de los estimadores más utilizados en diversidad funcional ya que incluye la abundancia de especies y más de un rasgo funcional (Botta-Dukát, 2005). RaoQ se calculó como la suma de las diferencias  $d_{ij}$  basadas en los rangos ponderados por el producto de las abundancias relativas  $p_i$  y  $p_j$ . Este índice se realizó para cada tipo de bosque por año. Además, se estimaron los intervalos de confianza al 95% a partir de los muestreos realizados por cada bosque y cada año, con el fin de estimar la media de RaoQ.

$$RaoQ = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

**Ecuación 3**

Para establecer las diferencias de RaoQ entre y dentro los estados sucesionales de la vegetación se utilizó un modelo lineal generalizado mixto (MLGM) teniendo como factor fijo el estado sucesional y aleatorios los años de muestreo.

Para determinar la composición de los rasgos funcionales de las aves en cada estado sucesional, se utilizó el índice CWM (Community Weighted Mean Trait Values) con las matrices L y Q. El índice CWM es una medida apropiada para representar el valor esperado de un rasgo en una muestra (Garnier *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007a; Lavorel *et al.*, 2008). La media se calcula a partir de un valor representativo del rasgo en cada especie (media, mediana o moda) y de su abundancia relativa:

$$CWM = \sum_{i=1}^S W_i X_j$$

**Ecuación 4**

Donde  $S$  es el número total de especies,  $W_i$  es la abundancia relativa de la  $i$ -ésima especie y  $X_j$  es el valor del rasgo en la  $i$ -ésima especie (Casnaoves *et al.*, 2011). La composición de rasgos funcionales de aves para los estados sucesionales se determinó a través de un



análisis de componentes principales (PCA) con la información del índice CWM por rasgos funcional.

Los análisis de diversidad y composición funcional se realizaron con el software R versión 3.3.1 (R Development Core Team, 2016). Para Rao, CWM y PCA se utilizó el paquete SYNCSA (Vanderlei, 2018) y para el MLGM se utilizó el paquete lme4 (Bates *et al.*, 2019)

## 6. Resultados

### 6.1 Riqueza y composición taxonómica

Se registraron en total 2626 individuos de 127 especies de aves en 23 familias. La riqueza de especies observada para el bosque joven, intermedio y maduro fue de 84, 102 y 92 especies respectivamente. La eficacia del muestreo basada en el estimador Chao1, fue superior al 80% para los diferentes estados sucesionales (Tabla 1). En el bosque intermedio la riqueza estimada fue mayor a la registrada en los otros dos estados sucesionales (MLGM,  $p < 0,01$ ). En particular en el bosque intermedio se presentaron un mayor número de especies de las familias Thraupidae ( $S = 27$ ), Tyrannidae ( $S = 20$ ) y Trochilidae ( $S = 14$ ) que en los otros dos bosques. En el análisis dentro de cada estado sucesional en el bosque intermedio para el año 2014 la riqueza observada y estimada ( $S_{est}$ ) fue menor con respecto a los otros años de estudio (Fig. 2-A; 2-B). En cuanto a la composición de especies, el BM comparte el 59% de sus especies con los otros dos estados sucesionales, mientras que el BI y BJ comparten el 72% de las especies. La composición de especies difirió entre los estados sucesionales (Permanova,  $p < 0,01$ ). En particular, el análisis estableció diferencias en la composición de especies entre el BM respecto al BI y BJ.

### 6.2 Diversidad y composición funcional

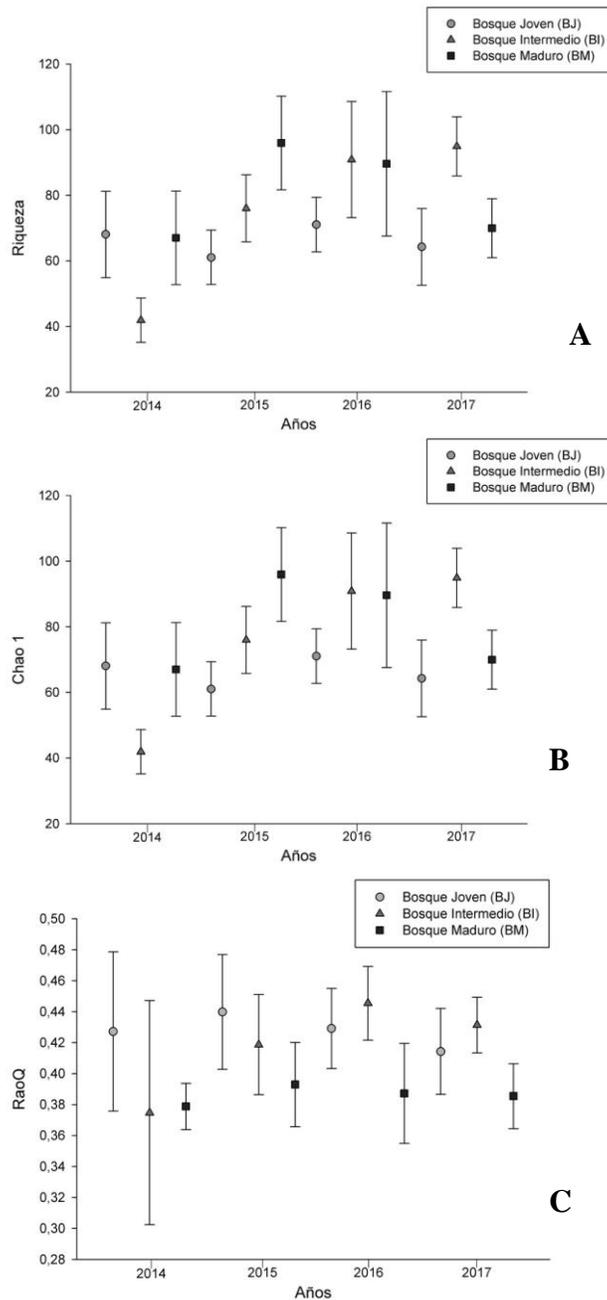
Los valores medios de RaoQ para el BM, BI y BJ fueron de 0,42, 0,42 y 0,40, respectivamente, lo cual evidenció similitud en los valores del BM y BI. Así mismo, el bosque intermedio y el bosque maduro presentaron los valores de diversidad funcional



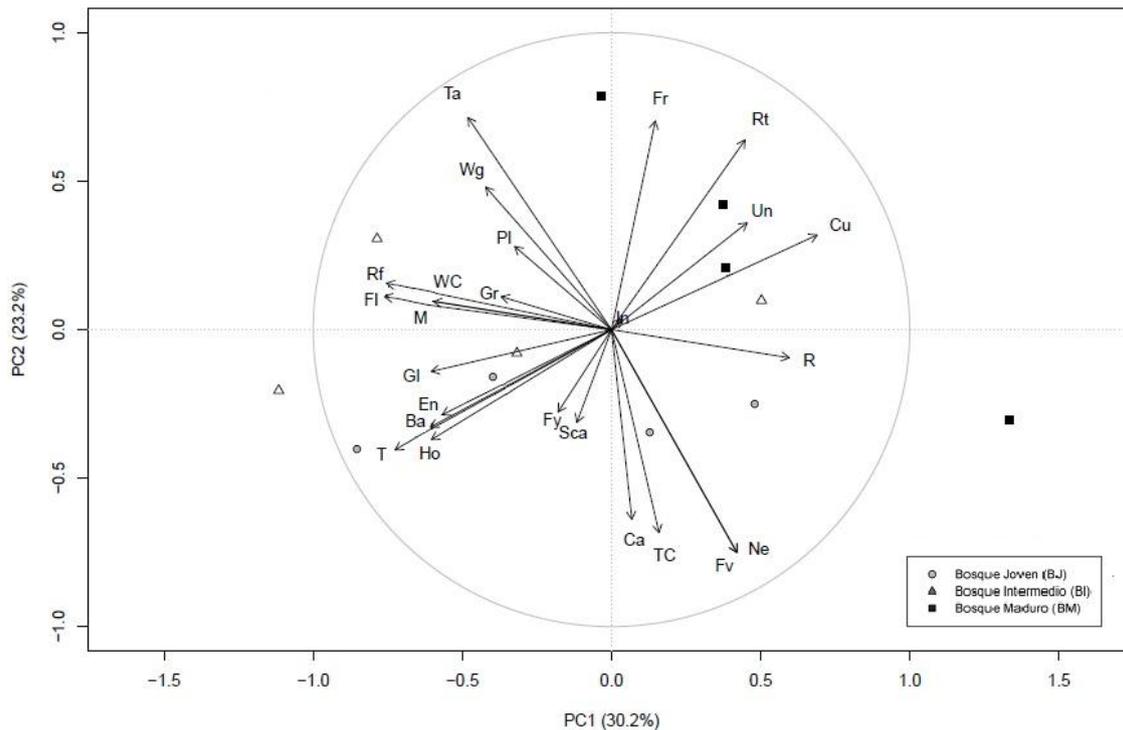
(RaoQ) mayores respecto al bosque joven (MLGM,  $p < 0,01$ ). La diversidad funcional a través de los años para cada estado sucesional, no evidenció diferencias significativas de acuerdo a la superposición de los límites de los intervalos de confianza (Fig. 2-C). Se presentaron cambios en la composición de rasgos funcionales de aves entre estados sucesionales (Fig. 3). Los dos primeros ejes del PCA explican el 53,4% de variación en la composición funcional. Particularmente, los rasgos de culmen total, dieta nectarívora y estrategia de forrajeo visitante floral dominaron el bosque joven. En estos bosques se pueden encontrar especies con tamaños de culmen desde 6,7 mm (*S. ruficollis*) hasta los 55,8 mm (*C. trochilirostris*); así mismo, en estos sitios se han registrado un total de 10 especies de colibríes. En los bosques intermedios fueron dominantes los rasgos de estrato de forrajeo en suelo y estrategia de forrajeo limpiadores presentes principalmente en aves de las familias Parulidae, Troglodytidae, Tamnophilidae y Passerelidae. En los bosques maduros los rasgos dominantes fueron la dieta frugívora, rebuscador arbóreo y tipo de nido en copa; rasgos presentes principalmente en las familias Thraupidae, Pipridae y Tyrannidae.

**Tabla 1.** Riqueza observada y estimada en bosques maduros (BM: aprox. 100 años), bosques intermedios (BI: 25-30 años) y bosques jóvenes (BJ: <15 años). Observada es la riqueza de especies encontrada, Chao1 corresponde a los valores de la media de los muestreos y la eficiencia de muestreo.

Bosque	Observada	Chao 1	Eficiencia muestreo
BM	92	104,03	80,74
BI	102	125,98	80,96
BJ	84	99,03	92,90



**Figura 2.** Riqueza taxonómica y diversidad funcional de aves a través de cuatro años de sucesión ecológica para cada estado sucesional de un bosque humedo tropical. A) Riqueza observada de especies de aves. B) Riqueza estimada de aves basada en el estimador Chao1. C) diversidad funcional de aves basada en el índice RaoQ. Los intervalos de confianza corresponden al rango de valores de RaoQ por muestreo durante cada año.



**Figura 3.** Composición de los rasgos funcionales de las aves para cada estado sucesional. Los resultados del análisis de componentes principales (PCA) indican la composición de rasgos morfológicos y de historia de vida para los bosques jóvenes, intermedios y maduros. Vea la Sección de Métodos para consultar las abreviaturas de los rasgos funcionales.

## 7. Discusión

Los filtros ambientales productos de los procesos de sucesión ecológica influyen sobre la diversidad de los grupos taxonómicos (Walker, 2005; Ramos & García, 2007). El presente estudio evaluó la variación de la riqueza taxonómica, diversidad funcional y composición taxonómica y funcional de aves en estados de sucesión ecológica de un bosque húmedo tropical. Se encontró una variación de la riqueza taxonómica y diversidad funcional que no responde estrictamente a incrementos con estados avanzados de sucesión como se esperaba, por el contrario, los mayores valores tanto de riqueza taxonómica y diversidad funcional se encontraron en los bosques de edad intermedia. Además, como se esperaba se encontraron variaciones en la composición de especies y funcional entre los estados sucesionales. La composición de los rasgos

funcionales evidenció que cada estado sucesional presenta conjuntos particulares de rasgos funcionales dominantes.

### **Riqueza y composición taxonómica**

La riqueza de especies fue mayor en el BI respecto con el BJ y BM. Esta diferencia en la riqueza entre los estados sucesionales puede ser el resultado de las condiciones ambientales particulares de cada estado sucesional, por ejemplo, la estructura vegetal o la oferta de recursos como disponibilidad de frutos, flores o árboles muertos en pie (Cadotte & Tucker, 2017). En este sentido, el BI posiblemente presenta ciertas condiciones ambientales relacionadas con la estructura (ej. Altura de dosel - 30 m y tres estratos verticales vegetales) y composición vegetal (*Tococa bullifera*, *Apeiba aspera*, *Casearia sylvestris*, *Caryocar amygdaliferum*, *Protium apiculatum*, *Grias haughtii*, *Virola sebifera*, *Genipa americana*, *Nectandra cuspidata*, *Graffenrieda galeotii* y *Dendropanax arboreus*), que pueden favorecer la presencia de aves generalistas (familias: Trochilidae, Thraupidae) y especialistas forestales (Furnariidae, Picidae), lo cual incrementa su valor en términos de riqueza de especies (Zhang, Han & Zou 2011; Casas *et al.*, 2016).

El BI está atravesando por un recambio de especies desde aves generalistas de estados sucesionales tempranos a especialistas forestales de estados maduros por lo cual se encuentra que comparte 71 especies con el BJ y 72 con el BM. En otras palabras, en los estados sucesionales tempranos se establecen aves que toleran perturbaciones o que son de áreas abiertas; posteriormente, son reemplazadas por especies que usan bordes o bosques jóvenes y luego gradualmente las especialistas forestales aparecen en etapas sucesionales de mayor edad (Cherry & Aide, 2019). El patrón de composición de especies similares entre BJ y BI puede deberse a que la diferencia de edad entre estos dos estados no es tan amplia si la comparamos con la del BM los cuales tendrían una diferencia de edad entre 85 y 70 años.

### **Diversidad funcional**

La diversidad funcional de aves (RaoQ) fue baja en el bosque joven del bosque húmedo tropical estudiado. Esto sugieren que en el bosque joven el filtro ambiental vegetal solo

permite la presencia de especie generalistas, que son similares en sus rasgos de historia de vida y morfológicos, llevando a una redundancia funcional, lo cual indica la coexistencia de especies que son funcionalmente similares (Pillar *et al.*, 2009). Estos resultados concuerdan con los encontrados en cultivos y bosques (Lee & Martin, 2017) quienes estudiaron la diversidad funcional de aves en diferentes coberturas del paisaje y lo encontrado para diversidad funcional de líquenes en Brazil por Koch *et al.*, 2017.

Por otro lado, las especies de aves del BM y del BI presentan divergencia funcional; lo cual permite una partición de nicho entre las especies, reduciendo las interacciones antagónicas y permite la coexistencia de especies de aves (Pillar *et al.*, 2009). En este sentido, la composición vegetal actúa como filtro ambiental ofreciendo ciertas características que favorecen rasgos funcionales distintos en cada estado sucesional, ofertando así una amplia variedad de recursos alimenticios para aves insectívoras, frugívoras y granívoras. En los BI y BM son comunes especies arbóreas con frutos de diferentes tamaños y formas como los producidos en el BI por *Genipa americana*, *Nectandra cuspidata*, *Graffenrieda galeottii*, *Dendropanax arboreus*, *Vismia macrophylla*, *Guatteria amplifolia*, *Guatteria recurvisepala*, *Cupania cinerea*, *Ocotea tessmannii*, *Pourouma bicolor* y *Trichilia pallida*; así mismo en el BM se producen frutos de *Virola sebifera*, *Caryocar amygdaliferum*, *Compsonerua mutisii*, *Myrsine pellucidopunctata*, *Pleurothyrium* sp, entre otras especies (Stiles & Roselli, 1993; Cardona, David & Hoyos, 2010; Idarraga *et al.*, 2016; Palma & Gonzáles-Rebeles, 2018).

### **Composición funcional**

La composición de los rasgos funcionales difirió entre los estados sucesionales. Particularmente, en el BJ el rasgo morfológico de culmen total y los rasgos de dieta nectarívoro y estrategia de forrajeo visitante floral fueron dominantes. Los rasgos de dieta nectarívora y estrategia de forrajeo visitante floral están representados en el BJ por especies de las familias Trochilidae (10 especies) y Thraupidae (4 especies) las cuales a su vez presentan una variación considerable en el tamaño del culmen, desde el *Phaethornis striigularis* con un culmen de 39,3 mm, hasta los 80 mm de culmen que presenta el *Eutoxeres aquila*. Los rasgos relacionados con la morfología del pico

parecen estar asociados con el tamaño y la forma de alimento que consumen las aves (Wolf *et al.*, 1976); específicamente, el tamaño del culmen está relacionado con la dieta y las estrategias de forrajeo (Luck *et al.*, 2012). El BJ está dominado por árboles y arbustos (*Isertia laevis*, *Ochroma pyramidale*, *Bellucia pentámera*, *Cecropia peltata*, entre otros) que tienen flores de diferentes tamaños y formas, lo cual puede actuar como un filtro que promueve una amplia diversidad de tamaños de culmen y favorecer la presencia de especies nectarívoras.

En el caso del BI, los rasgos de las aves que dominan la composición funcional están relacionados con el lugar donde se obtienen los recursos (estrato de forrajeo en suelo) y la forma de obtenerlos (estrategia de forrajeo limpiadores). La estructura vertical de este estado sucesional, tres estratos, parece favorecer la diversidad de aves que se alimentan en el suelo como las familias Turdidae, Emberizidae, Parulidae y Thraupidae (Walther, 2002; Batisteli, Tanaka & Souza, 2018). Así mismo, parecen beneficiarse especies residentes (*Attila spadiceus*, *Mitrospingus cassinii* y *Myiothlypis fulvicauda*) y migratorias (*Oporornis agilis*, *Parkesia noveboracensis* y *Setophaga fusca*) que presentan comportamientos de forrajeo limpiadores tanto en el suelo como en estratos bajos y medios de la vegetación (Luck *et al.*, 2012).

La dieta frugívora, la estrategia de forrajeo rebuscadores forestales y el tipo de nido en copa fueron los rasgos dominantes en el BM. Específicamente, 40 de las 50 especies de aves frugívoras presentes en estos bosques son rebuscadoras forestales, lo que demuestra la dependencia de estas especies con árboles que producen frutos. En los BM las especies de aves frugívoras consumen frutos de especies arbóreas como *Virola sebifera*, *Caryocar amygdaliferum*, *Compsonerua mutisii*, *Myrsine pellucidopunctata*, *Pleurothyrium* sp., árboles comunes en la zona (Cardona, David & Hoyos, 2010). En este sentido, la composición vegetal de árboles con frutos, puede actuar como un filtro ambiental para las especies de aves, por esta razón más del 50% de las especies registradas en los BM consumen frutos (Luck *et al.*, 2012). El rasgo nido en copa, está asociado principalmente a las características de las familias, sin embargo, no se encuentra estrictamente asociado a un filtro ambiental.



## 8. Conclusiones

En el caso de los bosques húmedos tropicales la riqueza taxonómica y diversidad funcional no sigue la secuencia de la sucesión ecológica; por el contrario, presentan los valores más altos de riqueza taxonómica y diversidad funcional en los estados intermedios; lo cual puede indicar un recambio de especies de aves, de generalistas a especialistas forestales, lo cual concuerda con los cambios en la composición taxonómica y funcional de las aves. El patrón encontrado en la comunidad de aves de este bosque húmedo puede ser el resultado de los cambios en la estructura y composición vegetal de los bosques a lo largo de la sucesión ecológica.

Los resultados de este trabajo muestran que variaciones en los rasgos funcionales de las aves pueden ser indicadores del estado de sucesión ecológica de los bosques tropicales. La presencia de especies de aves nectarívoras y visitantes florales podría ser un indicador de que dicha área se encuentra en una etapa sucesional temprana. Por otra parte, una comunidad de aves conformada por especies generalistas y especialistas forestales con rasgos de estrato de forrajeo en suelo y estrategia de forrajeo limpiadores, sumado a un alto grado de divergencia funcional puede ser un indicador de una etapa de sucesión intermedia, la cual puede compartir características estructurales y de composición vegetal con estados sucesionales tempranos y maduros; mientras que la presencia de especies rebuscadoras forestales y con dieta frugívora podría estar relacionado con estados sucesionales maduros, estructuralmente similares a bosques primarios.

## 9. Bibliografía

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1), 32-46.
- Andrade, G.I., & Torgler, H.R. (1994). Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology*, 8(2), 545-554.
- Audino, L.D., Louzadab, J. & Comita, L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation*, 169(), 248-257.
- Bautista-Cruz, A., Gutierrez-Castorena, M.C., Castillo-Sánchez, R.F., & Etchevers-Barra, J.D. (2005). Cronosecuencia de un suelo y su clasificación en un área originalmente ocupada por bosque mesófilo de montaña. *Terra Latinoamericana*, 23(2), 147-15.
- Barlow J., Mestre, L.A.M., Gardner, T.A., & Peres, C.A. (2007). The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. *Biological Conservation*, 136(2), 212-231.
- Bihn, J. H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3), 782-792.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*, 16(5), 533-540.
- Bu, W., Zang, R. & Ding, Y. (2014). Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest. *Tropical Ecology*, 55(3), 393-401.
- Cadotte, M.W. (2011). The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1067-1069.
- Cardona F.A., David, H.H. & Hoyos, S.E. (2010). Flora de la Miel, Central Hidroeléctrica Miel I, Oriente de Caldas, Guía ilustrada. ISAGEN - Universidad de Antioquia, Herbario Universidad de Antioquia (HUA), Medellín, Colombia. 228 pp.



- Casanoves, F., Pla, L. & Di Rienzo, J.A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie tecnica, Informe tecnico, 384.
- Chiarucci, A., Enright, N. J., Perry, G. L. W., Miller, B. P., & Lamont, B. B. (2003). Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and distributions*, 9(4), 283-295.
- Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P. J., & Warwick, R. M. (2014). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E Ltd
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143.
- Clements, F.E. (1916). Plant Succession: An Analysis of Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication No. 242.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical stimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0.
- Córdova, T.F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78-87.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat*, 111, 1119-1144.
- Debastiani, V.J., & Pillar, V.D. (2012). SYNCOSA—R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*, 28(15), 2067-2068.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA. 1992–2011 Handbook of the birds of the world, vol. I-XVI. Barcelona: Lynx Editions.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4(6), 412-417.
- Galicia, L., Vinisa, A. & Campo, J. (2015). Biomasa aérea, biomasasubterránea y necromasa en una cronosecuencia de bosques templados con aprovechamiento forestal. *Botanical Sciences*, 93(3), 473-484.
- Gallardo, M.B., Perez, C., Nuñez-Avila, M., & Armesto, J.J. (2012). Desacoplamiento del desarrollo del suelo y la sucesión vegetal a lo largo de una cronosecuencia



- de 60 mil años en el volcán Llaima, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85(3), 291-306.
- Gliessman, S. (1997). Agroecology. Ecological processes insustainable agriculture. Ann Arbor Press. USA. 357 p. En: Caamal-Maldonado, A., & Armendariz-Yañez, I. (2002). La sucesión secundaria en los ecosistemas y agroecosistemas tropicales – El Henequén (*Agave fourcroydes*) en el contexto de la diversificación. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 1(1), 28-32.
- Hanula, J. L. et al. 2015. Have changing forests conditions contributed to pollinator decline in the southeastern United States? –*For. Ecol. Manage.* 348: 142–152.
- Holdridge, L. (1978). Ecology based on life zones. *San José, Costa Rica. American Institute of Agricultural Sciences (IICA)*.
- ISAGEN. (2014a). Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN en el oriente de Caldas, Central Hidroeléctrica Miel I 2014. Ejecutado por la Universidad de Caldas.
- ISAGEN. (2014b). Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN en el oriente de Caldas, Área de influencia del trasvase del río Manso 2014. Ejecutado por la Universidad de Caldas.
- Jaksic, F.M., & Marone, L. (2007). Sucesión. Capítulo 7 en *Ecología de comunidades*, 2ª edición (Jaksick, F. M & L. Marone), Ediciones universidad Católica del Chiles, Santiago, 336pp.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 89-96.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1065-1076.
- Maldonado, C.A., & Armendariz, Y.I. (2002). La sucesión secundaria en los ecosistemas y agroecosistemas tropicales – El Henequén (*Agave fourcroydes*) en el contexto de la diversificación. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 1(1), 28-32.



- McArdle, B. H., & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance- based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1), 290-297.
- MacGregor-Fors, I. and Payton, M. E. 2013. Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. – *PLoS One* 8: e56794.
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., Pickett, S.T.A., & Walker, L.R. (2015). Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities (Review). *Functional Ecology*, 29(2), 154-164.
- Montoya, P., Gonzáles, M. A., Tenorio, T. A., López-Ordóñez, J. P., Pinto, G.A., Cueva, D., Acevedo, R. A., Angarita, Y. C., Arango, M. H. M., Armesto, O., Betancur, J. S., Caguazango, C. A., Calderón, L. J. J., Calpa-Anaguano, E. V., Cárdenas-Posada, G., Castaño, D. M., Chaparro-Herrera, S., Diago-Muñoz, N., Franco, E. L., Gómez, B. L. G., González-Zapata, F. L., Gutiérrez, A. E. A., Gutiérrez-Zuluaga, A. M., Lizcano, J. R. S., Lopéra-Salazar, A., Martínez, A. D., Maya, H. a. M., Medina, W., Montealegre-Talero, C., Parra, J. L., Pérez-Peña, S., Ramírez, R. F., Reyes, J., Rivera-Gutiérrez, H. F., Rosero, M. Y., Trujillo-Torres, C. M., Vidal-Maldonado, C. C. y Salgado-Negret, B. (2018). A morphological database for 606 Colombian bird species. *Ecology*, 99 (7), 2018, 1693 pp.
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Naeem, S. (2002). Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 83(10), 2925-2935.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., & Gaston, K.J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 977–985.
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1), 24-43.
- Reif, J., Marhoul, P. & Koptík, J. (2013). Bird communities in habitats along a successional gradient: Divergent patterns of species richness, specialization and threat. *Basic and Applied Ecology*, 14(5), 423–431.



- Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, S. Claramunt, A. Jaramillo, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. (2018). A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>. Consultada en marzo de 2018.
- Restrepo, L.F., Posada, L. & Noguera, R. (2012). Application of the principal-component analysis in the evaluation of three grass varieties. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 25(2), 258-266.
- Smith, T.M., & Smith, R. L. (2007). Ecología. 6a edición. Pearson Educación, S. A. Madrid. 778pp.
- Troncoso, P.A., Perez, C.A., Larrain, J., & Ardiles, V. (2013). Desarrollo de la fijación simbiótica de nitrógeno en una cronosecuencia primaria en la Isla Santa Inés, Región de Magallanes, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(3), 345-355.
- Universidad de Antioquia 2005. Programa de monitoreo de fauna vertebrada silvestre Central Hidroeléctrica Miel I. Informe final.
- Vile, D., Shipley, B. & Garnier, E. (2006). Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 9(9): 1061-1067.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. & Villalba, R. (2004). Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. Pp. 1-48. En: Arturi, M.F., Frangi, J.L. & Goya, J.F (eds.). *Ecología y Manejo de Bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Warton, D.I., Wright, T.W., Wang, Y. 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 89--101.
- Wood, E.M., Pidgeon, A.M., Liu, F., & Mladenoff, D.J. (2012). Birds see the trees inside the forest: The potential impacts of changes in forest composition on songbirds during spring migration. *Forest Ecology and Management* 280(): 176-1



UNIVERSIDAD DE CALDAS  
Maestría en Ciencias Biológicas  
Proyecto de Grado

---