

Artículo original

Caracterización espacio-temporal de la avifauna del cañón de Las Herosas, Chaparral, Tolima, Colombia

Space-time characterization of the avifauna in Las Herosas Canyon, Chaparral, Tolima, Colombia

✉ Jessica Nathalia Sánchez-Guzmán*, ✉ Juan Camilo Váquiro-García,
✉ Sergio Losada-Prado

Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Tolima, Colombia

Resumen

El Cañón de las Herosas constituye una de las regiones menos exploradas del suroccidente del Tolima. Pese a albergar una gran diversidad de fauna, la información disponible sobre las aves de esta región y sus interacciones a nivel de comunidad es poca. Nuestro objetivo fue documentar la avifauna de la cuenca del río Amoyá y analizar su dinámica espacio-temporal durante el periodo 2013-2018. Utilizando las metodologías tradicionales de observación y redes de niebla registramos 252 especies, de las cuales siete son endémicas, 22 casi-endémicas, 17 migratorias y cinco están en peligro. A escala espacial, detectamos dos picos de mayor riqueza en las estaciones más altas y bajas, y cuatro ensamblajes de aves a lo largo del gradiente, en tanto que temporalmente observamos similitudes de 43,4 a 63,5 % en la composición de especies entre los años y una riqueza fluctuante a lo largo del tiempo. A pesar de que la cuenca del río Amoyá constituye un ecosistema altamente intervenido, las particularidades de su avifauna permiten postularlo como un área importante para la conservación.

Palabras claves: Dinámica temporal; Ecología de comunidades; Gradiente altitudinal; Río Amoyá; Temporada climática.

Abstract

Las Herosas Canyon is one of the least explored regions in southwestern Tolima. Despite hosting a great diversity of fauna, the information available on the birds of this region and their interactions at the community level is scarce. Our aim was to document the avifauna of the Amoyá river basin and analyze its space-time dynamics during the period 2013-2018. Using mist nets, we observed and recorded 252 species, seven of them endemic, 22 quasi-endemic, 17 migratory, and five in danger. On a spatial scale, we detected two peaks of greater richness in the highest and lowest stations and four assemblages of birds along the gradient while temporarily we observed similarities of 43.4 to 63.5% in the composition of species between years and richness fluctuating through time. Although the Amoyá River basin is a highly intervened ecosystem, the characteristics of its avifauna justify postulating it as an important area for conservation.

Keywords: Altitude gradient; Amoyá River; Climatic season; Community ecology; Temporal dynamics.

Introducción

Colombia es uno de los países más diversos del mundo y alberga alrededor del 10 % de la diversidad biológica en cerca del 0,7 % del área mundial (Romero *et al.*, 2008). La heterogeneidad de sus ecosistemas (Romero, *et al.*, 2008) y la gran cantidad de áreas protegidas para la conservación de las aves (AICA) (o *important bird areas*, IBA) (Calidris, 2017), han permitido que en su territorio se registre una multiplicidad de flora y fauna, en especial de aves, uno de los componentes biológicos más carismáticos a nivel mundial.

Citación: Sánchez-Guzmán JN, Váquiro-García JC, Losada-Prado S. Caracterización espacio-temporal de la avifauna del cañón de Las Herosas, Tolima, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(177):1113-1127, octubre-diciembre de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1394>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**
Jessica Nathalia Sánchez-Guzmán;
jnsanchez@ut.edu.co

Recibido: 12 de febrero de 2021

Aceptado: 16 de septiembre de 2021

Publicado: 15 de diciembre de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

El territorio tolimense constituye un punto de encuentro entre las áreas de mayor importancia para la biodiversidad del país, como el Chocó Biogeográfico y la Amazonía, y cuenta, además, con tres de los principales parques naturales nacionales: Los Nevados, Nevado del Huila y Las Hermosas (**Grupo de Investigación en Zoología-GIZ & ISAGEN**, 2014). Este último se localiza en el municipio de Chaparral y en él se ubica la cuenca del río Amoyá, que por su geoforma y gran diversidad de ecosistemas ofrece condiciones ambientales muy heterogéneas y propicias para el establecimiento de una amplia variedad de especies (**Corporación Autónoma Regional del Tolima-Cortolima**, 2005), de las que se tiene poca información sobre su composición, estructura y dinámica comunitaria.

De hecho, la información sobre la diversidad y las interacciones ecológicas de las poblaciones de aves en el Tolima permanece incompleta, pues se cuenta únicamente con listados de especies en algunas cuencas como las de los ríos Anamichú, Coello, Gualí, Prado, Recio, Toche, Tohecito, Totare, y Venadillo, entre otras (**López-Lanús, et al.**, 2000; **Cortolima**, 2004; **Losada-Prado, et al.**, 2005; **Cortolima**, 2009, 2014; **Molina-Martínez**, 2014; **Molina-Martínez**, 2015; **Corporación de Cuencas del Tolima-Corcuencas**, 2016). Se destaca el vacío de información sobre el sur del departamento, en donde los permanentes problemas de orden público han impedido la exploración del territorio.

Ante este panorama, el objetivo de este estudio fue caracterizar la avifauna y analizar su dinámica espacio-temporal en la cuenca del río Amoyá, en el cañón de Las Hermosas, municipio de Chaparral, Tolima. Esta información no solo contribuye a la generación de conocimiento sobre las especies de aves de la región, sino que también aporta evidencia sobre su ecología y la importancia de proteger los sistemas naturales y las formaciones vegetales asociadas con las actividades agrícolas tradicionales con las que interactúa la avifauna.

Metodología

Área de estudio

El río Amoyá se ubica en la zona suroccidental del Tolima, en el cañón de Las Hermosas; comprende cerca de 143.530 ha que representan aproximadamente el 6 % del área total del departamento y el 68 % del municipio de Chaparral (**Cortolima**, 2005). La longitud del cauce principal es de cerca de 141 km; nace en la laguna La Rusia en el páramo de Las Nieves (cordillera Central), a 3.900 m, y desemboca en la cuenca mayor del río Saldaña, a 400 m, en las ramificaciones del cerro Aponte (**Cortolima**, 2005).

Los suelos de la cuenca generalmente cuentan con coberturas compuestas en un alto porcentaje por vegetación protectora de bosque natural, secundario o plantado, y flora herbácea y arbustiva, así como pastos naturales y manejados, rastrojos para el pastoreo, cultivos semestrales o anuales de algodón, hortalizas y café (con sus diferentes asociaciones), y otros cultivos permanentes, semipermanentes, transitorios o de pancoger, como leguminosas y frutales, entre otros (**Cortolima**, 2005).

El estudio se desarrolló a partir de los datos recolectados en siete muestreos realizados por el Grupo de Investigación en Zoología-GIZ de la Universidad del Tolima entre diciembre de 2013 y noviembre de 2018 y uno de la Universidad Católica de Oriente en febrero de 2013 (**Tabla 1**) (**Universidad Católica de Oriente**, 2013; **GIZ & ISAGEN**, 2018). Se evaluaron diez estaciones a lo largo de la cuenca del río Amoyá situadas en cinco veredas (VC: Vega Chiquita; LV: La Virginia; DJ: Davis Janeiro; AB: Agua Bonita y LS: Los Sauces) dentro de un rango altitudinal entre los 970 y los 2.095 m aproximadamente (**Figura 1**) (**Tabla 2**) en las zonas de vida de bosque seco tropical, bosque húmedo premontano y bosque húmedo montano bajo (**Holdridge**, 1987), las cuales tienen un régimen bimodal de lluvias entre los meses de marzo y mayo y octubre y diciembre (**Cortolima**, 2005).

Métodos de muestreo

Usando binoculares (aumento 10x42), se contaron, identificaron y registraron las aves detectadas (visual o auditivamente) como observaciones libres en horario de 05:00-18:00 h o desde puntos de conteo (50 m de radio) (**Ralph, et al.**, 1996), hasta acumular un total

Tabla 1. Esfuerzo y estaciones evaluadas en cada uno de los muestreos (M) realizados a lo largo de la cuenca del río Amoyá, cañón de Las Hermosas (Chaparral, Tolima)

M	Fecha	Estaciones										Observaciones	Redes		
		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	Q1	Q2	Q3-RN				
1	feb-13		X					X						340 min	144 h/red
2	dic-13	X				X	X							500 min	216 h/red
3	mar-14		X			X	X							1200 min	240 h/red
4	nov-15	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X		1180 min	259 h/red
5	may-16	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		1060 min	217 h/red
6	sep-16	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		855 min	137 h/red
7	sep-18	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		810 min	441 h/red
8	nov-18	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		1050 min	384 h/red

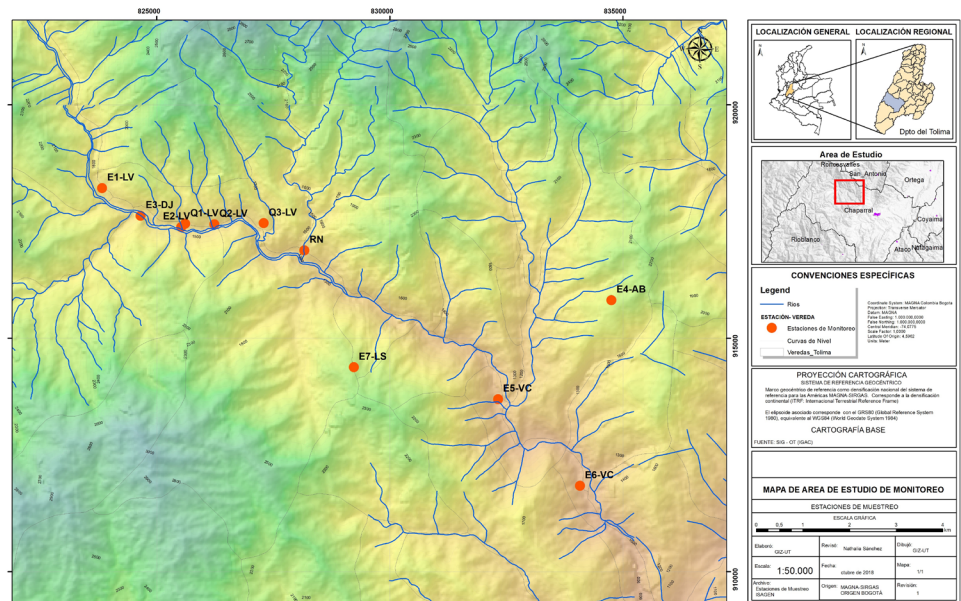


Figura 1. Ubicación de las estaciones para el monitoreo de aves a lo largo del río Amoyá, cañón de Las Hermosas (Chaparral, Tolima). La Virginia (LV): E1, E2, Q1, Q2, Q3-RN; Davis Janeiro (DJ): E3; Agua Bonita (AB): E4; Vega Chiquita (VC): E5, E6; Los Sauces (LS): E7

de 6.995 minutos de trabajo (Tabla 1). Además, con el fin de registrar el mayor número posible de especies asociadas a los estratos bajos de la vegetación, se emplearon entre tres y cinco redes de niebla (2,5 m de alto x 12 m de largo y 36 mm de ojo de malla) operadas durante un día en cada estación en los horarios de 06:00-11:00 h y de 15:30-18:00 h (Ralph, *et al.*, 2008), en un esfuerzo de muestreo total de 1.918 h/red (Tabla 1). En la determinación hasta el nivel de especie de los individuos capturados y observados se emplearon guías de campo (Hilty & Brown, 2001; Ayerbe-Quiñones, 2018) y el listado general de las aves se hizo siguiendo la nomenclatura sugerida por Remsen, *et al.* (2020).

Análisis de datos

Con el fin de calcular el número de especies registradas a nivel de taxón, estación, año y temporada climática, se diseñó una matriz para agrupar los datos obtenidos con las diferentes metodologías empleadas durante los ocho muestreos realizados en el área de

Tabla 2. Estaciones de monitoreo a lo largo de la cuenca del río Amoyá, cañón de Las Herosas (Chaparral, Tolima)

Estación-Vereda	Coordenadas Altura (m)	Características
E6: Túnel de descarga- Vega Chiquita (VC)	3°47'51,5" N 75°34'15,8" W 972 m	Ubicada sobre el cauce principal del río Amoyá; se observa un paisaje dominado por una matriz antropogénica de cultivos de café, plátano y yuca, así como relictos de bosque secundario y vegetación ribereña.
E5: Casa de Máquinas- Vega Chiquita (VC)	3°48'51,8" N 75°35'12,9" W 1077 m	Ubicada sobre el cauce principal del río Amoyá, está cubierta por una matriz de vegetación boscosa en sus primeros estados sucesionales, pasturas y matorrales.
Q2: Quebrada La Alcancia-La Virginia (LV)	3°50'53,4" N 75°38'30,4" W 1404 m	Ubicada al margen izquierdo del río Amoyá; se encuentra inmersa en una matriz de vegetación arbórea y arbustiva de poca altura.
E2: Después de captación-La Virginia (LV)	3°50'51,4" N 75°38'53,4" W 1437 m	Ubicada sobre el cauce principal del río Amoyá; sus márgenes están cubiertos por vegetación arbustiva, cultivos mixtos de café, plátano y suelos desnudos.
Q3-RN: Quebrada La Arenosa hasta Río Negro-La Virginia (LV)	3°50'54,2" N 75°37'56,1" W 1450 m 3°50'35,3" N 75°37'27,7" W 1305 m	Ubicada al margen izquierdo del río Amoyá; ambos márgenes están cubiertos por vegetación arbórea y arbustiva de poca altura. Río Negro (RN en Figura 1): corresponde a uno de los principales tributarios del río Amoyá; registra vegetación ribereña, matorrales, pasturas y pequeños parches de bosque secundario.
E3: Patio Bonito-Davis Janeiro (DJ)	03°50'59,2" N 75°39'53,4" W 1463 m	Ubicada al margen derecho del río Amoyá; se localiza en un área escarpada cubierta por cultivos de café, leguminosas, caña, plátano, entre otros, y algunos fragmentos de bosques intervenidos.
Q1: Quebrada La Virginia-La Virginia (LV)	03°50'52,1" N 75°38'50,3" W 1465 m	Ubicada al margen izquierdo del río Amoyá; se registran principalmente pastos y vegetación herbácea de poca altura.
E1: Antes de captación-La Virginia (LV)	03°51'18,5" N 75°39'48,4" W 1530 m	Ubicada sobre el cauce principal del río Amoyá; sus márgenes están cubiertos por vegetación arbustiva riparia. Presenta un paisaje dominado por una matriz de cultivos de café, cercas vivas y potreros.
E4: Finca Luxemburgo-Agua Bonita (AB)	03°50'1,0" N 75°33'54,2" W 1935 m	Presenta un paisaje mixto dominado por cultivos de café, tomate, granadilla, entre otros, bosques secundarios poco intervenidos, rastrojos y pequeños afluentes.
E7: Predio Porvenir-Los Sauces (LS)	03°49'13,9" N 75°36'53,3" W 2095 m	Localizada sobre una zona de restauración por lo cual predominan coberturas vegetales nativas, bosques secundarios, pastos naturales y rastrojos.

estudio (**Tabla 1**). A cada especie se le consignó la información correspondiente a su tipo de residencia, endemismo, migración (**Avendaño, et al., 2017; Ayerbe-Quiñones, 2018**), categoría de amenaza nacional (**Renjifo, et al., 2014**), apéndice CITES (**Roda, et al., 2003**) y categoría ecológica (C-E: I. Especies de bosque: a. primario, b. secundario, bordes o hábitats arbolados cerca del bosque primario. II. Especies de bosque secundario. III. Especies de áreas abiertas o con vegetación baja. IV. Especies acuáticas: a. con vegetación densa al borde; b. orillas abiertas o vegetación baja. V. Especies aéreas: a. con parches de bosque; b. indiferentes al bosque) (**Stiles & Bohórquez, 2000**).

Debido a las diferencias en el esfuerzo de muestreo, la representatividad del estudio se evaluó mediante una curva de acumulación de especies de cada estación, graficando los valores obtenidos con los estimadores no paramétricos ICE y Chao 2 (más riguroso y menos sesgado para muestras pequeñas) (Villareal, *et al.*, 2004), y las especies representadas solo en una muestra (“uniques”) o solo en dos (“duplicates”) (Moreno, 2001) mediante el programa EstimateS versión 9.1.0 (Colwell, 2013).

Asimismo, se graficó el total de especies registradas, estimadas y el número de especies de interés por estación, con el fin de observar el comportamiento de la riqueza a lo largo del gradiente altitudinal. Además, se hizo un análisis empleando modelos lineales generalizados (GLM) a partir de cuatro modelos, así: M1, sin relación entre elevación y riqueza; M2, con relación lineal entre elevación y riqueza; M3, con un solo pico en la riqueza de especies a lo largo de la elevación; M4, con dos picos de riqueza a lo largo del gradiente altitudinal. El mejor modelo se seleccionó siguiendo el criterio de información bayesiano (BIC).

Por otra parte, se evaluó la similitud entre las estaciones, los años y los muestreos a partir de una matriz de presencia-ausencia empleando el índice de Jaccard, así como un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (nMDS, únicamente para las estaciones), utilizando como variables ambientales la elevación y la distancia desde la localidad más baja mediante el programa PAST 3.16 (Hammer, *et al.*, 2001). Dado que algunos de los grupos obtenidos estaban compuestos por menos de dos estaciones, no se hizo análisis multivariado de similitud (ANOSIM) para determinar la significancia estadística de las agrupaciones obtenidas.

Además, en este análisis se excluyeron las especies observadas sobrevolando (*Accipiter bicolor*, *Amazona mercenarius*, *Bubulcus ibis*, *Buteogallus meridionalis*, *B. solitarius*, *Caracara cheriway*, *Cathartes aura*, *Chaetura chapmani*, *Coragyps atratus*, *Cypseloides cherriei*, *Falco femoralis*, *F. sparverius*, *Geranoaetus polyosoma*, *Herpetotheres cachinnans*, *Micrastur ruficollis*, *Milvago chimachima*, *Panyptila cayennensis*, *Psittacara wagleri*, *Rupornis magnirostris*, *Streptoprocne rutila* y *S. zonaris*) debido a la proximidad entre algunos puntos (por ejemplo E2 y Q1), la cual generaba incertidumbre sobre la estación en la cual se encontraba el o los individuos. No obstante, todas las especies registradas figuran en el listado general (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1394/3152>).

Las diferencias en la composición de la avifauna entre los periodos climáticos se evaluaron empleando los datos correspondientes al número de especies y de registros obtenidos en cada uno de los muestreos mediante un análisis de Kruskal-Wallis usando InfoStat (Di Rienzo, *et al.*, 2020) y teniendo en cuenta los promedios de precipitación mensual de los últimos 40 años en la región (estación 22060080, corriente Amoyá) (IDEAM, 2019).

Resultados y discusión

Durante el periodo 2013-2018 se registraron en el área de estudio 252 especies pertenecientes a 187 géneros, 46 familias y 21 órdenes (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1394/3152>). Este valor constituye el 35,4 % de las especies registradas en la ecorregión de los Valles Interandinos y el Caribe (Salaman, *et al.*, 2007), el 31,4 % de las aves del Tolima (EBird, 2020) y cerca del 13,2 % de la avifauna colombiana (Avenidaño, *et al.*, 2017), superando el número de especies reportado para otras cuencas del departamento (López-Lanús, *et al.*, 2000; Cortolima, 2009, 2014; Molina-Martínez, 2015; Corcuencas, 2016).

Según los estimadores ICE y Chao 2, la representatividad del muestreo varió entre el 61,8 % y el 84,8 % en las estaciones, así: E1 (riqueza estimada, RE: ICE, $IC_{95\%}$: 169,9-181,7; Chao 2, $IC_{95\%}$: 153,6-205,6); E2 (RE: ICE, $IC_{95\%}$: 122,7-127,3; Chao 2, $IC_{95\%}$: 118,9-154,9); E3 (RE: ICE, $IC_{95\%}$: 101,5-108,9; Chao 2, $IC_{95\%}$: 95,2-129,9); E4 (RE: ICE, $IC_{95\%}$: 170,4-185; Chao 2, $IC_{95\%}$: 153,6-189,5); E5 (RE: ICE, $IC_{95\%}$: 142,3-146,2; Chao 2, $IC_{95\%}$: 139,7-180,6); E6 (RE: ICE, $IC_{95\%}$: 142,9-148,1; Chao 2, $IC_{95\%}$: 132-158,6); E7 (RE: ICE,

IC_{95%}: 140,6-147,1; Chao 2, IC_{95%}: 121,3-158,5); Q1 (RE: ICE, IC_{95%}: 109,7-116,5; Chao 2, IC_{95%}: 94,2-121,1); Q2 (RE: ICE, IC_{95%}: 109,3-117,2; Chao 2, IC_{95%}: 106,5-152,8); Q3-RN (RE: ICE, IC_{95%}: 105,8-116; Chao 2, IC_{95%}: 103,2-138,8) (**Figura 2**), de manera que la diferencia entre la riqueza observada y la estimada aún es amplia, lo cual implica que la prospección fue insuficiente para obtener un inventario completo.

Asimismo, las curvas correspondientes a los “uniques” y “duplicates” no mostraron una tendencia clara al descenso (**Figura 2**), lo que prueba que todavía es posible registrar especies nuevas en todas las estaciones evaluadas. Sin embargo, según **Kery & Royle (2008)**, durante el desarrollo de un inventario es común que no se registre la totalidad de taxones de una región, ya que muchos de ellos son raros, pueden estar ausentes transitoriamente o el investigador no los reconoce, por lo cual los porcentajes obtenidos serían aceptables teniendo en cuenta el tamaño del área evaluada, aunque es necesario realizar más muestreos.

El orden Passeriformes registró el mayor número de especies (165), géneros (111) y familias (20), seguido por Apodiformes (30 especies, 25 géneros y dos familias); el resto de órdenes, presentaron entre una y nueve especies y entre una y tres familias. La gran riqueza de especies Passeriformes se asocia con el hecho de que este orden es el más diverso dentro de la clase aves, de modo que más de dos tercios de las especies pertenecen a él (**Hilty & Brown, 2001; Ricklefs, 2012; Clements, et al., 2019**). Además, constituye uno de los grupos más diversos en el país debido a su gran radiación adaptativa en las zonas tropicales (**Manchado & Peña, 2000; Tabilo-Valdivieso, 2006; Ríos, et al., 2007**), lo que coincide con lo reportado en otras cuencas del Tolima (**López-Lanús, et al., 2000; Cortolima, 2004; Losada-Prado, et al., 2005; Cortolima, 2009, 2014; Molina-Martínez, 2014; Molina-Martínez, 2015; Corcuencas, 2016**).

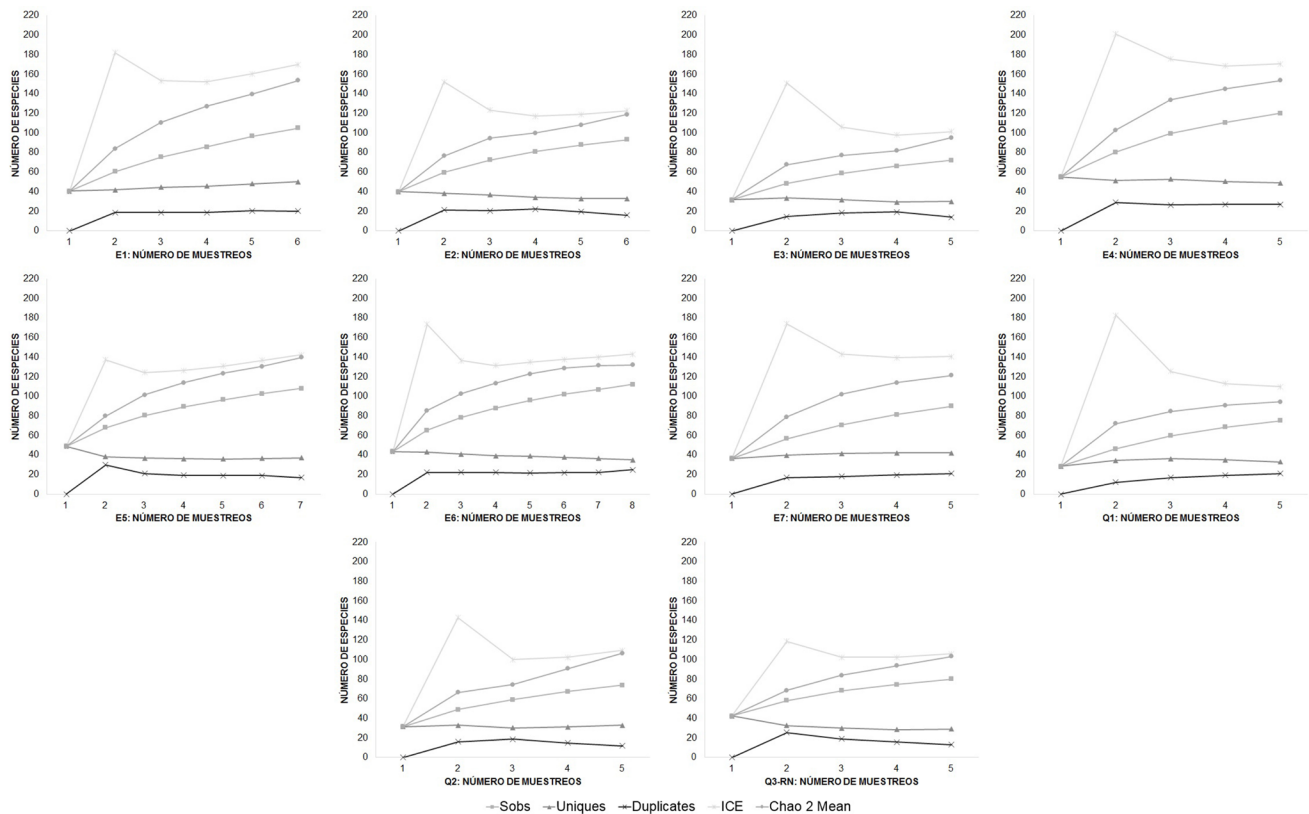


Figura 2. Curvas de acumulación de especies para la avifauna asociada a las estaciones de muestreo ubicadas en la cuenca del río Amoyá, cañón de Las Herosas, Chaparral-Tolima

En cuanto a las familias, Thraupidae y Tyrannidae presentaron el mayor número de especies, correspondiente al 31,3 % de ellas. Según autores como **Traylor (1977)**, **Ohlson, et al. (2008)** y **Burns, et al. (2014)**, estas dos familias se encuentran entre las más diversas en el Neotrópico, y la mayoría de sus especies se registran en Suramérica, en donde ocupan ambientes muy variados (**Isler & Isler, 1987**; **Hilty & Brown, 2001**; **Fitzpatrick, et al., 2004**), incluidas áreas con intervención antrópica (**Corporación Autónoma Regional de Risaralda-Carder & Wildlife Conservation Society-WCS, 2012**).

Además, del total de especies, el 2,8 % correspondió a endemismos, el 8,7 % a casi-endemismos, el 2,8 % a especies migratorias con poblaciones residentes y el 6,7 % a especies exclusivamente migratorias (5,9 % de ellas australes y 94,1 % boreales). En cuanto a las especies objeto de conservación, del total registrado, el 1,6 % se categoriza como vulnerable y el 0,4 %, en peligro crítico, en tanto que el 17,5 % se encuentra consignado dentro del apéndice II del CITES (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1394/3152>).

También se destaca la dominancia de especies correspondientes a las C-E II (45,6 %), III (26,5 %), y Ib (14,3 %) y, en menor medida, a las categorías Ia (5,6 %), IVa (2,8 %), Vb (2 %), IVb (1,6 %) y Va (1,6 %) (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1394/3152>), de manera que el 86,5 % de las especies registradas se encontró asociado a bosques secundarios, bordes de bosque y áreas abiertas con poca cobertura vegetal, siendo altamente tolerantes e independientes de un tipo de bosque específico (**Stiles & Bohórquez, 2000**). Este resultado se asemeja a lo reportado por **Losada-Prado & Molina-Martínez (2011)** y se debe a que parte del cañón y la mayoría de las estaciones se encuentran notablemente intervenidas, con coberturas afines a los sistemas productivos de la región, como pastizales, matorrales y algunos remanentes de bosque.

Por todo ello, la vegetación podría estar jugando un papel sustancial en la composición de la avifauna dentro del área de estudio, tal como lo señalan **MacArthur & MacArthur (1961)**, y ser importante, por ejemplo, en función de sus comportamientos de forrajeo (**Müller, et al., 2010**) o de sus gremios tróficos (**Laurance & Bierregaard, 1997**). En este contexto, en el trópico se ha reportado que los hábitats modificados suministran de forma casi permanente recursos cuantiosos (alimentación, percha, agua, entre otros) a una gran variedad de especies (**Loiselle & Blake, 1994**; **Ramírez-Albores, 2010**; **Carder & WCS, 2012**), principalmente generalistas; sin embargo, debido a que no se cuenta con datos sobre las variables de vegetación, es difícil dilucidar cuáles de sus características explicarían mejor la variación de la diversidad de aves en las estaciones (por ejemplo, la diversidad de árboles, la cobertura del dosel, la heterogeneidad estructural, entre otras) (**Heikkinen, et al., 2004**; **Vilchez, et al., 2008**).

Análisis espacial

Nuestros resultados muestran un patrón particular con dos picos de mayor riqueza, el primero entre los 972 y los 1.077 m (especialmente en E6, con 112 especies registradas y 132 a 143 estimadas), y el segundo, entre los 1.530 y los 2.095 m (siendo este el más alto, principalmente en E4, con 120 especies observadas y 154 a 170 estimadas) (**Figura 3**). En los GLM hechos con los datos de los estimadores ICE y Chao 2 se encontró que los modelos con mejor ajuste fueron el M4 (BIC= 96,4) y el M1 (BIC= 94,4), respectivamente, aunque las diferencias con respecto al segundo modelo de menor BIC son bajas (M1: BIC=96,1 con el ICE y M4: BIC=95,1 con el Chao 2), por lo que no hubo evidencia que permitiera favorecer un modelo frente al otro.

Por otro parte, el análisis en que se empleó la abundancia total (datos crudos) mostró un mayor apoyo a la existencia de dos picos de riqueza a lo largo del gradiente de elevación (M4, BIC=87,1 frente a M1, BIC=89), lo que respalda los resultados cualitativos descritos previamente. Este patrón difiere de los descritos por **McCain & Grytnes (2010)** y de los observados en otros estudios realizados en ecosistemas neotropicales en los que la

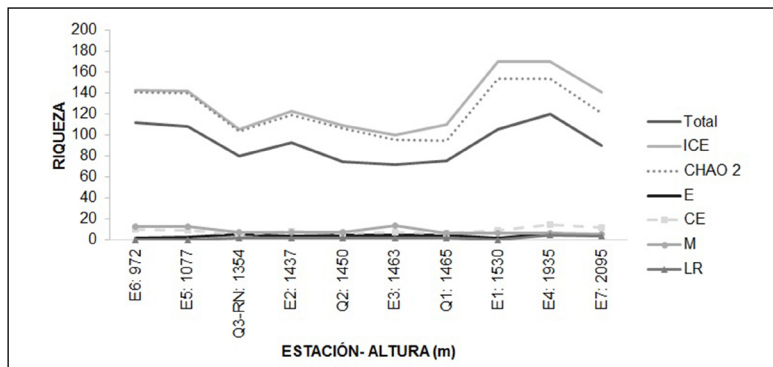


Figura 3. Riqueza de especies de aves en cada estación ubicada en la cuenca del río Amoyá, cañón de Las Hermosas (Endémica: E; casi endémica: CE; migratoria: M; LR: Libro rojo de aves de Colombia)

riqueza decrece con la elevación (Kattan & Franco, 2004; Herzog, *et al.*, 2005; Jaime-Escalante, *et al.*, 2016; Moreno-Palacios & Losada-Prado, 2016) o los valores más altos se registran en las alturas medias (1.000-2.000 m) (Molina-Martínez, 2014).

No es posible plantear que el alto número de especies en las estaciones altas se relacione estrictamente con diferencias en el esfuerzo de muestreo, pues las estaciones bajas y algunas medias (E2, E5 y E6) se evaluaron en un mayor número de ocasiones (Tabla 1), por lo tanto, los menores valores de riqueza en las estaciones localizadas en las veredas LV y DJ podrían relacionarse principalmente con el hecho de que algunas de ellas presentaban una menor diversidad de hábitats (Jobin, *et al.*, 2001; Hurlbert, 2004; Tews, *et al.*, 2004) (Tabla 2), lo cual restringe su oferta de recursos para las especies (Schneider, *et al.*, 2012; Santamaría-Rivero, *et al.*, 2016).

Por otra parte, según Loaiza-G (2017), los cambios en la composición de especies a lo largo de un gradiente altitudinal reflejan la existencia de factores que condicionan sus patrones de distribución de forma individual, tales como los recursos presentes a ciertas altitudes y los patrones históricos de diversificación de las aves (Terborgh, 1971, 1977; Blake & Loiselle, 2000, McCain, 2009; Jankowski, *et al.*, 2013). En este sentido, la variación en la composición de la comunidad de aves a lo largo de un gradiente altitudinal se ha registrado en otros trabajos (Jankowski, *et al.*, 2013; Moreno-Palacios & Losada-Prado, 2016; Martínez & Rechberger, 2007; Loaiza-G, 2017, entre otros), en los que la existencia de especies asociadas a hábitats específicos resulta en la formación de comunidades particulares (Jankowski, *et al.*, 2009; Suárez-Sanabria & Cadena, 2014; Loaiza-G, 2017).

De hecho, en nuestro estudio algunas especies restringieron su presencia a ciertas estaciones, de modo que en la E7 se reportaron 22 especies únicas: *Atlapetes albinucha*, *Heliodoxa rubinoides* y *Poecilatriccus ruficeps*; en la E4, 16 especies: *Atlapetes schistaceus*, *Boissonneaua flavescens* y *Pharomachrus auriceps*; en la E6, 14 especies, en la E5, siete especies, entre ellas, *Thamnophilus atrinucha* y *Veniliornis kirkii* y en las demás estaciones, entre seis y una especie: *Cinclus leucocephalus*, *Habia cristata* y *Rupicola peruvianus*, entre otras, a diferencia de E3 y Q3, en donde no se registraron especies exclusivas. Sin embargo, como lo reportaron Moreno-Palacios & Losada-Prado (2016) y Martínez & Rechberger (2007), se registraron algunas especies como *Coereba flaveola*, *Myiothlypis fulvicauda*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Stelpnia cyanicollis*, *Thraupis episcopus*, *Tyrannus melancholicus*, entre otras nueve, con una amplia distribución y tolerancia a los cambios ambientales, por lo que no aportarían en la diferenciación composicional a lo largo del gradiente ambiental.

Por otro lado, el análisis de Jaccard y el nMDS (Stress: 0,16) fueron congruentes entre sí, mostrando la formación de cuatro grupos con similitudes de 18,8 a 63,8 % (E6 y E7 y Q2 y Q3-RN, respectivamente) (Figura 4A). Según esto, la variación en los porcentajes

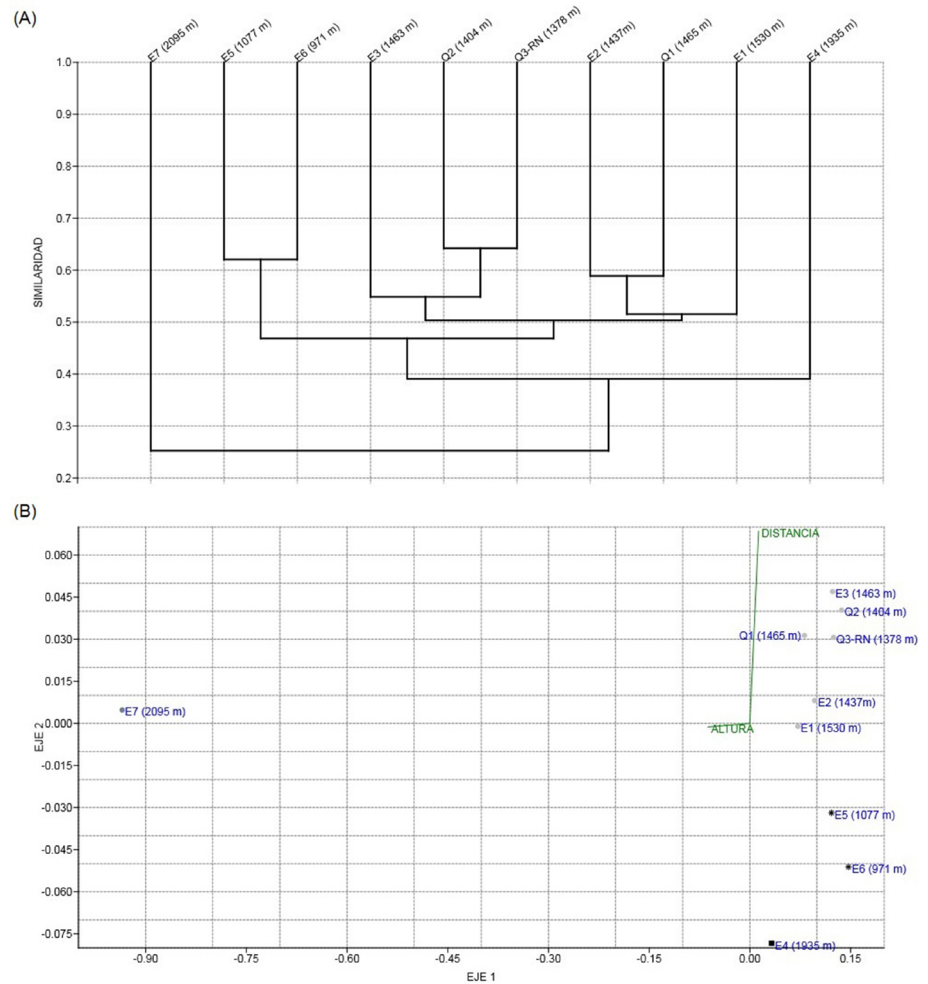


Figura 4. Análisis (A) de similitud (coeficiente de Jaccard) y (B) nMDS con datos de presencia-ausencia de las especies registradas en las estaciones de la cuenca del río Amoyá, cañón de Las Hermosas, Chaparral-Tolima

de similitud entre las estaciones estaría ligada al hecho de que cada una de ellas presenta una estructura de paisaje y vegetación distintiva, así como otras características físicas y ecológicas que podrían estar relacionadas con su altitud (principalmente en E7) (Terborgh, 1971) y su cercanía geográfica (E1 a E6 y Q1 a Q3-RN) (Figura 4B), lo que desembocó en que la estación E7 (por encima de los 2.000 m) se encontrara completamente separada de las demás, las cuales tuvieron una similitud entre unas y otras de cerca del 50 %.

Este resultado se ajusta parcialmente a lo reportado por Rahbek (1997), quien menciona que en los Andes suramericanos las zonas entre el nivel del mar y los 1.500 m de altura muestran una composición y diversidad de especies homogénea entre elevaciones. Sin embargo, como se observa en la Figura 4, estas variables cambiaron (especialmente la riqueza, la cual aumentó) particularmente en las zonas por debajo de los 1.100 m, de forma similar a lo encontrado por Blake & Loiselle (2000), lo cual contribuyó a la formación de un grupo más pequeño en el dendrograma y la gráfica del nMDS, conformado por las estaciones E5 y E6 (Figura 4).

Análisis temporal

Los valores más altos en cuanto al número de especies se registraron durante el 2018 con 179, seguido del 2016, con 163; los demás años presentaron entre 91 y 145 especies

(2014, 2013 y 2015 en orden ascendente). En cuanto a la similitud, en la escala anual se encontraron valores entre el 43,4 y el 63,5 % (2014, 2016; 2013, 2014, respectivamente), observándose la formación de tres grupos (2013-2014, 2018 y 2015-2016), mientras que los muestreos mostraron valores entre el 39,4 y el 66,5 % (feb-13, sep-16; sep-18, y nov-18, respectivamente), con agrupaciones iguales a las observadas entre los años.

Dado que durante el periodo de estudio las estaciones no mostraron cambios drásticos en su vegetación o un aumento en la intervención antrópica, la variación en la composición de la comunidad pudo deberse a las diferencias en el número y las estaciones muestreadas, así como a procesos de migración, colonización y extinciones locales (Wiens, 1992), los cuales comúnmente se presentan de manera equilibrada a lo largo del tiempo (Nichols, *et al.*, 2006), lo que da lugar a algunos periodos transicionales en los que se registran incrementos o pérdidas leves en el número de especies que obedecen a un recambio natural en la riqueza y la composición (Fleishman, *et al.*, 2006; Husté & Bouludier, 2007).

En este sentido, en el área de estudio algunas especies se registraron durante un solo año (2013: 14 especies; 2014: dos especies; 2015: nueve especies; 2016: 19 especies y 2018: 28 especies exclusivas), otras como *Setophaga fusca*, *Dacnis lineata* y *Saltator maximus* (E1, E2 y E5, respectivamente), en determinadas estaciones presentaron registros en los primeros muestreos y se ausentaron hasta el año 2018, en tanto que especies como *Serpophaga cinerea* (E6), *Icterus mesomelas* (E5) y *Cyanocorax affinis* (E2), únicamente se registraron durante los muestreos finales.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en las detecciones (Kruskal-Wallis: $H=0,20$; $p=0,786$) ni en el número efectivo de especies entre las temporadas climáticas (212 especies en lluvias y 207 en época seca; Kruskal-Wallis: $H=0,56$; $p=0,571$), por lo cual el registro de algunas especies más durante el periodo de lluvias (212 *versus* 207 de la época seca) se asoció con el hecho de que los muestreos realizados durante esta temporada se solaparon con gran parte del periodo de migración boreal (Ocampo-Peñuela, 2010).

En este sentido, en total se registraron 15 especies migratorias durante las lluvias, y de ellas siete estuvieron restringidas a esta temporada (*Contopus virens*, *Catharus minimus*, *Pheucticus ludovicianus*, *Empidonax traillii*, *Coccyzus americanus*, *G. polyosoma* y *Setophaga castanea*) y diez a la época seca, entre las cuales *Empidonax alnorum* y *Piranga olivacea* fueron exclusivas de este periodo. En cuanto a las especies residentes, pese a que su composición varió entre las temporadas, se encontraron 38 únicas durante las lluvias (entre las que se destacan *Stelgidopteryx ruficollis* y *Mionectes olivaceus*) y en el periodo seco (con una detección alta de *P. wagleri*) y su riqueza fue igual, con 197 especies en cada temporada.

Estos hallazgos concuerdan con lo reportado por Zambrano-Chávez (2010) en Lima y por Cárdenas & Hurtado (2019) en Cuzco, Perú, quienes no encontraron diferencias significativas en la riqueza y el número de detecciones de aves entre el periodo seco y el de lluvias. Dado que se reconoce ampliamente que factores como la disponibilidad de energía y agua están fuertemente correlacionados con la riqueza de especies (Hawkins, *et al.*, 2003; Currie, *et al.*, 2004; Turner, 2004), nuestro resultado indicaría que en la región la oferta y el acceso a los recursos es constante a lo largo del año.

Conclusiones

A pesar de que la cuenca del río Amoyá en el cañón de Las Herosas constituye una región con alta intervención antrópica y en ella prevalecen especies tolerantes a dichas condiciones, es posible postularla como un área importante para la conservación de la avifauna tolimense, ya que cuenta con una gran riqueza de taxones comparada con otras cuencas del departamento y también acoge a un número relevante de especies endémicas, migratorias y amenazadas.

Además, pese a la alta prevalencia de aves generalistas y su homogeneidad en el área de estudio, nuestros resultados sugieren la existencia de cuatro ensamblajes: la comunidad de tierras bajas (estaciones por debajo de los 1.100 m), la de tierras medias (estaciones

entre los 1.400 y 1.550 m), la de tierras medias-altas (1.935 m) y la de zonas altas (2.095 m), la cual resulta la menos similar (**Figura 4**). Asimismo, a escala temporal la comunidad mostró ligeras variaciones en su riqueza a través del tiempo, lo que podría deberse tanto a las diferencias en el esfuerzo de muestreo como a los procesos relacionados con su dinámica poblacional (migración, colonización, extinción local); sin embargo, es necesario contar con más información para dilucidar la forma en que estos procesos se están llevando a cabo.

Agradecimientos

Al Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima y a Isagen por el suministro de datos (Convenio No. 47/821). Al programa “Jóvenes Investigadores e Innovadores 812-18” del Ministerio de Ciencia por la beca-pasantía otorgada a J. N. Sánchez-Guzmán, de la cual deriva este artículo. A Cristhian Gaitán-García por la ayuda en la recolección de datos y el trabajo de campo.

Información suplementaria

Tabla 1S. Aves registradas en la cuenca del río Amoyá, Cañón de Las Hermosas (Chaparral, Tolima) (EST: estatus; Endémico: E; Casi endémico: CE; Migratorio austral: Ma; Migratorio boreal: Mb; Int: Introducido; LR: Libro rojo de aves de Colombia; CR: En peligro crítico; VU: Vulnerable; LC: Preocupación menor; DD: Datos deficientes; NP: No presenta; C-E: Categorías ecológicas). Lataxonomíasigue a **Remsen *et al.*** (2020). Ver tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1394/3152>

Contribución de los autores

JNSG-SLP: concepción del estudio, metodología, análisis formal, recolección de datos; JNSG-SLP-JCVG: redacción y preparación del manuscrito, revisión crítica y comentarios; SLP: supervisión y administración del proyecto.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses que pueda afectar el contenido de este artículo.

Referencias

- Avendaño, J.E., Bohórquez, C.I., Rosselli, L., Arzuza-Buelvas, D., Estela, F.A., Cuervo, A.M., Stiles, F.G., Renjifo, L.M.** (2017). Lista de chequeo de las aves de Colombia: una síntesis del estado del conocimiento desde Hilty y Brown (1986). *Ornitología Colombiana*. **16**: 1-83.
- Ayerbe-Quiñones, F.** (2018). Guía ilustrada de la avifauna Colombiana. Bogotá D. C., Colombia: Wildlife Conservation Society.
- Blake, J.G. & Loiselle, B.A.** (2000). Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk*. **117** (3): 663-686. Doi: 10.1642/0004-8038(2000)117[0663:dobaae]2.0.co;2
- Burns, K.J., Shultz, A.J., Title, P.O., Mason, N.A., Barker, F.K., Klicka, J., Lanyon, S.M., Lovette, I.J.** (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **75**: 41-77. Doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.006
- Calidris.** (2017). Información actualizada sobre las AICAS reconocidas para el país, con la identificación de la AICAS con potencial para el aviturismo: Informe técnico. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 17 pp.
- Cárdenas, W.N. & Hurtado, L.B.** (2019). Variación de la abundancia y diversidad de aves en el humedal Lucre-Huacarpay, Quispicanchi/Cusco/Perú, durante el periodo de “El Niño” 2015-2016. *Ecología Aplicada*. **18** (2): 111-114. Doi: 10.21704/rea.v18i2.1330
- Clements, J.F., Schulenberg, T.S., Iliff, M.J., Billerman, S.M., Fredericks, T.A., Sullivan, B.L., Wood, C.L.** (2019). The eBird/Clements Checklist of Birds of the World: v2019. Fecha de consulta: mayo de 2019. Disponible en: <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>

- Colwell, R.K.** (2013). Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. <purl.oclc.org/estimates>
- Corporación Autónoma Regional de Risaralda-Carder & Wildlife Conservation Society (WCS)** (2012). Caracterización de fauna (ranas y aves) y flora en seis humedales del departamento de Risaralda: Informe técnico. Pereira, Colombia: Carder. 77 pp.
- Corporación Autónoma Regional del Tolima (Cortolima)** (2004). Plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Prado: Fase II Diagnóstico: Informe técnico. Ibagué, Colombia: Cortolima. 892 pp.
- Corporación Autónoma Regional del Tolima-Cortolima** (2005). Plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Amoyá: Fase II Diagnóstico: Informe técnico. Ibagué, Colombia: Cortolima. 619 pp.
- Corporación Autónoma Regional del Tolima-Cortolima** (2009). Plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Anamichú- Biodiversidad: Informe técnico. Ibagué, Colombia: CORTOLIMA. 758 pp.
- Corporación Autónoma Regional del Tolima-Cortolima** (2014). Plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Gualí. Fase II Diagnóstico- Capítulo III componente biótico: Informe técnico. Ibagué, Colombia: Cortolima. 257 pp.
- Corporación de Cuencas del Tolima-Corcuenas** (2016). Actualización POMCA río Recio y Venadillo- Caracterización de fauna: Informe técnico. Ibagué, Colombia: CORCUENCAS. 117 pp.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E., Turner, J.R.G.** (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*. 7 (12): 1121-1134. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x
- Di Rienzo, J.A., Casanove, F., Bal Zarini, M.G., González, L., Tabla Da, M., Robledo, C.W.** (2020). InfoStat versión 2020, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- EBird.** (2020). Ebird, Aves del Tolima, Colombia. Fecha de consulta: mayo de 2020. Disponible en: <https://ebird.org/region/CO-TOL?yr=all>
- Fitzpatrick, J., Bates, J., Bostwick, K., Caballero, I., Clock, B., Farnsworth, A., Hosner, P., Joseph, L., Langham, G., Lebbin, D., Mobley, J., Robbins, M., Scholes, E., Tello, J., Walther, B., Zimmer, K.** (2004). Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers). En J. del Hoyo, A. Elliot y D. Christie (Eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails (170-463). Barcelona, España: Lynx Ediciones.
- Fleishman, E., Noss, R., Noon, B.R.** (2006). Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators*. 6: 543-553. Doi: 10.1016/j.ecolind.2005.07.005
- Grupo de Investigación en Zoología (GIZ) & ISAGEN.** (2014). Monitoreo de vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, aves y mamíferos) asociados a la central hidroeléctrica del río Amoyá la Esperanza: Informe técnico. Ibagué, Colombia: Universidad Del Tolima. 194 pp.
- Grupo de Investigación en Zoología (GIZ) & ISAGEN.** (2018). Evaluación limnológica del río Amoyá y sus tributarios La Arenosa, La Alcancía y La Virginia; Monitoreo de fauna vertebrada silvestre asociada a la Central Hidroeléctrica río Amoyá- La Esperanza y seguimiento a la colisión de aves en la Línea de Transmisión Amoyá- Tuluni. COMPONENTE II: Monitoreo de fauna vertebrada silvestre asociadas a la central hidroeléctrica río Amoyá. (2013-2018): Informe técnico. Ibagué, Colombia: Universidad Del Tolima. 344 pp.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D.** (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*. 4 (1): 9.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guègan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G.** (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*. 84 (12): 3105-3117. Doi: 10.1890/03-8006
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Rainio, K.** (2004). Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology*. 41 (5): 824-835. Doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00938.x
- Herzog, S.K., Kessler, M., Bach, K.** (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*. 28 (2): 209-222. Doi: 10.1111/j.0906-7590.2005.03935.x
- Hilty, S.L. & Brown, W.L.** (2001). Guía de las aves de Colombia. Edición en español. Cali, Colombia: American Bird Conservation (ABC).

- Holdridge, L.** (1982). *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. 216 p.
- Hurlbert, A.H.** (2004). Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*. **7** (8): 714-720. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00630.x
- Husté, A. & Boulinier, T.** (2007). Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecological Applications*. **17** (1): 168-180. Doi: 10.1890/1051-0761(2007)017[0168:doleat]2.0.co;2
- IDEAM** (2019). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Estación 22060080, corriente Amoyá. Fecha de consulta: 28 de mayo de 2019. Disponible en: <http://dhime.ideam.gov.co/atencionciudadano/>
- Isler, M.L. & Isler P.R.** (1987). *The Tanagers: natural history, distribution and identification*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. 404 p.
- Jaime-Escalante, N.G., Figueroa-Esquivel, E.M., Villaseñor-Gómez, J.F., Jacobo-Sapien, E.A., Puebla-Olivares, F.** (2016). Distribución altitudinal de la riqueza y composición de “ensamblajes” de aves en una zona montañosa al sur de Nayarit, México. *Revista de Biología Tropical*. **64** (4): 1537-1551. Doi: 10.15517/rbt.v64i4.20255
- Jankowski, J.E., Ciecka, A.L., Meyer, N.Y., Rabenold, K.N.** (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*. **78** (2): 315-327. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x
- Jankowski, J.E., Merkord, C.L., Ríos, W.F., Cabrera, K.G., Revilla, N.S., Silman, M.R.** (2013). The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *Journal of Biogeography*. **40** (5): 950-962. Doi: 10.1111/jbi.12041
- Jobin, B., Choinière, L., Bélanger, L.** (2001). Bird use of three types of field margins in relation to intensive agriculture in Québec, Canada. *Agriculture, ecosystems & environment*. **84** (2): 131-143. Doi: 10.1016/S0167-8809(00)00206-1
- Kattan, G.H. & Franco, P.** (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*. **13** (5): 451-458. Doi: 10.1111/j.1466-822X.2004.00117.x
- Kery, M. & Royle, J.A.** (2008). Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *Journal of Applied Ecology*. **45** (2): 589-598. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01441.x
- Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O.Jr.** (1997). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago, USA: University of Chicago Press. 632 p.
- Loaiza-G, C.** (2017). Dinámica temporal y espacial de una comunidad de aves en un gradiente altitudinal de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe. *Caldasia*. **39** (2): 310-325. Doi: 10.15446/caldasia.v39n2.60647
- Loiselle, B.A. & Blake, J.G.** (1994). Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *The Condor*. **96** (2): 368-380. Doi: 10.2307/1369321
- López-Lanús, B., Salaman, P.G., Cowley, T.P., Arango-Caro, S., Rengifo, L. M.** (2000). The threatened birds of the Río Toche, Cordillera Central, Colombia. *Cotinga*. **14**: 17-23.
- Losada-Prado, S., Carvajal-Lozano, A.M., Molina-Martínez, Y.G.** (2005). Listado de especies de aves de la cuenca del río Coello (Tolima, Colombia). *Biota Colombiana*. **6** (1): 101-115.
- Losada-Prado, S. & Molina-Martínez, Y.** (2011). Avifauna del bosque seco tropical en el departamento del Tolima (Colombia): análisis de la comunidad. *Caldasia*. **33** (1): 271-294.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W.** (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*. **42** (3): 594-598. Doi: 10.2307/1932254
- McCain, C.M.** (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*. **18** (3): 346-360. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x
- McCain, C.M. & Grytnes, J.A.** (2010). Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences (eLS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. Doi: 10.1002/9780470015902.a0022548
- Manchado, M. & Peña, G.** (2000). Estructura numérica de la comunidad de aves del orden Passeriformes en dos bosques con diferentes grados de intervención antrópica en los corregimientos de Salero y San Francisco de Icho. (Tesis de Pregrado). Chocó: Universidad Tecnológica del Chocó, Facultad de Ciencias Básicas. 55 pp.
- Martínez, O. & Rechberger, J.** (2007). Características de la avifauna en un gradiente altitudinal de un bosque nublado andino en La Paz, Bolivia. *Revista Peruana de Biología*. **14** (2): 225-236. Doi: 10.15381/rpb.v14i2.1745

- Molina-Martínez, Y.G.** (2014). Birds of the Totare River Basin, Colombia. *Check List*. **10** (2): 269-286. Doi: 10.15560/10.2.269
- Molina-Martínez, Y.G.** (2015). Evaluación rápida de las aves de la parte baja de la cuenca del río Anamichú, municipio de Río Blanco-Tolima. *Tumbaga*. **2** (10): 72-93.
- Moreno, C.E.** (2001). Manual de métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza, España: M&T-Manuales y Tesis SEA.
- Moreno-Palacios, M. & Losada-Prado, S.** (2016). Avifauna del complejo de páramos Chilí-Barragán (Tolima, Colombia). *Biota Colombiana*. **17** (Supl 2-Páramos): 114-133. Doi: 10.21068/C2016v17s02a07
- Müller, J., Stadler, J., Brandl, R.** (2010). Composition versus physiognomy of vegetation as predictors of bird assemblages: The role of lidar. *Remote Sensing of Environment*. **114** (3): 490-495. Doi: 10.1016/j.rse.2009.10.006
- Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Boulonier, T., Cam, E.** (2006). Intra-guild compensation regulates species richness in desert rodents: comment. *Ecology*. **87**: 2118-2121. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2118:icrsrj]2.0.co;2
- Ocampo-Peñuela, N.** (2010). El fenómeno de la migración en aves: una mirada desde la Orinoquia. *Orinoquia*. **14** (2): 188-200. ISSN-e 0121-3709.
- Ohlson, J., Fjeldså, J., Ericson, P.G.** (2008). Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta*. **37** (3): 315-335. Doi: 10.1111/j.1463-6409.2008.00325.x
- Rahbek, C.** (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*. **149** (5): 875-902. Doi: 10.1086/286028
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., De Sante, D.F., Milá, B.** (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Albany, USA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Ralph, C.J., Widdowson, M., Widdowson, B., O'donnell, B., Frey, R.I.** (2008). Tortuguero bird monitoring station protocol for the Tortuguero integrated bird monitoring program: Informe técnico. Arcata, USA: U.S. Forest Service, Redwood Sciences Laboratory.
- Ramírez-Albores, J.E.** (2010). Diversidad de aves de hábitats naturales y modificados en un paisaje de la Depresión Central de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*. **58** (1): 511-528. Doi: 10.15517/rbt.v58i1.5225
- Remsen, J.V., Areta, J.I., Cadena, C.D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J.F., Pérez-Emán, J., Robbins, M.B., Stiles, F.G., Stotz, D.F., Zimmer, K.J.** Versión 09 de marzo de 2020. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists Union. Obtenido de South American Classification Committee, American Ornithological Society. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Renjifo, L.M., Gómez, M.F., Velásquez-Tibatá, J., Amaya-Villarreal, A.M., Kattan, G.H., Amaya-Espinel, J.D., Burbano-Girón, J.** (2014). Libro rojo de las aves de Colombia Volumen 1: bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Bogotá D. C., Colombia: Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto von Humboldt.
- Ricklefs, R.E.** (2012). Naturalists, Natural History, and the Nature of Biological Diversity. *The American Naturalist*. **179** (4): 423-435. Doi: 10.1086/664622
- Ríos, M.O., García, H., Renjifo-Mosquera, J.T.** (2007). Inventario de aves Passeriformes en áreas de expansión urbana en el municipio de Quibdó, Chocó, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*. **26**: 79-89. ISSN-e 1657-349.
- Roda, J., Franco, A.M., Baptieste, M.P., Munera, C., Gómez-Cely, M.** (2003). Manual de identificación CITES de aves de Colombia. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Romero, M., Cabrera, E., Ortiz, N.** (2008). Informe sobre el estado de la biodiversidad en Colombia 2006-2007: Informe técnico. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación Alexander von Humboldt. 181 pp.
- Salaman, P., Donegan, T., Caro, D.** (2007). Listado de avifauna colombiana. *Conservación Colombiana*. **5**: 1-85.
- 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 Yucatán, México. *Tropical Ecology*. **57**: 313-332. Doi: 10.1023/A:1008805230673

- Schneider, N.A., Low, M., Arlt, D., Pärt, T.** (2012). Contrast in edge vegetation structure modifies the predation risk of natural ground nests in an agricultural landscape. *Plos One*. **7** (2): 1-6. Doi: 10.1371/journal.pone.0031517
- Stiles, F.G. & Bohórquez C.I.** (2000). Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la Serranía de las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia*. **22** (1): 61-92.
- Suárez-Sanabria, N. & Cadena, C.D.** (2014). Diversidad y estructura de la avifauna del Valle de Lagunillas, Parque Nacional Natural El Cocuy, Colombia. *Ornitología Colombiana*. **14**: 48-61.
- Tabilo-Valdivieso, E.** (2006). Avifauna del humedal Tambo-Puquios. *Geoecológica de los Andes desérticos*. En J. Cepeda, F. Squeo, A. Cortés, J. Oyarzun y H. Zavala (Eds.). Humedal Tambo-Puquios en la Alta Montaña del Valle del Equil (355-379). La Serena, Chile: Ediciones Universidad de la Serena.
- Terborgh, J.** (1971). Distribution on elevational gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology*. **52** (1): 23-40. Doi: 10.2307/1934735
- Terborgh, J.** (1977). Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*. **58** (5): 1007-1019. Doi: 10.2307/1936921
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F.** (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. **31** (1): 79-92. Doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Traylor, M.A.** (1977). A classification of the Tyrant Flycatchers (Tyrannidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. **148**: 129-184. Doi: 10.5962/bhl.part.2949
- Turner, J.R.G.** (2004). Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology*. **5** (5): 435-448. Doi: 10.1016/j.baae.2004.08.004
- Universidad Católica de Oriente.** (2013). Muestreo y seguimiento de la diversidad biológica del Río Amoyá: Informe técnico. Río Negro, Colombia: Universidad Católica de Oriente. 194 pp.
- Vílchez, S., Harvey, C., Sánchez-Merlo, D., Medina, A., Hernández, B., Taylor, R.** (2008). Diversidad y composición de aves en un agropaisaje de Nicaragua. En C. Harvey y J. Sáenz (Eds.) (547-576). *Evaluación y conservación de Biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña A.M.** (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Bogotá D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Wiens, J.A.** (1992). *The Ecology of Bird Communities*. Volume 1 (Foundations and Patterns). Cambridge, Great Britain: Cambridge University Press. 560 p.
- Zambrano-Chávez, S.A.** (2010). Distribución y abundancia de las aves del Bosque de Zárate, 2004–2005. (Tesis de Pregrado). Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas. 167 pp.