

## Variación de la diversidad taxonómica y funcional de la avifauna en un bosque seco tropical (bs-T) en diferentes estados de sucesión en el sur del Valle del Magdalena, Huila, Colombia

Variation of the taxonomic and functional avian diversity in a dry tropical forest (DTF) at different successional stages in the south of Magdalena Valley, Huila, Colombia

NÉSTOR ESPEJO\*, NATHALIE MORALES

Fundación Natura. Carrera 21 No. 39-43. Bogotá, Colombia. pozoyiddi@gmail.com\*, nathaliemoraless@gmail.com

\*Autor para correspondencia.

### RESUMEN

El Bosque Seco Tropical es uno de los ecosistemas más amenazados en Colombia y aún se desconocen diferentes aspectos sobre su avifauna y ecología, especialmente en el sur del Valle del Magdalena en Colombia. En este estudio se evaluaron las variaciones en la diversidad taxonómica y funcional en un ensamblaje de aves en un área con diferentes estados sucesionales en un bosque seco en el sur del valle del río Magdalena. Para la caracterización de la avifauna se llevaron a cabo puntos de conteos de radio fijo y para la complejidad de hábitat se cuantificaron variables estructurales de la vegetación en cada estado sucesional, se realizó un análisis de componentes principales, donde se utilizó el primer componente principal como una medida de la complejidad de hábitat. Los resultados muestran que la diversidad taxonómica medida como riqueza basada en el número efectivo de especies, y la diversidad funcional evaluada mediante el índice de riqueza funcional del ensamblaje se correlacionan significativamente con la complejidad del hábitat, aumentando en estados sucesionales más complejos. Esta tendencia fue positiva para frugívoros e insectívoros, y negativa para los granívoros, por lo que el estado sucesional y la complejidad de hábitat pueden estar jugando un papel clave en la estructuración de las comunidades de avifauna. Estos resultados contribuyen al conocimiento de la avifauna y su relación ecológica con el bosque seco en el sur del valle geográfico del río Magdalena.

**Palabras clave.** Avifauna, complejidad del hábitat, diversidad funcional, sucesión.

### ABSTRACT

The Dry Tropical Forest is one of the most threatened ecosystems in Colombia and there are aspects about their avifauna and ecology still unknown, specially in the south of the Magdalena river. This study evaluated the changes of the taxonomic and functional diversity of a bird assemblage in an area at different successional stages, in a dry tropical forest in the south of Magdalena valley. For the characterization of the avifauna, fixed-radius counting points were carried out and, for the complexity of the habitat, structural variables of the vegetation were quantified in each successional state, a principal component analysis was conducted, where the first principal component was used as a measure of habitat complexity. The results show that the taxonomic diversity measured as richness based on the effective number of species, and the functional diversity evaluated by the functional richness index of the assemblage were significantly correlated with habitat complexity increasing

**Citación:** Espejo N, Morales N. 2019. Variación de la diversidad taxonómica y funcional de la avifauna en un bosque seco tropical (bs-T) en diferentes estados de sucesión en el sur del Valle del Magdalena, Huila, Colombia. *Caldasia* 41(1):108-123. doi:10.15446/caldasia.v41n1.71272.

**Recibido:** 1/abr/2018 **Aceptado:** 24/oct/2018

in more complex successional stages. Those patterns remained at the bird- functional group level, with positive and significant correlations in frugivorous and insectivorous, and negative for the granivores group, so that the successional status and habitat complexity may be playing a key role in the structuring of avifauna communities. These findings contributed to the avian knowledge and their ecological relation with the dry forest in the south of the Magdalena valley.

**Key words.** Avifauna, functional diversity, habitat complexity, succession.

## INTRODUCCIÓN

El Bosque Seco Tropical (bs-T) es considerado como uno de los ecosistemas terrestres más amenazados a nivel mundial debido a las elevadas tasas de deforestación y fragmentación, especialmente para la conversión a tierras agrícolas y pastizales ([Miles et al. 2006](#), [Quesada et al. 2009](#), [Dirzo et al. 2011](#), [Dryflor et al. 2016](#)). Este ecosistema presenta por tanto importantes retos para su conservación, debido a su rareza, baja representatividad en áreas protegidas y vulnerabilidad en escenarios de cambio climático ([García-Millán et al. 2014](#)). Sin embargo, es uno de los ecosistemas menos estudiados, especialmente en comparación con otros ecosistemas tropicales ([Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010](#)) y es poco el conocimiento acerca de su dinámica y composición, primordialmente en el caso de la fauna ([Nassar et al. 2014](#)).

En Colombia actualmente persiste menos del 8 % de la distribución original del bs-T que en su mayoría corresponde a relictos de bosque en estados sucesionales tempranos ([Pizano y García 2014](#)) y tan sólo el 5 % está representado en el sistema nacional de áreas protegidas (SINAP) ([Etter et al. 2018](#)). Este ecosistema también ha sido poco estudiado en el país, aunque recientemente se ha incrementado el número de investigaciones en aves en diferentes regiones ([Naranjo 1992](#), [Andrade y Mejía 1998](#), [Rojas y Piragua 2000](#), [Ayerbe-Quiñonez y López-O 2011](#), [Collazos-González y Echeverry-Galvis 2017](#), [Avendaño et al. 2018](#)). Para el valle del río Magdalena los estudios

se han centrado en su zona alta y media ([Losada-Prado et al. 2005](#), [Losada-Prado y Molina-Martínez 2011](#), [Gómez y Robinson 2014](#)). Mientras la zona sur no cuenta con información actualizada, encontrándose únicamente inventarios aislados ([Gómez y Robinson 2014](#)).

En cuanto a la sucesión secundaria, ésta se entiende como un cambio direccional y gradual en la composición, estructura y función de las comunidades en respuesta a un disturbio a gran escala ( $> 1$  ha) ([Chazdon 2008](#)). Para el caso de los bs-T casi la totalidad de disturbios son de origen antrópico lo que resulta en un mosaico de bosque en diferentes estados sucesionales ([Vieira y Scariot 2006](#), [González-M et al. 2018](#)). La mayoría de estudios sobre el tema en el Neotrópico no han tenido en cuenta otros factores ecológicos como la complejidad de hábitat y cambios en la función que provee la fauna asociada ([Almazán-Núñez et al. 2015](#), [Sayer et al. 2017](#)). En este sentido, la ecología funcional permite evaluar la función de las diferentes especies dentro del ecosistema para ayudar a determinar su respuesta a los cambios en su ambiente y predecir las consecuencias de la pérdida de la biodiversidad a mediano y largo plazo ([Tilman et al. 1997](#), [Cadotte et al. 2011](#), [Luck et al. 2012](#)).

Para evaluar la diversidad funcional se utilizan características fisiológicas, morfométricas o de historia de vida asociadas a las funciones ecológicas y el desempeño de las especies, ellas son conocidas como rasgos funcionales ([Díaz y Cabido 2001](#)),

los cuales pueden tomar diferentes valores dependiendo de las variaciones espaciales, temporales o ambientales a lo largo de un gradiente (Violle *et al.* 2007).

En definitiva, resulta necesario evaluar la relación que presenta la diversidad funcional con los diferentes estados sucesionales de la vegetación, ya que no se conoce la capacidad de recuperación de las comunidades y su papel en los procesos de sucesión secundaria, los cuales son mediados por las funciones que brindan al ecosistema (Sekercioglu 2006, 2012, Gómez y Robinson 2014). En el presente trabajo se analizan los patrones de diversidad taxonómica (DT) y funcional (DF) de la avifauna del bs-T del sur del Huila, departamento de Colombia, en diferentes estados de sucesión vegetal. Se espera que la diversidad taxonómica y funcional sea mayor en estados sucesionales más avanzados y presente una relación directa con la complejidad estructural del hábitat a escala de comunidad, observándose variaciones diferenciables de acuerdo con los grupos funcionales categóricos escogidos (*sensu* Sekercioglu 2006).

## MATERIALES Y MÉTODOS

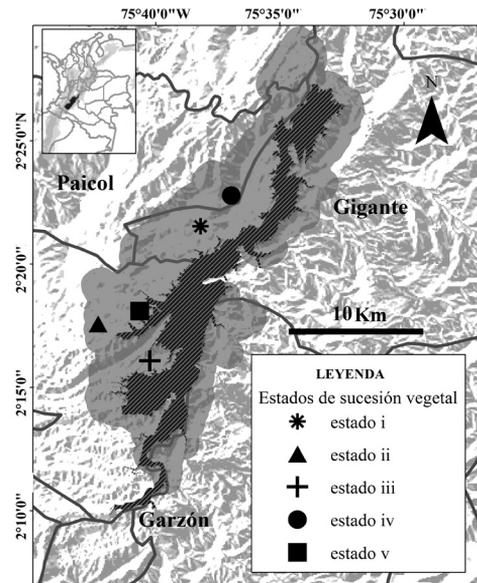
### Área de estudio

El estudio se realizó en el sur del departamento del Huila, Colombia, en el área de compensación ambiental y restauración ecológica de la Central Hidroeléctrica el Quimbo, que comprende 11 079 hectáreas ubicadas entre los municipios de El Agrado, Gigante, Garzón y Paicol (Fig.1). El área se sitúa entre los 720 y 1400 m de altitud, presenta una temperatura media anual de 25 °C y dos temporadas de lluvias en el año, una en los meses de octubre-noviembre y la otra en marzo-abril y una temporada seca muy marcada entre junio y agosto. Las precipitaciones anuales oscilan entre los 800 y 1400 mm (IDEAM, estación 21045010 Betulia) y el ecosistema corresponde a la zona de vida de

bosque seco tropical (bs-T) (Holdridge 1967), inmerso en un mosaico de coberturas vegetales en diferentes estadios de sucesión secundaria (García *et al.* 2014).

### Definición de estados sucesionales

Para determinar los estados sucesionales en el área de estudio se empleó el enfoque de cronosecuencia, este método utiliza sitios con diferentes edades de sucesión para examinar cambios en la composición, estructura y función (Chazdon 2008). Aunque este método es el más usado para estudiar la sucesión secundaria y se recomienda su aplicación en el bs-T (Quesada *et al.* 2009, García-Millán *et al.* 2014), se le critica porque concibe la sucesión secundaria como un proceso altamente determinístico y lineal, que no incorpora elementos estocásticos e



**Figura 1.** Localización de los sitios de muestreo para la caracterización de avifauna y sus hábitats en los bs-T del sur del valle del Magdalena, Huila, Colombia, Central Hidroeléctrica el Quimbo: embalse (en achurado negro) y área de compensación ambiental y restauración ecológica (gris oscuro). Los estados sucesionales se indican con números romanos del i al v.

idiosincráticos (Norden *et al.* 2015). Para abordar estas críticas se consideraron para el estudio localidades con tipos de topografía y suelos similares. Además, la historia de uso del suelo (pastoreo y ganadería) y edades de abandono de actividades productivas (post-disturbio) fueron evaluadas con entrevistas con los pobladores locales. Este enfoque ha sido replicado recientemente en otros bs-T, permitiendo observar cambios estructurales y fisionómicos asociados al estado sucesional (González-M *et al.* 2018). A continuación, se presenta una descripción breve de los estados sucesionales caracterizados:

i.) Estados sucesionales tempranos dominados por pastos (58 ha): es el estado sucesional más disturbado, compuesto por matriz de pastos exóticos y nativos en diferentes estados iniciales de sucesión de menos de dos años debido a la ganadería. Sin elementos arbustivos y arbóreos, con baja diversidad y estructura, dominado por gramíneas de las especies *Brachiaria decumbens* Stapf, *Rhynchospora nervosa* Vahl, y *Andropogon bicornis* L, entre otras.

ii.) Estados sucesionales tempranos dominados por herbazales abiertos (60 ha): presenta abundantes gramíneas y herbáceas como *Digitaria* cf. *horizontalis* Will, *Hyparrhenia rufa* Nees y *A. bicornis* y en menor medida cactáceas de bajo porte. Con elementos arbustivos de bajo porte tales como *Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Croton glabellus* L y *Guazuma ulmifolia* Lam, debido a un mayor tiempo de abandono (tres a cinco años).

iii.) Estados sucesionales intermedios de herbazales cerrados (20,4 ha): se considera más avanzado debido a un mayor tiempo de abandono, entre cinco y ocho años, y menor intensidad de uso del suelo. La composición de especies es similar a los estados anteriores, con parches de gramíneas de menor extensión y elementos arbustivos dispersos de *G. ulmifolia*, *A. farnesiana*, *Chloroleucon*

*mangense* Jacq., *Machaerium capote* Dugand y *Pseudosamanea guachapele* (Kunth) Harms.

iv.) Estados sucesionales intermedios de arbustales (33,9 ha): Presenta un tiempo de sucesión mayor, entre diez y veinte años, con mayor estructura vertical y menor cobertura herbácea, con elementos arbustivos y algunos arbóreos propios de formaciones secas como *Casearia corymbosa* Kunth, *G. ulmifolia*, *M. capote*, *Croton hibiscifolius* Kunth ex Spreng, *Guapira pubescens* Kunth. Aunque aún persisten especies asociadas a zonas con alta perturbación y estados sucesionales tempranos (e.g. *A. farnesiana*), son estados importantes para acelerar la sucesión debido a la presencia de especies vegetales dispersadas por animales y de rápido crecimiento que facilitan el reclutamiento de otras especies leñosas (Quesada *et al.* 2009).

v.) Estados sucesionales tardíos de bosques (30,5 ha): es el estado sucesional más avanzado que se encuentra en el área. Presenta mayores valores de riqueza, diversidad y una estructura vertical y horizontal más compleja. Con presencia de palmas como *Attalea butyracea* (Mutis ex L.f.) Wess.Boer y árboles típicos de bosque seco como *Anacardium excelsus* (Bertero ex Kunth), *Spondias mombin* L., *M. capote*, *Maclura tinctoria* y *Bursera simaruba* (L.) Sarg, además de un sotobosque consolidado. Al igual que en muchas localidades del alto Magdalena, los bs-T del área presentan menores valores de riqueza y área basal y no hay muchas especies de maderas finas como *Nectandra turbacensis* (Kunth) Nees y *Prunus integrifolia* (C. Presl) Walp, las cuales fueron extraídas y aprovechadas hace más de 70 años.

### Caracterización de la avifauna

Se establecieron un total de 39 puntos de conteo de radio fijo, ocho para cada estado

sucesional evaluado, excepto para el estado iii en el que se establecieron siete puntos debido a particularidades topográficas y una menor área disponible. Los puntos se establecieron de 30m de radio con una distancia mínima de separación de 150 m donde se registraron las aves escuchadas y observadas durante 5 minutos por punto (Ralph *et al.* 1996). Se utilizaron binoculares 8x42 y una grabadora digital (Sony ICD-PX720) para registros auditivos. Para la identificación visual se usó la guía especializada de Restall *et al.* (2007). Para los registros auditivos se compararon las grabaciones con la biblioteca sonora en línea Xeno-canto (c2018). Estos puntos fueron visitados en cuatro salidas de campo trimestrales entre julio de 2015 y marzo de 2016. En cada salida se dispuso de dos días para el conteo en cada estado sucesional, realizándose dos repeticiones por día, una durante las primeras horas de la mañana (05:20-6:00) hasta las 10:00, y otra en la tarde entre las 16:00 y las 18:00. El número máximo de individuos de una especie registrado en todas las repeticiones de un punto de conteo se tomó como la estimación de los individuos en este punto en particular (Gómez y Robinson 2014). La clasificación de especies, familias y ordenes siguió la propuesta de Remsen *et al.* c2018. Para los endemismos se siguió a Chaparro-Herrera *et al.* (2013) y para las categorías de especies migratorias a Naranjo *et al.* (2012).

### Caracterización del hábitat

En enero de 2016 se cuantificaron variables estructurales del hábitat mediante transectos de vegetación de 100 x 5 m ubicados en cada punto de observación empleado para la caracterización de la avifauna. Los transectos se dividieron en cuatro secciones de 20 m (0–20 m, 20–40 m, 40–60 m y 80–100 m), donde se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la abundancia y riqueza de plantas leñosas con un DAP > 5cm, área basal, altura estimada de la vegetación, porcentaje de la cobertura

herbácea y porcentaje de cobertura de dosel, estas últimas dos variables fueron estimadas con la aplicación móvil Canopeo (Patrignani y Ochsner 2015).

Todas las variables recolectadas en los transectos de vegetación (n=6) fueron transformadas a logaritmo (x +1) y estandarizadas a una media cero y desviación estándar uno. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) donde el primer componente principal (CP1) fue redimensionado a una escala entre cero y uno, el cual se utilizó como una medida de la complejidad de hábitat (CH), donde los valores cercanos a uno indican una mayor complejidad. La CH resume bien los cambios en estructura y riqueza del hábitat de la sucesión secundaria (Raman *et al.* 1998), y se ha documentado su relación directa con la diversidad de la avifauna en comunidades tropicales (Robinson y Terborg 1997, Díaz *et al.* 2005, Matlock y Edwards 2006, Meynard y Quinn 2008, Almazán-Núñez *et al.* 2015, Casas *et al.* 2016).

### Análisis de datos

Se estimó la abundancia y riqueza con el estimador de riqueza propuesto por Chao y Jost (2012), que permite evaluar la completitud del muestreo basado en las especies con una y dos muestras, relacionadas con el número total de individuos. Para comparar la diversidad alfa y evaluar la representatividad de muestreo entre los diferentes estados sucesionales, se utilizaron curvas de rarefacción basadas en el número de individuos y la interpolación/extrapolación de los números de Hill  $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_2$  (número efectivo de especies) (Chao *et al.* 2014). Cuando  $q = 0$  la diversidad de especies ( $qD$ ) es equivalente a la riqueza específica y no es sensible a la abundancia. Cuando  $q = 1$ , corresponde al valor exponencial del índice de Shannon que representa a las especies comunes en el muestreo. Cuando  $q = 2$ , equivale al inverso

del índice de Simpson el cual representa a las especies dominantes y que contribuyen proporcionalmente más a la diversidad (Chao *et al.* 2014).

También se evaluaron los patrones de composición y recambio comunitario de las aves con un escalamiento métrico no dimensional (NMDS por sus siglas en inglés) a partir de una matriz de similitud de abundancia de Bray-Curtis, se exploró si la composición variaba entre los estados de sucesión y si estaba relacionada con la complejidad de hábitat. Las variaciones observadas en el NMDS se confirmaron *a posteriori* con un análisis de similitud (ANOSIM) de una vía (Clarke y Ainsworth 1993). Para cuantificar la diversidad funcional (DF), se seleccionaron los siguientes rasgos funcionales: masa corporal (g), plasticidad de dieta, plasticidad de hábitat y estrato de forrajeo, estos rasgos están relacionados con las funciones ecosistémicas de las especies, responden a cambios ambientales, son fáciles de medir o se encuentran disponibles en información secundaria (Luck *et al.* 2012). La masa es un rasgo relacionado con la tasa metabólica y la contribución de las especies a diferentes funciones en los ecosistemas (López-O *et al.* 2015). La plasticidad de dieta, plasticidad de hábitat y estrato de forrajeo son rasgos de historia de vida que influyen aspectos relacionados con el comportamiento de forrajeo y flujo de materia y energía en los ecosistemas (Luck *et al.* 2013). La masa corporal fue obtenida de Dunning (2008), y tanto la plasticidad de dieta como el estrato de forrajeo fueron tomados de Wilman *et al.* (2014). Estos rasgos categóricos fueron transformados a una escala continua (Luck *et al.* 2012, 2013). La plasticidad de dieta se calculó sumando la frecuencia de consumo de los principales ítems alimentarios como frutos, insectos, vertebrados y néctar, dividida entre el número total de ítems consumidos. Para calcular el estrato de forrajeo se utilizó el porcentaje de preferencia de las aves en cada categoría de forrajeo sobre el total de estratos disponibles. La plasticidad de hábitat se calculó igual que la de dieta, sumando la

frecuencia de ocurrencia de cada especie en todos los estados sucesionales (Luck *et al.* 2013). A partir de estos rasgos se calculó la riqueza funcional (FRic) que evalúa la dispersión de las especies en el espacio del rasgo (Violle *et al.* 2007, Mouchet *et al.* 2010), y se utilizaron las abundancias de las especies como el valor de ponderación para todo el ensamblaje.

Adicionalmente, las métricas de DF fueron calculadas a escala de grupo funcional. Un grupo funcional es un conjunto de organismos con atributos funcionales similares, que presentan respuestas o efectos similares a factores o procesos de los ecosistemas. Para el estudio se tomaron grupos funcionales categóricos basados en la dieta que son equivalentes a las principales funciones ecosistémicas (Blondel 2003, Sekercioglu *et al.* 2004, Sekercioglu 2006, 2012) definiéndose seis grupos funcionales *a priori*: Grupos relacionados con dispersión de semillas y reclutamiento: 1) frugívoros y 2) granívoros; grupos relacionados con control de poblaciones de vertebrados o invertebrados: 3) insectívoros, 4) carnívoros y 5) omnívoros; y grupos relacionados con la polinización: 6) nectarívoros.

Se exploró la relación entre la CH y la diversidad taxonómica (DT) y con la diversidad funcional (DF) mediante correlaciones de Pearson. Para la DT se correlacionaron los valores de los números de Hill y el primer eje del NMDS (recambio y composición), mientras que para la DF se correlacionó con el índice FRic tanto para todo el ensamblaje como para los grupos funcionales. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el lenguaje estadístico R (R Core Team c2018), utilizando los paquetes iNEXT (Hsieh *et al.* 2016) y Vegan (Oksanen *et al.* c2018) para la DT y el paquete FD para calcular FRic (Laliberté *et al.* c2018).

## RESULTADOS

Se registraron 127 especies de aves pertenecientes a trece órdenes y 34 familias.

Tyrannidae (atrapamoscas) fue la familia más rica con 27 especies, seguida de las tángaras y afines (Thraupidae) con 19 especies; otras familias como Trochilidae (colibríes) y Columbidae (palomas y torcazas) presentaron siete especies cada una, y para las reinitas (Parulidae) se registraron seis especies (Material suplementario – Anexo 1). Entre las especies registradas, se encontraron once migratorias transfronterizas, diez provenientes de Norteamérica (MB) y una del sur de Sudamérica (MA) (Naranjo *et al.* 2012). Además, se registraron tres especies endémicas (E), que corresponden a la Guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana* Hellmayr, 1906), la Eufonía frentinegra (*Euphonia concinna* Sclater, 1855) y el Atrapamoscas apical (*Myiarchus apicalis* Sclater & Salvin, 1881), siete especies casi endémicas (CE) y una especie de interés (I) (Chaparro-Herrera *et al.* 2013) (Material suplementario – Anexo 1).

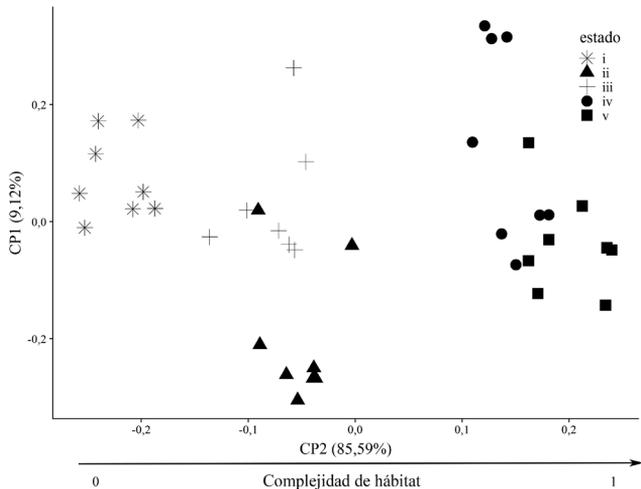
**Complejidad de hábitat en los diferentes estados sucesionales**

El primer componente principal (CP1) agrupó el 85,59 % de la variación en la complejidad estructural (CH) de las variables de vegetación caracterizadas.

Éste se correlacionó positivamente con la riqueza de plantas leñosas ( $r = 0,62, P = 0,01$ ), cobertura de dosel ( $r = 0,91, P = 0,001$ ), DAP ( $r = 0,92, P < 0,001$ ), altura de la vegetación ( $r = 0,89, P = 0,004$ ) y área basal ( $r = 0,74, P = 0,001$ ), y negativamente con la cobertura herbácea ( $r = -0,61, P = 0,02$ ) (Material suplementario – Anexo 2). Observándose un gradiente marcado en donde estados sucesionales más tempranos presentan un menor valor de CH, con un incremento en los estados intermedios y alta superposición de la complejidad estructural entre los estados ii y iii (Fig. 2 y Material suplementario – Anexo 2).

**Patrones de diversidad taxonómica en los diferentes estados sucesionales**

La curva de rarefacción de especies basada en abundancia se acercó a la asíntota para todos los estados de sucesión con una representatividad de muestreo superior al 80 % (estado i 91 %, ii 84 %, iii 80 %, iv 85 %, v 84 %) (Fig. 3). Respecto a la diversidad taxonómica, se observa que aumenta progresivamente para todos los números de Hill ( $q_0, q_1, q_2$ ), alcanzando valores máximos en el estado v, con excepción del estado ii correspondiente a



**Figura 2.** Análisis de componentes principales (ACP) de la complejidad estructural del hábitat (CH) en los diferentes estados sucesionales evaluados; se aprecia el gradiente de complejidad de hábitat de izquierda a derecha a partir el componente principal 1 (CP1) que explica el 85,59 % de la variabilidad.

herbazales abiertos (Fig. 3). El NMDS con distancia Bray-Curtis produjo una solución con un estrés de 0,19, indicando una buena representación de los datos para evaluar diferencias en la composición y recambio de la avifauna (Fig. 4 y Material suplementario – Anexo 3). De esta manera, se observan grupos diferenciados según la CH y el estado sucesional, con mayor solapamiento de la composición de las comunidades entre los estados intermedios (ii, iii y iv), mientras que los estados sucesionales más tempranos (i) y tardíos (v) fueron disímiles en cuanto a su composición. Al evaluar estas tendencias por medio de un ANOSIM, se confirma que hay un efecto de la complejidad de hábitat y el estado sucesional en la composición de las comunidades de aves ( $R = 0,70, P < 0,01$ ).

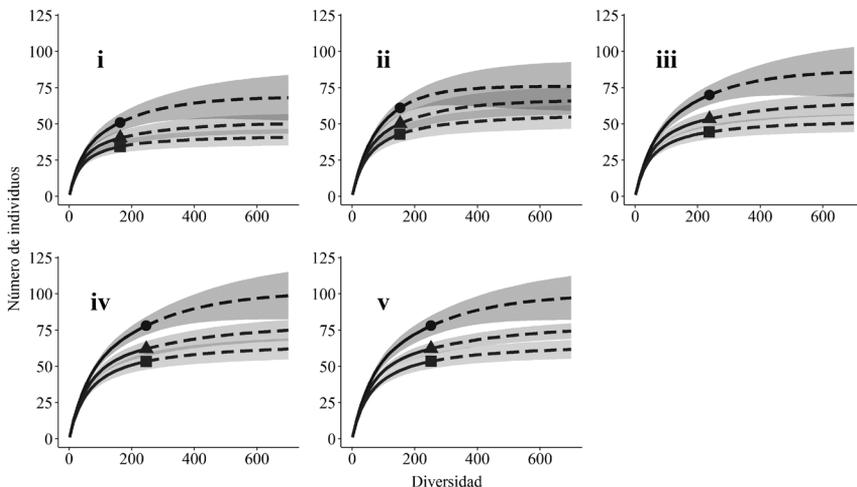
### Relación entre la complejidad de hábitat (CH) y la diversidad taxonómica (DT) y funcional (DF)

Se observó una correlación positiva con el número de Hill de orden q0 (riqueza específica) ( $R = 0,68, P < 0,01$ ) y los

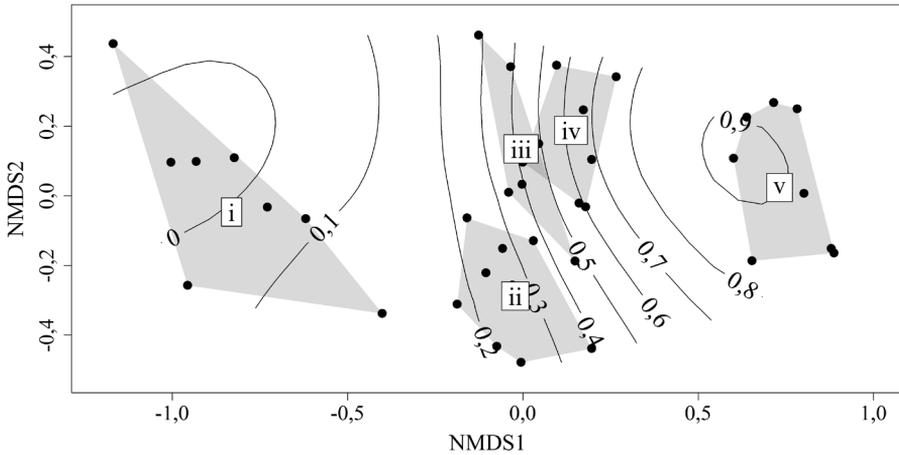
patrones recambio de especies (eje 1 del NMDS) ( $r = 0,86, P < 0,01$ ) (Fig. 5). Para la DF se observó el mismo patrón con una correlación positiva de FRic con CH ( $r = 0,70, P < 0,01$ ) (Fig. 5). A nivel de grupos funcionales, se encontró una correlación positiva entre la DT (q0) y CH para frugívoros ( $r = 0,84, P < 0,01$ ), insectívoros ( $r = 0,60, P < 0,01$ ), nectarívoros ( $r = 0,5, P = 0,02$ ) y omnívoros/carnívoros ( $r = 0,61, P < 0,05$ ). Los granívoros presentaron una correlación negativa ( $r = -0,71, P < 0,05$ ) disminuyendo significativamente su número de especies a mayor valor de CH. Mientras en el caso de la DF y CH, se observó una correlación positiva únicamente en frugívoros ( $r = 0,56, P < 0,01$ ) y en menor medida en insectívoros ( $r = 0,34, P = 0,03$ ).

### DISCUSIÓN

En el bosque seco tropical situado en el área sur del valle del Magdalena se registraron un total de 127 especies de aves, estudios en otros bs-T en el centro y norte del valle del



**Figura 3.** Curvas de rarefacción basadas en el número de individuos para cada estado de sucesión evaluado en el bosque seco tropical (bs-T) del sur del valle del Magdalena. La parte punteada de cada curva representa la extrapolación (diversidad esperada) con el estimador Chao1 y la parte continua la interpolación (diversidad observada). Círculos representan el número de Hill del orden q0, los triángulos del orden q1 y los cuadrados del orden q2. Las áreas sombreadas representan intervalos al 95 % basados en remuestros de bootstrap. Los estados sucesionales se indican con números romanos i a v.

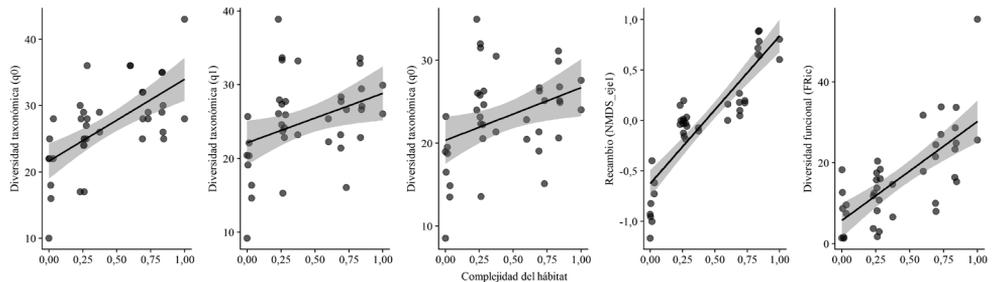


**Figura 4.** Análisis de escalamiento métrico (NMDS) basado en distancia de similitud de Bray-Curtis, los ejes representan distancias arbitrarias con el fin de evaluar el solapamiento y diferencias de las comunidades de aves. Cada punto corresponde a sitios de muestreo en cada estado de sucesión y las curvas son una superficie ajustada representando la complejidad de hábitat que aumenta de izquierda a derecha (0 a 1). Los estados sucesionales están rodeados por un polígono mínimo convexo y se indican con números romanos i a v.

Magdalena, registraron hasta 297 especies en 37 localidades del Tolima (Losada-Prado y Molina-Martínez 2011), y 145 especies en seis localidades de Cundinamarca, Tolima y norte del Huila (Gómez y Robinson 2014). Para otras regiones en Colombia con remanentes de bs-T se reportan entre 91 y 212 especies (Ayerbe-Quiñonez y López-O 2011, Collazos-González y Echeverry-Galvis 2017).

Respecto a la complejidad de hábitat (CH), se observó un gradiente que corresponde a los estados sucesionales evaluados (Raman

et al. 1998). Se observó que las variables de riqueza de plantas leñosas, área basal, estructura vertical y cobertura del dosel conllevan al aumento de la CH y están típicamente relacionadas con una mayor edad de sucesión (Guariguata y Ostertag 2001, Quesada et al. 2009, González-M et al. 2018). Esta complejidad florística y estructural se relaciona con los patrones de DT y DF, ya que puede existir una mayor disponibilidad de microhábitats y recursos tróficos para las especies de aves, las cuales pueden explotar un mayor número de nichos y en consecuencia diversificarse en estos hábitats



**Figura 5.** Relación entre la diversidad taxonómica y funcional de la avifauna con la complejidad de hábitat a nivel de toda la comunidad. Las áreas sombreadas corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

más complejos (Robinson y Terborg 1997, Raman *et al.* 1998, Blake y Loiselle 2001). Los estados sucesionales con mayor CH y edad, aumentan gradualmente tanto en número de especies como en diversidad, en consecuencia, pueden albergar comunidades más disímiles en relación con estados sucesionales más tempranos. Esto permite suponer que la riqueza y diversidad dependen del recambio de especies en el tiempo, observándose una acumulación gradual de especies y variaciones en la composición de las comunidades (Blake y Loiselle 2001). Este aumento en la riqueza, diversidad y recambio de especies en estados sucesionales más avanzados ha sido ampliamente documentado en bosques tropicales (Robinson y Terborgh 1997, Raman *et al.* 1998, Maldonado-Coelho y Marini 2000, Díaz *et al.* 2005). El presente estudio es uno de los primeros que evidencia este fenómeno para bs-T, lo cual sucede además en localidades relativamente cercanas entre sí (de 2 a 7 km), por lo cual el estado sucesional podría considerarse como uno de los determinantes principales para el recambio de especies a escala local (Raman *et al.* 1998). En este orden de ideas, se reportan asociaciones fuertes entre los recambios de comunidades de aves y variables de vegetación como estructura y composición, en bosques tropicales (Jankowski *et al.* 2013), que favorecen un aumento de la CH en estados sucesionales más complejos (Raman *et al.* 1998). Sin embargo, existe poca información acerca de las relaciones con la DF y el hábitat medido en una escala continua (Sitters *et al.* 2016).

En el presente estudio se observó una relación entre la DF y la CH, lo que puede indicar que existe un mayor número de funciones en estados de sucesión más avanzados (Luck *et al.* 2013, Bregman *et al.* 2016), pues en teoría, a mayor DF aumenta también la diversidad de los rasgos funcionales, presentándose una mayor partición de los

recursos disponibles y observándose un volumen mayor en el espacio funcional (Cadotte *et al.* 2011, Luck *et al.* 2013). Esto conlleva a una sobredispersión de rasgos, vinculada con una mayor resiliencia y redundancia funcional (Oliver *et al.* 2015), por lo que las comunidades de aves de estados sucesionales tardíos podrían absorber, amortiguar y resistir más fácilmente los cambios que ocurren después de un disturbio (Bregman *et al.* 2016).

Por otra parte, la contribución relativa de las especies a los servicios o funciones en el ecosistema puede asociarse a la variación de los rasgos funcionales y cambios en la abundancia (Violle *et al.* 2007). En el presente estudio, se observaron variaciones en la distribución de los rasgos funcionales dependiendo del estado sucesional, así por ejemplo, muchas de las especies registradas presentan menor masa y variabilidad en su estratificación vertical y mayor plasticidad de hábitat y dieta en estadios sucesionales intermedios como el ii y iii, dominados por herbazales y arbustales con valores intermedios de CH. Mientras que en estados avanzados de sucesión, los valores en la plasticidad de hábitat y dieta disminuyen, presentándose una mayor variabilidad de tamaño corporal y estratificación vertical, lo cual podría estar reflejando una mayor especialización en este tipo de hábitats donde encontramos especies propias de bosque (Gray *et al.* 2007).

Para los grupos funcionales encontramos correlaciones positivas entre la DT y CH en diferentes estados sucesionales, especialmente con los frugívoros e insectívoros, los cuales en el presente estudio se asociaron a estados sucesionales intermedios y tardíos con valores medios y altos de complejidad (Pearman 2002, Almazán-Núñez *et al.* 2015). En el Neotrópico, varios estudios reportan que la diversidad de frugívoros e insectívoros

se relaciona con la complejidad de hábitat ([Sekercioglu 2012](#), [Bregman et al. 2016](#), [Casas et al. 2016](#)), lo cual se reporta también para bosque seco, en relación con estados sucesionales ([Nassar et al. 2014](#), [Latta et al. 2018](#)). Por lo general el ensamblaje de especies consumidoras de frutos está dominado por generalistas, cuya flexibilidad les permite habitar todo el año en este tipo de ecosistemas ([Gillespie y Walter 2001](#), [Losada-Prado y Molina-Martinez 2011](#), [Gómez y Robinson 2014](#), [Almazán-Nuñez et al. 2015](#)). En el presente estudio se observó que los frugívoros están constituidos principalmente por especies de tângaras pequeñas a medianas, y no se registran frugívoros especializados y de mayor masa corporal como por ejemplo miembros de la familia Ramphastidae (Tucanes) y Cracidae de los géneros *Penelope* y *Crax*, que probablemente se extinguieron de los bs-T del valle del Magdalena ([Gómez y Robinson 2014](#)). Estos frugívoros obligados además dependen en su mayoría de árboles de gran porte, adecuada cobertura de dosel y disponibilidad de frutos ([Arriaga-Weiss et al. 2008](#)), y por lo general disminuyen en hábitats disturbados y fragmentados ([Sekercioglu et al. 2002](#), [Sekercioglu 2012](#), [Bregman et al. 2016](#)).

En el caso de insectívoros, carnívoros y omnívoros, estos se asocian principalmente con características estructurales de la vegetación ligadas a requerimientos específicos para búsqueda de presas ([Raman et al. 1998](#), [Pearman 2002](#)). La importancia de estos grupos se debe principalmente a su rol como depredadores y en muchos casos a que también actúan como dispersores secundarios de semillas ([Wilman et al. 2014](#)). No obstante, se encuentran pocos estudios sobre estos grupos en bosques secos ([Maldonado-Coelho y Marini 2000](#), [Nassar et al. 2014](#)). La disminución de la diversidad de estos grupos funcionales en estados sucesionales tempranos de menor

CH, podría indicar que la remoción de algunas características estructurales de sus hábitats tales como la disminución de troncos y árboles caídos, árboles con cavidades para refugio y anidación, así como de especies vegetales de mayor porte, pueden influir tanto en la composición como en la abundancia relativa de estas especies ([Raman et al. 1998](#), [Castaño-Villa et al. 2014](#)).

Los nectarívoros por su parte presentaron una asociación menos marcada con la CH, relacionada probablemente con su baja presencia y menor riqueza de plantas leñosas, la mayoría de ellas anemófilas, en estados iniciales de sucesión. La importancia de este grupo funcional está vinculada a la polinización, no obstante, hay pocos estudios que evalúen este grupo funcional en bs-T debido a su baja representatividad en este ecosistema ([Gómez y Robinson 2014](#)). Si bien estudios reportan una mayor abundancia de nectarívoros en paisajes fragmentados ([Sekercioglu 2012](#), [Sayer et al. 2017](#)), en el presente estudio los estados sucesionales más avanzados y con mayor CH parecen mantener procesos de polinización más estables. De otra parte, para los granívoros la correlación negativa con la CH se reporta para agroecosistemas con diferentes intensidades de uso y fragmentos de bosque en el Neotrópico ([Sekercioglu 2006, 2012](#)). En el caso de bs-T se consideran al igual que en el presente estudio la mayoría estas especies como de amplia tolerancia, indicando su preferencia de hábitat por áreas abiertas y bordes de bosque ([Losada-Prado y Molina-Martinez 2011](#)).

Con respecto a la DF, sólo los frugívoros e insectívoros presentan una correlación positiva con la CH, lo cual se reporta también en ecosistemas tropicales con diferentes intensidades de uso ([Bregman et al. 2016](#)). Dentro de los rasgos funcionales de efecto, entendidos como los rasgos

que contribuyen al funcionamiento del ecosistema, la plasticidad de dieta es considerada como uno de los más importantes (Newbold *et al.* 2014), por lo cual el papel de los frugívoros e insectívoros es fundamental en el ecosistema pues contribuyen respectivamente a la dispersión de semillas y control de invertebrados, procesos que se consideran como factores limitantes para la sucesión en ambientes disturbados (Nassar *et al.* 2014, Bregman *et al.* 2016). En estados sucesionales tempranos, las especies generalistas juegan un papel importante en la dispersión y control de herbivoría contribuyendo a la recuperación de los ecosistemas (Almazán-Núñez *et al.* 2015). En el presente estudio, la mayoría de las especies registradas se consideran generalistas lo cual es común en bosques secos debido a la estacionalidad en los recursos que presenta este ecosistema (Losada-Prado y Molina-Martínez 2011, Gómez y Robinson 2014).

En conclusión, la Diversidad Taxonómica y la Diversidad Funcional de la avifauna en remanentes de bosque seco tropical (bs-T) en diferentes estados de sucesión en el sur del Valle del Magdalena, aumentaron en los estados sucesionales avanzados con mayor Complejidad de Hábitat. Esto se observó a nivel de comunidad y en varios grupos funcionales, por lo que el estado sucesional y la Complejidad de Hábitat pueden estar jugando un papel clave en la estructuración de las comunidades de avifauna en el bs-T.

## PARTICIPACIÓN DE AUTORES

Ambos autores trabajaron en la concepción, toma de datos, diseño, análisis de datos y escritura del documento.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores recibieron apoyo financiero de la Fundación Natura para el desarrollo de la investigación.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Fundación Natura Colombia y Emgesa, por su apoyo para la realización de esta investigación en el marco del proyecto “Rehabilitación de hábitats para la fauna de bosque seco en el área de compensación ambiental del proyecto hidroeléctrico el Quimbo”. Los autores agradecen a Nancy Vargas y Sandra González coordinadoras de proyecto y a Clara Solano, Subdirectora de Conservación e Investigación de la Fundación Natura. Diego Cueva participó en la fase inicial de la caracterización y Ángela Caguazango realizó aportes a la primera versión del manuscrito. Agradecemos al editor Carlos E. Sarmiento y a dos evaluadores anónimos que mejoraron sustancialmente el alcance y la calidad del manuscrito.

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

Los anexos del 1 a 3 se presentan como material suplementario bajo el doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldas.v41n1.77940>.

## LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez R, Arizmendi M, Eguiarte L, Corcuera P. 2015. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *J. Trop. Ecol.* 31(1):57–68. doi: 10.1017/S0266467414000601.
- Andrade GI, Mejía CA. 1988. Cambios estacionales en la distribución de la avifauna terrestre en el parque nacional natural Macuira, Guajira, Colombia. *Trianea* 1:145–169.
- Arriaga-Weiss SL, Calmé S, Kampichler C. 2008. Bird communities in rainforest fragments: Guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 17(1):173–190. doi: 10.1007/s10531-007-9238-7.
- Avendaño JE, López-O JP, Laverde-R O. 2018. Bird diversity of the Cúcuta valley (Colombia) and biogeographical affinities with dry forest avifaunas of northern South America. *Wilson J. Ornithol.* 130(1):213–22. doi: 10.1676/16-016.1.

- Ayerbe-Quiñones F, López-O JP. 2011. Adiciones a la avifauna del valle alto del río Patía, un área interandina en el suroccidente de Colombia. *Boletín SAO* 20:1–17.
- Blake JG, Loiselle BA. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118(2):304–326. doi: 10.1642/0004-8038(2001)118[0304:BAISGA]2.0.CO;2.
- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: Does it matter? *Oikos* 100(2):223–231. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x.
- Bregman TP, Lees AC, MacGregor HEA, Darski B, de Moura NG, Aleixo A, Barlow J, Tobias JA. 2016. Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283:20161289. doi: 10.1098/rspb.2016.1289.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48(5):1079–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x.
- Casas G, Darski B, Ferreira PMA, Kindel A, Müller SC. 2016. Habitat structure influences the diversity, richness and composition of bird assemblages in successional Atlantic rain forests. *Trop. Conserv. Sci.* 9(1):503–524. doi: 10.1177/194008291600900126.
- Castaño-Villa GJ, Ramos-Valencia SA, Fontúrbel FE. 2014. Fine-scale habitat structure complexity determines insectivorous bird diversity in a tropical forest. *Acta Oecol.* 61:19–23. doi: 10.1016/j.actao.2014.10.002.
- Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93(12):2533–2547. doi: 10.1890/11-1952.1.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84(1):45–67. doi: 10.1890/13-0133.1.
- Chaparro-Herrera S, Echeverry-Galvis MA, Córdoba-Córdoba S, Sua-Becerra A. 2013. Listado actualizado de las aves endémicas y casi-endémicas de Colombia. *Biota Colomb.* 14(2):113–150. doi: 10.21068/bc.v14i2.289.
- Chazdon RL. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson P, Schnitzer. 2008. *Tropical forest community ecology*. Oxford: Wiley-Blackwel. p. 384–408.
- Clarke KR, Ainsworth M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92:205–219.
- Collazos-González S, Echeverry-Galvis MA. 2017. Comunidad de aves del bosque seco tropical en la mesa de Xéridas, Santander, Colombia. *Ornitol. Neotrop.* 28:223–235.
- Díaz IA, Armesto JJ, Reid S, Sieving KE, Willson MF. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloe Island, Chile. *Biol. Conserv.* 123(1):91–101. doi: 10.1016/j.biocon.2004.10.011.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16(11):646–655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2.
- Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, editores. 2011. *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*. Washintong DC: Island Press.
- Dryflor, Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintan C, Riina R, Rodríguez GM, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren B. A, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo A, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández A, Fernández MA, Franklin J, Freid E, Galetti LA, Gonto R, González-M R, Graveson R, Helmer EH, Idárraga Á, López R, Marcano-Vega H, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren K, Melo O, Mijares F, Moggi V, Molina D, Moreno NP, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera-Luna AR, Pezzini FF, Reyes Dominguez OJ, Ríos ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B, Pennington RT. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306):1383–1387. doi: 10.1126/science.aaf5080.
- Dunning JB. 2008. *Handbook of avian body masses*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Etter A, Andrade A, Saavedra K, Cortés J. 2018. Actualización de la Lista Roja de los Ecosistemas Terrestres de Colombia: conocimiento del riesgo de ecosistemas como herramienta para la gestión. En: Moreno LA, Rueda C, Andrade G, editores. *Biodiversidad 2017. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*. Bogotá D.C: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- García H, Corzo G, Isaacs P, Etter A. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma bosque seco tropical en Colombia: Insumos para su gestión. En: Pizano C, García H, editores. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá, D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 228–251.
- García-Millán VE, Sánchez-Azofeifa A, Málvarez-García GC, Rivard B. 2014. Quantifying tropical dry forest succession in the Americas using CHRIS/PROBA. *Remote Sens. Environ.* 144:120–36. doi: 10.1016/j.rse.2014.01.010.
- Gillespie TW, Walter H. 2001. Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. *J. Biogeogr.* 28(5):651–662. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00575.x.
- Gómez JP, Robinson SK. 2014. Aves del bosque seco tropical de Colombia: Las comunidades del valle alto del río Magdalena. En: Pizano C, García H, editores. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá, D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 94–127.
- González-M R, García H, Isaacs P, Cuadros H, López-Camacho R, Rodríguez N, Pérez K, Mijares F, Castaño-Naranjo A, Rúben J, Idárraga-Piedrahíta A, Rojas A, Vergara H, Pizano C. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environ. Res. Lett.* 13(4):045007.
- Gray MA, Baldauf SL, Mayhew PJ, Hill JK. 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conserv. Biol.* 21(1):133–141. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00557.x.
- Guariguata M, Ostergag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.* 148:185–206.
- Holdridge LR. 1967. *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Hsieh TC, Ma K, Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7(12):1451–1456. doi: 10.1111/2041-210X.12613.
- Jankowski JE, Merkord C, Farfan-Rios W, García-Cabrera K, Salinas N, Silman M. 2012. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *J. Biogeogr.* 40:950–962. doi: 10.1111/jbi.12041.
- Laliberté E, Legendre P, and B Shipley. c2015. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package versión 1.0-12. [Revisado en : 17 May 2018]. <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD>
- Latta SC, Brouwer NL, Mejía DA, Paulino M. 2018. Avian community characteristics and demographics reveal how conservation value of regenerating tropical dry forest changes with forest age. *Peer J.* 6:353127. doi: 10.7717/peerj.5217.
- López-O J, Stiles FG, Parra J. 2015. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. En: Salgado-Negret B, editora. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 80–125.
- Losada-Prado S, Gonzalez AAC, Molina Y. 2005. Especies endémicas y amenazadas registradas en la cuenca del Río Coello (Tolima) durante estudios rápidos en 2003. *Ornitol. Colomb.* 3:76–80.
- Losada-Prado S, Molina-Martinez Y. 2011. Avifuna del bosque seco tropical en el departamento del Tolima (Colombia): análisis de la comunidad. *Caldasia* 33(1):271–294.
- Luck GW, Carter A, Smallbone L. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS One* 8(5):e63671. doi: 10.1371/journal.pone.0063671.
- Luck GW, Lavorel S, McIntyre S, Lumb K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *J. Anim. Ecol.* 81(5):1065–1076. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x.
- Maldonado-Coelho M, Marini MA. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor* 102(3):585–594. doi: 10.1650/0010-5422(2000)102[0585:EOFFSA]2.0.

- Matlock RB, Edwards PJ. 2006. The influence of habitat variables on bird communities in forest remnants in Costa Rica. *Biodivers. Conserv.* 15(9):2987–3016. doi: 10.1007/s10531-005-4873-3.
- Meynard CN, Quinn JF. 2008. Bird metacommunities in temperate South American forest: vegetation structure, area, and climate effects. *Ecology* 89:981–90.
- Miles L, Newton AC, Defries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33(3):491–505. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Moullot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24(4):867–876. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.
- Naranjo LG. 1992. Estructura de la avifauna en un area ganadera en el Valle del Cauca, Colombia. *Caldasia* 17(1):55–65.
- Naranjo LG, Amaya-Espinel JD, Eusse-González D, Cifuentes-Sarmiento Y, editores. 2012. Guía de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. Volumen I: Aves. Bogotá D.C: WWF Colombia, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Nassar JM, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Espirito-Santo M, Aranguren CI, González-Carcacia JA, Lobato-García JM, Olivio-Leite L, Álvarez-Añorve M, de Matos Brandao HN, Dolabela-Falcão LA, Rodríguez JP. 2014. Fruit-eating bats and birds of three seasonal Tropical dry forest in the Americas. En: Sanchez-Azofeifa, Powers J, Fernandes G, Quesada M, editores. *Tropical Dry Forest in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. I Edición. Boca Raton, Florida: CRC Press. p. 173–220.
- Newbold T, Scharlemann W, Butchart S, Sekercioglu CH, Joppa L, Alkemade R, Purves W. 2014. Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 23(10):1073–1084. doi: 10.1111/geb.12186.
- Norden N, Angarita H, Bongers F, Martínez-Ramos R, Granzow-de la Cerda I, van Breugel M, Lebrija-Trejos E, Meave J, Vandermeer J, Williamson B, Finegan B, Mesquita R, Chazdon RL. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112(26):8013–8018. doi: 10.1073/pnas.1500403112.
- Oksanen J, Blanchet R, Kindt P, Legendre PR, Minchin RB, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens M, Szoecs E. c2018. Package ‘Vegan’. *Community Ecology Package: versión 2.5-2*. [Revisada en: 17 May 2018]. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan>
- Oliver TH, Hear M, Isaac N, Bullock J. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol. Evol.* 30(11):673–684. doi: 10.1016/j.tree.2015.08.009.
- Patrignani A, Ochsner TE. 2015. Canopeo: A Powerful New Tool for Measuring Fractional Green Canopy Cover. *Agron. J.* 107(6):2312–2320. doi: 10.2134/agronj15.0150.
- Pearman PB. 2002. The Scale of Community Structure: Habitat Variation and Avian Guilds in Tropical Forest Understory. *Ecol. Monogr.* 72(1):19–39. doi: 10.2307/3100083.
- Pizano C, Garcia H, editores. 2014. *El Bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá, D.C, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Portillo-Quintero C, Sánchez-Azofeifa G. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conserv.* 143(1):144–155. doi: 10.1016/j.biocon.2009.09.020.
- Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, Castillo A, Espirito-Santo MM, Fagundes M, Fernandes GW, Gamon J, Lopezaraiza-Mikel M, Lawrence D, Cerdeira Morellato LP, Power J, Neves F, Rosas-Guerrero V, Sayago R, Sanchez-Montoya G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *For. Ecol. Manage.* 258(6):1014–1024. doi: 10.1016/j.foreco.2009.06.023.
- R Core Team. c2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Revisada: 30 de Mar 2018]. <http://www.R-project.org/>
- Ralph CJ, Geupel GR, Pyle P, Martin TE, De Sante DF, Milá B. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General technical report. Albany, California: Pacific Southwest Research Station, Forest service, United States Department of agriculture.

- Raman TRS, Rawat GS, Johnsingh AJT. 1998. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *J. Appl. Ecol.* 35(2):214–231. doi: 10.1046/j.1365-2664.1998.00297.x.
- Remsen JV, Areta I, Cadena CD, Claramunt S, Jaramillo A, Pacheco JF, Robbins MB, Stiles FG, Stotz F, Zimmer K. c2018. A classification of the bird species of South America. South American Classification Committee. American Ornithological Society. [Revisada en: 18 Abr 2018]. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Restall R, Rodner C, Lentino M. 2007. Birds of Northern South America. An identification guide. Volume 1. New Haven: Yale University Press.
- Robinson SK, Terborgh J. 1997. Bird community dynamics along primary successional gradients of Amazonian whitewater river. *Ornithol. Monogr.* 48:641–672.
- Rojas R, Piragua W. 2000. Afinidades biogeográficas y aspectos ecológicos de la avifauna de Caño Limón, Arauca, Colombia. *Cron. For. Medio Ambient.* 15:1–26.
- Sayer CA, Bullock JM, Martin P. 2017. Dynamics of avian species and functional diversity in secondary tropical forests. *Biol. Conserv.* 211:1–9. doi: 10.1016/j.biocon.2017.05.004.
- Sekercioglu CH. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21(8):464–471. doi: 10.1016/j.tree.2006.05.007.
- Sekercioglu CH. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *J. Ornithol.* 153:153–161. doi: 10.1007/s10336-012-0869-4.
- Sekercioglu CH, Ehrlich PR, Daily GC, Aygen D, Goehring D, Sandi RF. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99:263–267. doi: 10.1073/pnas.012616199.
- Sekercioglu CH, Daily GC, Ehrlich PR. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101:18042–18047. doi: 10.1073/pnas.0408049101.
- Sitters H, York A, Swan M, Christie F, Di Stefano J. 2016. Opposing Responses of Bird Functional Diversity to Vegetation Structural Diversity in Wet and Dry Forest. *PLoS One* 11:e0164917. doi: 10.1371/journal.pone.0164917.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300–1302.
- Vieira D, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restor. Ecol.* 14:11–20. doi: 10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x.
- Violle C, Navas ML, Vile DM, Kazakou E, Fortunel, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5):882–892. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.
- Wilman H, Belmaker M, Simpson J, de La Rosa C, Rivadeneira M, Jetz W. 2014. EltonTraits 1.0: species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95(7):2027. doi: 10.1890/13-1917.1.
- Xeno-canto Foundation. c2018. Xeno-canto. Compartiendo cantos de aves de todo el mundo. [Revisada en: 30 May 2016]. <http://www.xeno-canto.org>