

**CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE BANDADAS MIXTAS DE AVES EN UN
GRADIENTE DE DEGRADACIÓN DE HÁBITAT DEL MAGDALENA MEDIO
CALDENSE**

DEIVY GÓMEZ RODRÍGUEZ

**UNIVERSIDAD DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
MANIZALES, COLOMBIA**

2021

**CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE BANDADAS MIXTAS DE AVES EN UN
GRADIENTE DE DEGRADACIÓN DE HÁBITAT DEL MAGDALENA MEDIO
CALDENSE**

Presentado por:

DEIVY GÓMEZ RODRÍGUEZ

Trabajo presentado para optar al título de Biólogo

Directores:

Magister Kelly J. Orozco Patiño

Directora

Magister Jenny M. Muñoz Zapata

Co-director

Magister David Ocampo Rincón

Co-director

**UNIVERSIDAD DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
MANIZALES, COLOMBIA
2021**



Contenido

RESUMEN	6
1. INTRODUCCIÓN	8
2. MÉTODOS	11
2.1 Área de estudio	11
2.2 Muestreo	11
2.3 Análisis de datos	13
2.3.1 Estructura de las bandadas.....	13
2.3.2 Comportamientos y roles.....	13
2.3.3 Diversidad funcional.....	13
3. RESULTADOS	15
3.1 Estructura de bandadas mixtas	19
3.2 Comportamiento y potenciales roles.....	20
3.3 Diversidad funcional.....	21
4. DISCUSIÓN	23
5. CONCLUSIONES	27
6. AGRADECIMIENTOS	28
7. REFERENCIAS	29

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Zonas de muestreo y localidades de registro de las bandadas mixtas (puntos rojos). Los números indican el orden en que fueron detectadas. Tomado de los programas QGIS y SAS planet.....	12
Figura 2. Número de especies de aves al interior de la bandada mixta entre cada cobertura.	18
Figura 3. Número de individuos de aves al interior de la bandada mixta entre cada cobertura.	18
Figura 4. Curvas de rarefacción estimadas a partir de frecuencias por bandada mixta, donde 0) corresponde a la riqueza de especies, 1) a la diversidad de Shannon y 2) la diversidad de Simpson. La línea continua de la curva representa la interpolación (diversidad observada) y la línea punteada la extrapolación (diversidad esperada).....	19
Figura 5. Dendrograma de disimilitud basado en el índice de Bray-Curtis, en donde se evidencia en porcentaje la diferencia estructural entre coberturas	20
Figura 6. Dendrogramas funcionales para todas las especies registradas por cada cobertura vegetal.....	22

LISTADO DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Listado de especies registradas dentro de las bandadas mixtas y sus abundancias relativas dentro de las bandadas mixtas por coberturas. Grado de sensibilidad (Stotz <i>et al.</i> , 1996): L= baja, M= media y H= alta. Posible rol: líder o centinela.	15
Tabla 2. Valores funcionales promedio para las especies registradas en bandadas mixtas por cobertura, donde FEve corresponde a uniformidad funcional y Fdis a dispersión funcional.	22

RESUMEN

Las bandadas mixtas de aves son grupos cohesivos de dos o más individuos de diferentes especies desplazándose juntas en búsqueda de recursos. Estas bandadas, reportadas principalmente en hábitats tropicales, exhiben características estructurales que responden a diferencias en los hábitats. Describimos la composición de las bandadas mixtas y la variación en sus estructuras en función de un gradiente de coberturas vegetales, producto de la fragmentación del hábitat. El área de estudio está ubicada en la vertiente oriental de los andes centrales, en la zona de influencia del transvase del río Manso, que presenta tres tipos de coberturas vegetales principales: bosque intervenido, bosque secundario y bosque maduro. Para evaluar y comparar la estructura de bandadas mixtas entre coberturas se realizaron 64 transectos de 1 km de distancia aproximadamente, que fueron visitados en tres salidas entre el 2019 y el 2020. En los recorridos de detección por observación directa se registró la riqueza, número de individuos, uso de la estratificación vertical de las bandadas y comportamientos que podrían indicar roles potenciales por parte de las especies. Además, se incorporó información como peso, dieta y el grado de sensibilidad a las perturbaciones del hábitat con el fin de realizar análisis de diversidad funcional. Se observaron 60 bandadas mixtas, en las que se registraron 58 especies pertenecientes a 15 familias. Se detectaron 13 bandadas en bosque intervenido, 25 en bosque secundario y 22 en el bosque maduro. En términos de composición, se identificaron dos tipos de bandadas mixtas, unas conformadas por múltiples gremios alimenticios que presentaban especies generalistas, usaban toda la estratificación vertical y estuvieron presentes en las tres coberturas vegetales. La otra de bandadas especialistas del sotobosque, conformadas por especies principalmente insectívoras, que se restringieron a los bosques maduros. En cuanto a la diversidad funcional, se encontró que, de las tres coberturas, el bosque intervenido fue la cobertura que menos interacciones presentó a diferencia del bosque secundario y bosque maduro, según las ramas y clados formados en el dendrograma funcional. Los resultados soportan diferencias en la composición y estructura en los diferentes tipos de coberturas, y el aumento en el registro de bandadas mixtas en el bosque secundario respecto al bosque maduro puede deberse a la presencia de especies generalistas tolerantes a las perturbaciones del hábitat en esta cobertura. Estudiar estas interacciones aporta elementos para el entendimiento de patrones de distribución local de las especies y proveen información sobre el efecto de la fragmentación del hábitat en las comunidades de aves.

Palabras clave: Bosque, Colombia, degradación de hábitat, especialistas, generalistas, interacciones, sotobosque.

Abstract: Mixed flocks of birds are cohesive groups of two or more individuals of different species moving together searching for resources. These flocks, reported mainly in tropical regions, exhibit structural characteristics that may respond to differences in habitats. We described the composition of mixed flocks and differences in their structures along a gradient of vegetation cover as a result of habitat fragmentation. The study area was located on the eastern slope of the central Andes, in the zone of influence of Río Manso, which has three main types of habitats: intervened forest, secondary forest and mature forest. To evaluate the structure of mixed flocks across covers, we made 64 transects of 1km of distance, visited in 2019 and 2020. We recorded the species richness, number of individuals, vertical stratus distribution and any behaviors that may indicate potential roles of the species in the mixed flock. Additionally, we include weight, diet and degree of sensitivity to habitat disturbances to perform functional diversity analyses. We observed 60 mixed flocks, conformed by 58 species belonging to 15 families. We detected 13 flocks in disturbed forests, 25 secondary forests and 22 mature forests. In terms of composition, we identified two types of mixed flocks, flocks of multiple food guilds presented by generalist species using all vertical stratification and presented in all the habitats; and specialist understory flocks, mainly with insectivorous species, which were restricted to mature woods. We found that intervened forests presented the least interactions, in terms of functional diversity compare with mature forest. Our results support differences in the composition and structure within the different types of vegetation covers. The increases in the number of mixed flocks in the secondary forest concerning the mature forest may be due to the presence of generalist species tolerant to habitat disturbances. The study of these interactions provides ecological evidence for understanding the local distribution patterns of species and information on the effect of habitat fragmentation on bird communities.

Keywords: Colombia, generalists, forest, habitat degradation, interactions, specialists, vegetation cover.

1. INTRODUCCIÓN

Los grupos mixtos son agrupaciones de animales en movimiento formados por individuos de diferentes especies, que viajan y se alimentan juntos frecuentemente a lo largo de diferentes hábitats (Harrison & Whitehouse, 2011; Goodale *et al.*, 2020). Estas formaciones grupales han sido documentadas en distintos taxones como aves, mamíferos y peces (Morse, 1977; Haugaasen & Peres, 2008; Goodale *et al.*, 2010), y su prevalencia en múltiples linajes ha sugerido un valor adaptativo (Zuluaga & Rodewald, 2015). Dentro de estos grupos mixtos se encuentran las bandadas mixtas de aves, que se han reportado en la gran mayoría de hábitats terrestres en todo el mundo (Terborgh *et al.*, 1990; Jullien & Clobert, 2000), tanto en zonas templadas como en zonas tropicales (Maldonado-Coelho & Marini, 2004; Lee *et al.*, 2005; Kumar & O'Donnell, 2007).

Se han descrito múltiples ventajas ecológicas y sociales asociadas a la formación de bandadas mixtas (Morse, 1977; Dolby & Grubb Jr, 1998; Jullien & Clobert, 2000). Por ejemplo, hay evidencia del aumento en la eficiencia de forrajeo y disminución del riesgo de depredación, por lo que la frecuencia de participación de un individuo en una bandada mixta tiene implicaciones en su supervivencia (Morse 1970; Sridhar *et al.*, 2009). Además, existen otros beneficios simultáneos (Morse, 1977), como la expansión del nicho y acceso a nuevos recursos (Harrison & Whitehouse, 2011), lo que explicaría la formación de estos grupos heteroespecíficos en diversos ecosistemas (Cordeiro *et al.*, 2015).

Las bandadas suelen ser descritas en términos de su estructura, como la riqueza de especies y el tamaño, es decir, el número de individuos (Goodale *et al.*, 2015). Sin embargo, recientemente otras aproximaciones a la diversidad de bandadas mixtas, no incluidas en estas métricas tradicionales, han incorporado la diversidad funcional, que describe la identidad en términos de rasgos de las especies como el peso, la dieta, el hábitat de preferencia, la estratificación vertical y la sensibilidad a la perturbación del hábitat. Este tipo de métricas, han contribuido a una mejor comprensión de los ensamblajes que ocurren en las bandadas mixtas (Goodale & Kotagama, 2005; Tscharrntke *et al.*, 2008). Complementariamente, la estructura puede describirse por los potenciales roles de las especies en las bandadas (Dolby & Grubb, 1999). Las especies con función de líder son aquellas que conducen las bandadas de forma activa, emiten constantes vocalizaciones, se reportan en un alto porcentaje de bandadas y rara vez se encuentran fuera de ellas (Hutto, 1994). Las especies satélites, conforman la bandada siguiendo a las especies líderes; otras suelen estar en la periferia del grupo, como centinelas, atentas a cualquier clase de peligro (Munn & Terborgh, 1979).

La estructura de las bandadas mixtas también puede responder a la estructura de la vegetación. En bosques primarios y hábitats conservados se caracterizan por tener especies insectívoras de sotobosque como los hormigueros, que suelen tener roles importantes para la

formación de la bandada (Powell, 1985; Martínez & Zenil, 2012). Estas bandadas pueden tener una gran riqueza de especies, contando hasta con 50 individuos (Jullien & Thiollay, 1998). La estructura además puede verse afectada por cambios en la vegetación producto de la fragmentación y de la degradación del hábitat, lo que ha resultado en la pérdida de especies importantes (Maldonado-Coelho & Marini, 2000, 2004; Tellería, 2001; Lee *et al.* 2005; Goodale *et al.*, 2010; Zuluaga & Rodewald, 2015). Así, los distintos usos intensivos de la tierra, como la tala selectiva y los distintos tipos de agricultura, causan cambios en la complejidad estructural en los diferentes hábitats, que afectan negativamente la estructura de las bandadas mixtas, disminuyendo sus cualidades como es la riqueza de especies, el número de individuos por especie y la tasa de encuentro (Lee *et al.*, 2005; Goodale *et al.*, 2015). Estas modificaciones de hábitat adicionalmente podrían resultar en una serie de efectos negativos en las aves que frecuentan estas formaciones, tales como causar la disminución del peso corporal debido a la disminución en el éxito de forrajeo, o incluso la desaparición local de especies, que llevaría consecuencias graves para las comunidades de aves en general (Zuluaga & Rodewald, 2015). Estos niveles de deterioro del hábitat resultan en una poca ocurrencia de bandadas mixtas en las áreas abiertas y en zonas que están en las primeras etapas de regeneración (Maldonado-Coelho & Marini, 2000).

Entender el efecto de la perturbación del hábitat en las comunidades de aves es importante, particularmente en regiones diversas. Este efecto se ha estudiado principalmente en zonas boreales y australes (Flather & Sauer, 1996; Jokimäki & Huhta, 1996; Bayne & Hobson, 1997), en donde se han evidenciado cambios drásticos en la estructura de las comunidades de aves (Soulé *et al.*, 1988; Harris & Silva-Lopez, 1992; Enoksson *et al.*, 1995). En los trópicos, gran parte de las investigaciones se han enfocado en la fragmentación y deforestación de tierras bajas, como la Amazonía (Laurance & Bierregaard, 1997; Maldonado-Coelho & Marini, 2000, 2004). En contraste, los estudios en los Andes son escasos, y poco se ha explorado el efecto de las perturbaciones en el hábitat sobre la estructura de comunidades de aves (pero ver Zuluaga & Rodewald, 2015; Jones & Robinson, 2020), y específicamente en los grupos mixtos de aves que se forman en los Andes. Estudios realizados en bosques andinos y subandinos han demostrado que los atributos del paisaje, como el estado de conservación, son factores clave en la composición y abundancia de las bandadas mixtas de aves (Restrepo & Gómez, 1998; Renjifo, 1999, 2001; Marín-Gómez & Arbeláez-Cortés, 2015; Zuluaga & Rodewald, 2015). Dada la gran diversidad de aves y los altos niveles de degradación del hábitat y deforestación en los Andes tropicales, especialmente en Colombia, estudiar la dinámica de la variación de estas agregaciones, y las relaciones hábitat-especie, podría dirigir iniciativas de conservación de estos procesos al interior de diferentes hábitats.

La vertiente oriental de la cordillera central de los andes cuenta con bosques húmedos tropicales, con presencia de bandadas mixtas que ofrece un escenario ideal para explorar este sistema en ambientes andinos con gradientes de perturbación. ¿Cómo varía la estructura de

las bandadas mixtas de aves a través de un gradiente de coberturas vegetales en el norte de los Andes? Para responder a esta pregunta, se comparó la estructura de las bandadas mixtas de aves en tres coberturas vegetales presentes en un bosque del Magdalena medio caldense.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de influencia del trasvase del río Manso se encuentra en el corregimiento de Berlín entre los municipios de Norcasia y Samaná del departamento de Caldas, en las laderas orientales de la Cordillera Central de los Andes colombianos, con influencia del valle del Magdalena (**Fig. 1**). La zona corresponde a un bosque húmedo tropical (bh-T), denominado también Zonobioma húmedo tropical o ecuatorial de la Cordillera Central (Rodríguez, Armenteras & Morales, 2004).

Se identificaron cuatro grandes sectores que incluyen desde la zona de captación de agua del río Manso, en la vereda La Sonrisa, hasta la zona de descarga en el embalse Amaní, sector Santa Bárbara, pasando por el túnel de alineamiento (**Fig. 1**). Estos sectores fueron denominados el Portal de Entrada (PE), Sector Medio (SM), Predio Horizontes (PH) y Portal de Salida (PS). Allí, se han definido tres coberturas vegetales principales: bosque maduro, bosque secundario y bosque intervenido (ISAGEN, 2014a y 2014b):

Bosque maduro. Zona en avanzado estado de sucesión y buen estado de conservación. El bosque presenta un dosel continuo con árboles de hasta 35 m de altura, presencia de epífitas vasculares y un sotobosque denso y estructurado.

Bosque secundario. Corresponde a un proceso de sucesión después de un periodo de abandono entre 10 y 15 años de fincas con potreros. Estas zonas presentan árboles de hasta 20 m de altura y 50 cm de diámetro.

Bosque intervenido. Zona dominada por pastos y potreros utilizados históricamente para ganadería, sin embargo, muchos de ellos se encuentran en estado de regeneración temprana y otros de menor área presentan un uso agrícola. También existen algunas zonas con presencia de bosque ripario en regeneración.

2.2 Muestreo

Se definió como bandada mixta a un grupo de aves conformado por al menos dos individuos de dos especies diferentes que se encuentran forrajeando y se mueven en una dirección similar, y cuyos miembros están a menos de 25 m de distancia (*sensus* Morse, 1970). Se hicieron tres salidas de campo en los meses de agosto y octubre del 2019 y enero del 2020, en las que se realizaron 64 transectos de 0.9-1 km de distancia, que atravesaban varias coberturas vegetales. Durante 16 días efectivos en campo, cada día se recorrió cuatro transectos entre las 6:00 a.m. y 12:00 p.m. En total, el esfuerzo de muestreo fue de 153.2 horas efectivas de observación de bandadas, distribuidas homogéneamente entre coberturas, así: 50.6 hrs bosque intervenido, 50.4 hrs bosque secundario y 52.2 hrs en el bosque maduro.

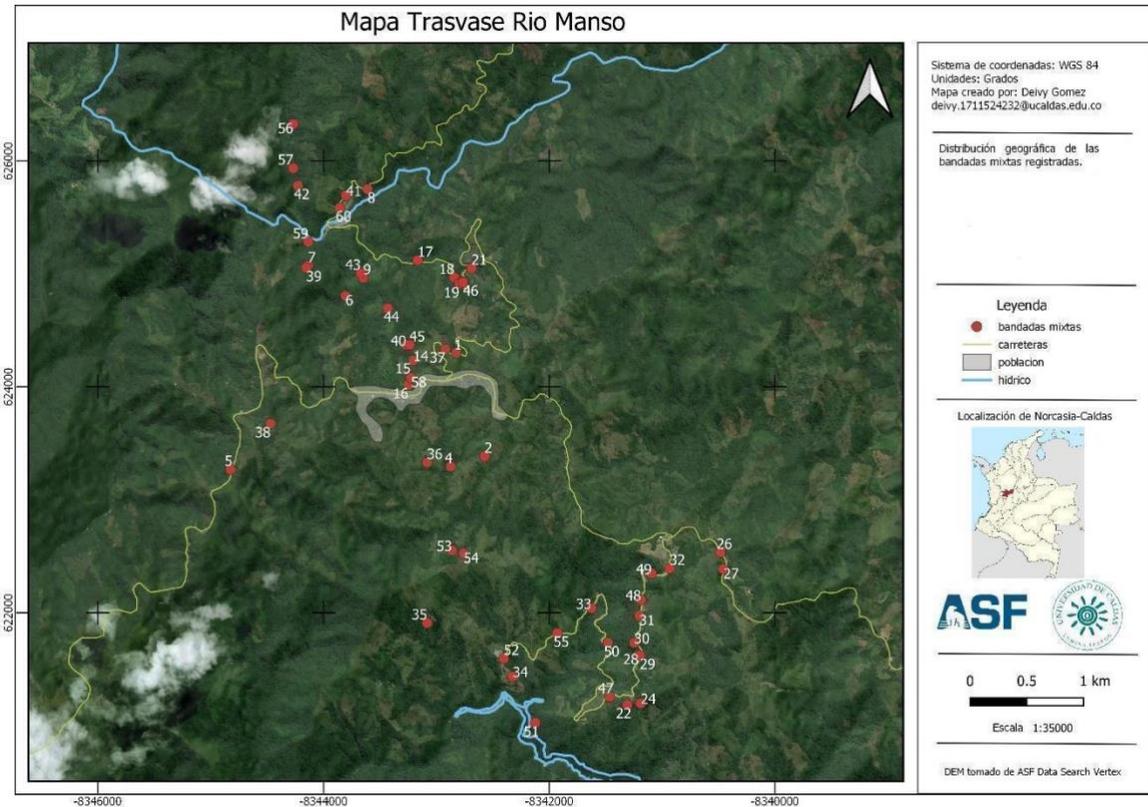


Figura 1. Zonas de muestreo y localidades de registro de las bandadas mixtas (puntos rojos). Los números indican el orden en que fueron detectadas. Tomado de los programas QGIS y SAS planet.

Se recolectaron los datos de las bandadas mixtas mediante observaciones sistemáticas a lo largo de los transectos, con recorridos a una velocidad constante de 4 km/hrs (Ralph *et al.*, 1993; Bibby *et al.*, 2000; Villarreal *et al.*, 2006). Cuando una bandada fue detectada, se registró información del número de especies, el número de individuos por especie, la ubicación geográfica (coordenadas) y se le asignó a una cobertura vegetal. Las especies fueron identificadas con observaciones mediante el uso de binoculares Vortex Diamondback 10x42 y por medio de señales auditivas (*i.e.* vocalizaciones). Cada bandada fue observada por un máximo de 15 minutos, para evitar recuento de individuos, durante los cuales para cada especie se recolectó información como la altura de forrajeo, con el fin de poder ser clasificadas como bandada de dosel, sotobosque o si abarcaron toda la estratificación vegetal. Las bandadas de dosel fueron definidas como aquellas que se encontraran en las copas superiores de los árboles de mayor porte, generalmente a más de 15 m de altura, y las de sotobosque fueron definidas como aquellas encontradas en los estratos inferiores a 4 m compuestos por hierbas, pequeños arbustos, helechos y plantas trepadoras.

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Estructura de las bandadas

Para estimar si las bandadas mixtas registradas en las diferentes coberturas difieren o no en el número de especies e individuos, se usó una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (Theodorsson-Norheim, 1986), y para calcular la diversidad de especies en las bandadas entre las coberturas presentes se usó el paquete iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016). Además, se estimaron y graficaron las curvas de rarefacción de interpolación y extrapolación basados en números de Hill o números efectivos de especies (Chao *et al.*, 2014). Esta metodología permite cuantificar la diversidad de especies en múltiples ensamblajes con diferentes esfuerzos de muestreo. Los números de Hill (Hsieh *et al.*, 2016) incluyen tres de las medidas de diversidad más usadas como la riqueza de especies ($q=0$), la diversidad de Shannon ($q=1$) y la diversidad de Simpson ($q=2$). Las curvas de rarefacción se estimaron a partir de los registros de abundancias relativas de cada especie por bandada para cada cobertura, para lo cual se usaron las bandadas mixtas como unidad de muestreo. Las curvas de rarefacción se extrapolaron a 58 bandadas en todos los casos, cantidad definida con base en la completitud de muestreo a 1 en todas las coberturas. Para explorar qué proporción de especies cambia, en términos de su estructura entre las coberturas estudiadas, se realizó un dendrograma de disimilitud a partir de las abundancias relativas de cada especie participante en las bandadas mixtas por cobertura; con el índice de Bray-Curtis, usando el paquete VEGAN (Oksanen *et al.*, 2019).

2.3.2 Comportamientos y roles

Se realizaron observaciones del comportamiento de forrajeo de las especies que fueron indicadoras de roles potenciales en la bandada. Una especie líder, o de importancia para las bandadas, fue definida como aquella que tuviera una alta frecuencia en las bandadas, y que presentara comportamientos de liderazgo como vocalizaciones constantes (Hutto, 1994). Una especie centinela fue definida como aquella encontrada en la periferia de la bandada, y fuera registrada realizando comportamientos de vigilancia ante posibles peligros para los otros individuos de la bandada (Munn & Terborgh, 1979).

2.3.3 Diversidad funcional

Para calcular la diversidad funcional y comparar las potenciales diferencias funcionales de las especies que participaron en las bandadas mixtas entre las coberturas de estudio, se recopiló información de literatura para todas las especies registradas, tales como el peso de cada especie (Ocampo *et al.*, 2020), la dieta (Wilman *et al.*, 2014), la estratificación vertical de cada individuo dentro de cierta bandada mixta y el grado de sensibilidad de cada especie a las perturbaciones del ambiente, siguiendo la clasificación propuesta por Stotz *et al.* (1996). Se realizó un dendrograma funcional UPGMA (Petchey & Gaston, 2002) y dos índices de diversidad funcional usando el paquete FD (Laliberté *et al.*, 2014): Uniformidad funcional (FEve), que nos indica cuán regularmente la abundancia de las especies está distribuida en el espacio funcional y los rasgos únicos que exhiben las especies en una comunidad; y

dispersión funcional (Fdis), que nos indica la heterogeneidad de los rasgos, en donde valores más bajos significan mayor complejidad de hábitat (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre, 2010). Todos los análisis fueron realizados en el programa estadístico R (R Core Team, 2020).

3. RESULTADOS

Se observaron 60 bandadas mixtas con un total de 364 individuos pertenecientes a 58 especies y 15 familias. Las tres familias más representativas fueron Thraupidae ($n=20$), Furnariidae ($n=5$) y Tyrannidae ($n=5$). De las 58 especies registradas participando en las bandadas mixtas, tres de ellas fueron migratorias boreales: *Catharus ustulatus*, *Piranga olivacea* y *Setophaga castanea*. También se registró *Capito hypoleucus* una especie de interés para la conservación, que se encuentra bajo la categoría en peligro según el libro rojo de aves de Colombia (Renjifo *et al.*, 2017) y vulnerable en la IUCN (2020). Las bandadas mixtas tuvieron una media de 3,83 especies, en un rango de 2-7 especies (**Fig. 2**) y una media de 6,13 individuos en un rango de 2-19 individuos (**Fig. 3**). Gran parte de las especies registradas (27/58) presentan una baja sensibilidad a la perturbación del hábitat, de las cuales el 37% pertenece a la familia Thraupidae. De las 31 especies restantes, 26 presentan una sensibilidad intermedia a la perturbación del hábitat y cinco una alta sensibilidad a la perturbación del hábitat, que corresponden a especies especialistas de sotobosque. Estas últimas, sólo estuvieron presentes en el bosque maduro y el 80% de ellas pertenecen a la familia Thamnophilidae y Furnariidae (**Tabla 1**).

Tabla 1. Listado de especies registradas dentro de las bandadas mixtas y sus abundancias relativas dentro de las bandadas mixtas por coberturas.

Taxón	Bosque intervenido	Bosque secundario	Bosque maduro	Sensibilidad	Posible rol
Capitonidae					
<i>Capito hypoleucus</i>	0	1	2	M	
Picidae					
<i>Dryobates kirkii</i>	0	1	0	M	
<i>Melanerpes pulcher</i>	0	1	0	L	
Thamnophilidae					
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	0	1	0	L	
<i>Hafferia immaculata</i>	0	0	3	H	Líder
<i>Gymnopithys bicolor</i>	0	0	3	H	
<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	0	0	2	M	
Furnariidae					
<i>Dendrocincla fulliginosa</i>	0	0	5	H	
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	1	0	0	L	
<i>Dendroplex picus</i>	0	1	0	L	
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	0	0	1	H	
<i>Xiphorhynchus susurrans</i>	0	1	0	M	
Tyrannidae					

Taxón	Bosque intervenido	Bosque secundario	Bosque maduro	Sensibilidad	Posible rol
<i>Leptopogon superciliaris</i>	0	3	7	M	Líder
<i>Mionectes oleagineus</i>	0	5	2	M	
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	0	0	2	M	
<i>Phylloscartes ophthalmicus</i>	0	0	1	H	
<i>Todirostrum cinereum</i>	0	0	1	L	Centinela
Pipridae					
<i>Manacus manacus</i>	1	0	5	L	
<i>Machaeropterus striolatus</i>	0	0	1	M	
Tityridae					
<i>Tityra inquisitor</i>	0	2	0	M	
<i>Tityra semifasciata</i>	0	1	1	M	
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>	1	1	0	L	
<i>Pachyramphus rufus</i>	1	0	0	L	
Vireonidae					
<i>Vireo leucophrys</i>	0	2	1	M	
Turdidae					
<i>Turdus leucomelas</i>	2	0	1	L	
<i>Catharus ustulatus</i>	0	3	0	L	
Fringillidae					
<i>Euphonia fulvicrissa</i>	0	1	1	M	
<i>Euphonia laniirostris</i>	1	2	0	L	Centinela
<i>Euphonia trinitatis</i>	1	0	0	L	
<i>Euphonia xanthogaster</i>	0	0	1	M	
Passerellidae					
<i>Chlorospingus flavigularis</i>	1	0	0	M	
<i>Arremon aurantirostris</i>	1	0	0	M	
Parulidae					
<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	0	0	1	M	
<i>Basileuterus rufifrons</i>	0	1	0	L	
<i>Setophaga castanea</i>	0	1	0	L	
Mitrospingidae					
<i>Mitrospingus cassinii</i>	1	0	2	M	líder
Cardinalidae					
<i>Piranga olivácea</i>	0	2	2	M	
<i>Piranga rubra</i>	0	1	0	L	
Thraupidae					
<i>Chlorophanes spiza</i>	2	1	2	M	
<i>Coereba flaveola</i>	2	2	2	L	centinela
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	1	1	1	M	
<i>Dacnis cayana</i>	2	0	0	L	

Taxón	Bosque intervenido	Bosque secundario	Bosque maduro	Sensibilidad	Posible rol
<i>Dacnis lineata</i>	2	5	0	M	
<i>Eucometis penicillata</i>	1	2	7	M	líder
<i>Hemithraupis flavicollis</i>	0	2	1	M	
<i>Islerothraupis luctuosa</i>	1	2	3	L	líder
<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	1	10	4	L	centinela
<i>Ramphocelus flammigerus</i>	0	1	0	L	
<i>Saltator maximus</i>	1	1	1	L	líder
<i>Saltator striatipectus</i>	0	3	0	L	
<i>Stilpnia cyanicollis</i>	3	1	0	L	
<i>Stilpnia larvata</i>	2	1	0	L	líder
<i>Tachyphonus delatrii</i>	0	0	2	M	
<i>Tangara girola</i>	1	1	0	M	
<i>Tangara inornata</i>	3	4	1	L	líder
<i>Tersina viridis</i>	5	4	2	L	líder
<i>Thraupis episcopus</i>	3	9	2	L	líder
<i>Thraupis palmarum</i>	4	3	0	L	líder

Convenciones: Grado de sensibilidad (Stotz *et al.*, 1996): **L:** baja; **M:** media; **H:** alta.

Las bandadas de las distintas coberturas de vegetación no difirieron en la diversidad encontrada para el número de especies ($p = 0.8593$) ni en el número de individuos ($p = 0.9439$). La riqueza media de especies de las bandadas mixtas no varió significativamente entre el bosque intervenido (3.46 ± 1.56), el bosque secundario (3.36 ± 1.68) y el bosque maduro (3.36 ± 1.46) respectivamente (**Fig. 2**). De igual forma el número medio de individuos de las bandadas mixtas no varió significativamente entre el bosque intervenido (6.0 ± 2.77) el bosque secundario (5.8 ± 2.84) y el bosque maduro (6.59 ± 4.22) respectivamente (**Fig. 3**). Se encontró un incremento en el número de bandadas observadas a medida que la estructura vegetal aumentaba en complejidad. En el bosque intervenido se registraron 26 especies pertenecientes a ocho familias. Las especies más frecuentes fueron *Tersina viridis* ($n=5$), *Thraupis palmarum* ($n=4$) y *Thraupis episcopus* ($n=3$). Para el bosque secundario, se registraron 37 especies pertenecientes a 12 familias, y las especies más frecuentes fueron *Ramphocelus dimidiatus* ($n=10$), *Thraupis episcopus* ($n=9$) y *Dacnis lineata* ($n=5$). Para el bosque maduro se registraron 34 especies pertenecientes a 13 familias, y las especies más frecuentes fueron *Eucometis penicillata* ($n=7$), *Leptopogon superciliaris* ($n=7$) y *Dendrocincla fuliginosa* ($n=5$). En esta cobertura se registraron exclusivamente las especies *Hafferia immaculata*, *Gymnopithys bicolor*, *Epinecrophylla fulviventris*, *Campylorhamphus trochilirostris*, entre otras.

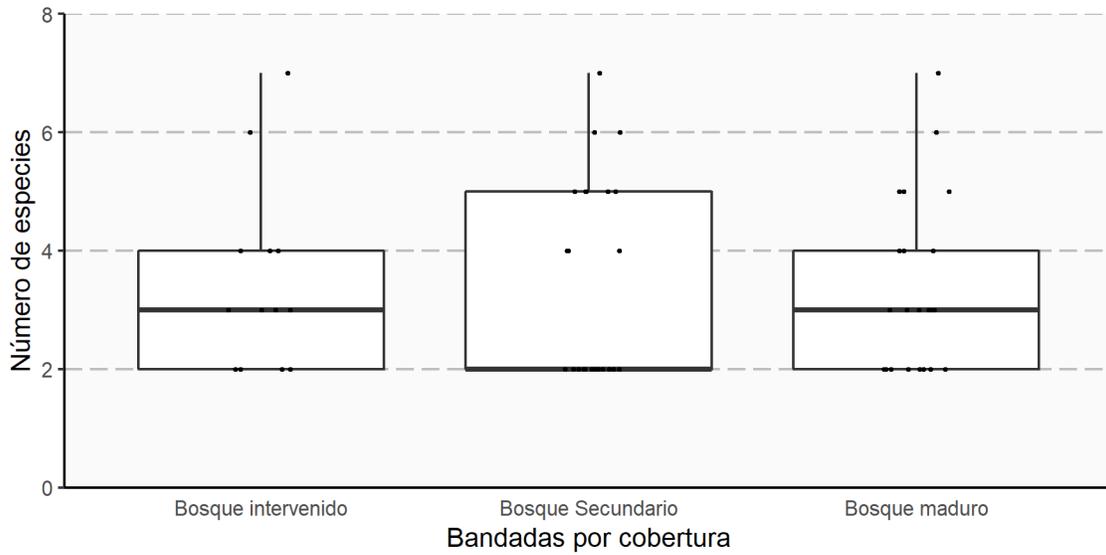


Figura 2. Número de especies de aves al interior de la bandada mixta entre cada cobertura.

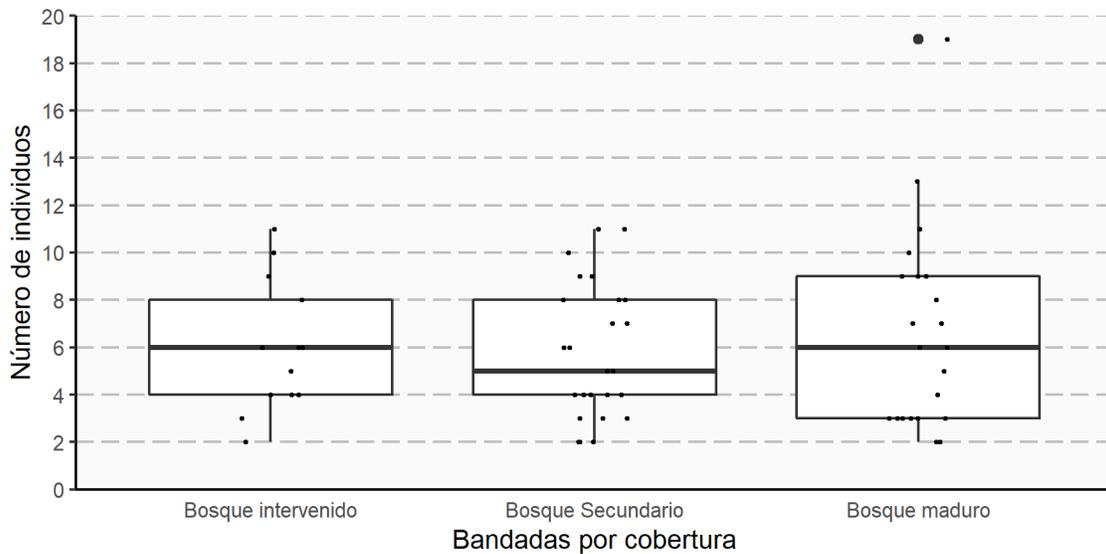


Figura 3. Número de individuos de aves al interior de la bandada mixta entre cada cobertura.

En las curvas de rarefacción la diversidad taxonómica aumentó progresivamente para todos los números de Hill (riqueza de especies, exponencial de Shannon e inverso de Simpson) en las tres coberturas estudiadas (**Fig. 4**). Estas indicaron una representatividad del muestreo por encima del 80% para las tres coberturas. El modelo hizo una predicción del total de especies que deberían estar presentes para cada cobertura, siendo de 28 especies para el bosque intervenido, 38 para el bosque secundario y 41 para el bosque maduro, dando como

resultado una completitud de muestreo del 93% para el bosque intervenido, 97% para el bosque secundario y 83% para el bosque maduro.

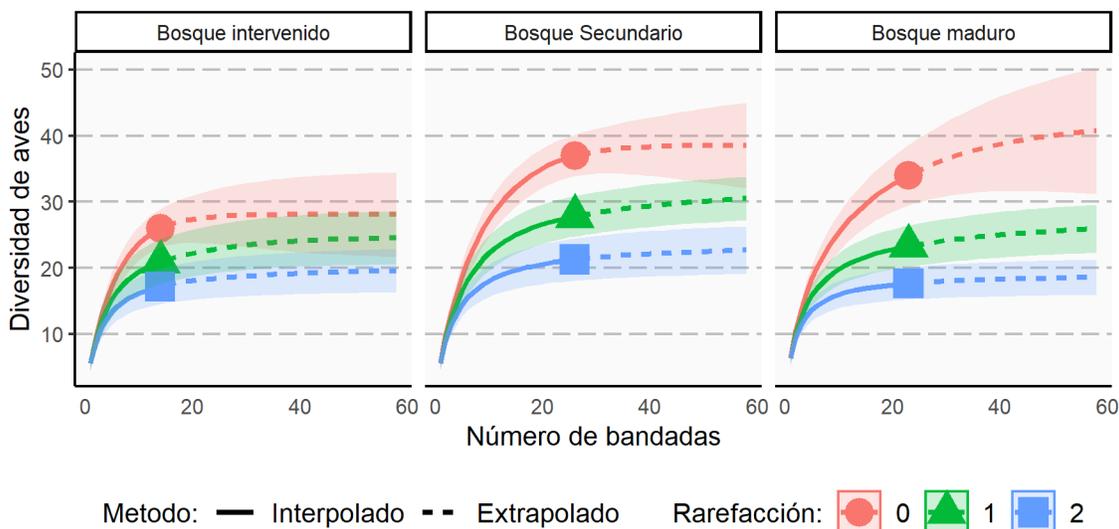


Figura 4. Curvas de rarefacción estimadas a partir de frecuencias por bandada mixta, donde 0) corresponde a la riqueza de especies, 1) a la diversidad de Shannon y 2) la diversidad de Simpson. La línea continua de la curva representa la interpolación (diversidad observada) y la línea punteada la extrapolación (diversidad esperada).

3.1 Estructura de bandadas mixtas

El dendrograma de disimilitud de Bray-Curtis indicó que hay diferencias marcadas en la composición de las bandadas en las diferentes coberturas vegetales (**Fig. 5**). Las coberturas del bosque maduro y del bosque secundario se diferencian en un 66,9%, mientras que el bosque secundario con relación al bosque intervenido comparten varios elementos que los hacen menos disímiles (56,1%), en contraste el bosque maduro fue el más diferente al intervenido con una disimilitud de 76,3%.

Se encontró principalmente dos tipos de bandadas mixtas, una conformada por especies generalistas, que se caracterizaron por ser especies de baja sensibilidad a la perturbación del hábitat, se distribuyeron en toda la estratificación vertical y estuvieron presentes en las tres coberturas vegetales; y otras conformadas por especialistas de sotobosque, que se caracterizaron por ser especies con alta sensibilidad a la perturbación del hábitat, suelen moverse únicamente por el sotobosque y estuvieron presentes solo en bosque maduro. De las 58 especies registradas solo 10 estuvieron presentes en las tres coberturas. Por otro lado, cada cobertura tuvo un número de especies exclusivas, donde el bosque intervenido tuvo seis especies, el bosque secundario 11 y el bosque maduro con 12. Entre el bosque intervenido y el bosque maduro se compartieron tres especies, entre el bosque secundario y el bosque

intervenido siete especies, y entre el bosque maduro y el bosque secundario nueve especies (**Tabla 1**).

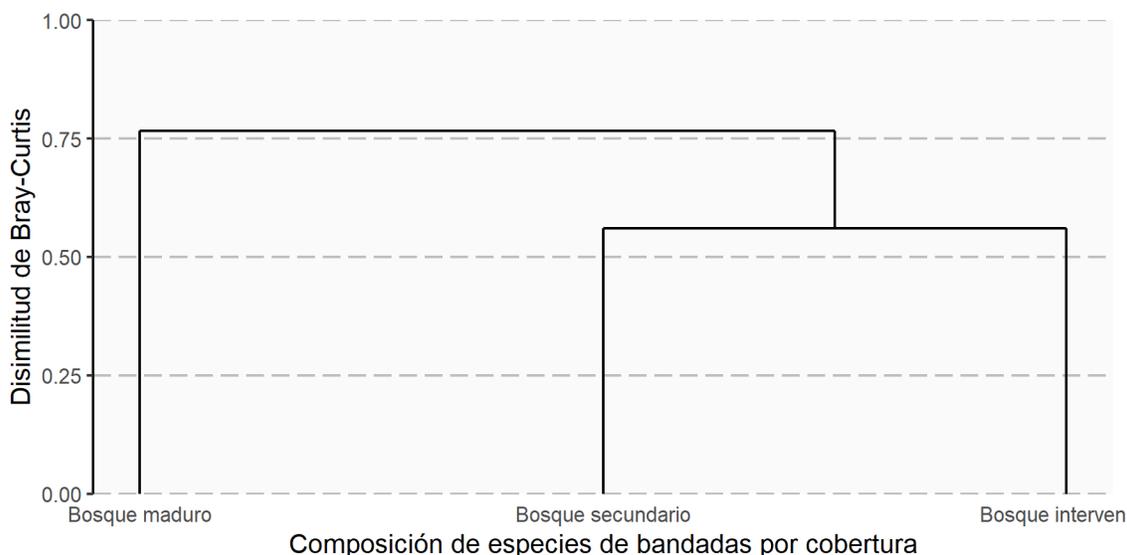


Figura 5. Dendrograma de disimilitud basado en el índice de Bray-Curtis, en donde se evidencia en porcentaje la diferencia estructural entre coberturas

3.2 Comportamiento y potenciales roles

Durante los recorridos se registraron comportamientos de especies que pueden ser indicadores del cumplimiento de roles específicos dentro de la bandada como una especie líder o centinela. Especies como *Tersina viridis*, *Hafferia immaculata*, *Eucometis penicillata*, *Thraupis episcopus*, *Tachyphonus delatrii* e *Islerothaupis luctuosa* se caracterizaron por moverse al frente en las bandadas mixtas, y a su vez emitir constantes vocalizaciones, comportamientos que suelen exhibir especies líderes. Por otro lado, especies como *Ramphocelus dimidiatus* y *Euphonia laniirostris* se caracterizaron por situarse en las periferias de las bandadas, mientras las demás especies participantes forrajeaban y consumían recursos, lo cual podría indicar que estas especies de las periferias posiblemente tenían un rol de centinelas en ese momento, por lo cual sería importante en futuros estudios evaluar estos roles en dichas especies (**Tabla 1**). Durante un recorrido se observó la formación de una bandada mixta de sotobosque, en la cual un individuo de *Hafferia immaculata* encontró una tropa de hormigas legionarias mientras se desplazaban por el sotobosque e inmediatamente empezó a realizar una serie de vocalizaciones continuas. En respuesta a su llamado llegaron dos individuos de *Dencrocincla fuliginosa*, seguidos por dos individuos de *Manacus manacus*, y por último, un individuo de *Eucometis penicillata*. Una vez formada la bandada mixta, se empezó a desplazar siguiendo a la tropa de hormigas mientras el individuo de *Hafferia immaculata* seguía delante de las demás especies, demostrando de esta forma el posible rol de especie líder. Se interpretó este comportamiento del hormiguero como

importante, tanto en la formación como en el mantenimiento y cohesión de la bandada mixta. En una observación adicional, algunas especies pequeñas como *Coereba flaveola* y *Todirostrum cinereum*, en comparación con los demás participantes de las bandadas mixtas, solían situarse al final de la bandada mixta y se desplazaban guardando una distancia considerable a las demás especies.

3.3 Diversidad funcional

Los dendrogramas funcionales evidenciaron diferencias funcionales en las bandadas mixtas registradas para cada cobertura, en donde se observan unas interacciones menos complejas en el bosque intervenido a diferencia del secundario y del maduro. (**Fig. 6**). La cobertura del bosque intervenido se caracterizó por presentar bandadas mixtas con especies de una baja sensibilidad a las perturbaciones del hábitat, con un peso promedio de 25,9 g (rango = 9.04-60.99 g) y de hábitos principalmente frugívoros seguidos de insectívoros. El bosque secundario se caracterizó por bandadas mixtas con especies con baja sensibilidad a las perturbaciones del hábitat, con un promedio de 27,4 g (rango = 9.04-82.02 g) y especies de hábitos principalmente omnívoros seguidos de frugívoros. Finalmente, la cobertura del bosque maduro se caracterizó por tener bandadas mixtas con especies de una sensibilidad media a las perturbaciones del hábitat y unas pocas con alta sensibilidad, con un peso promedio de 27,8 g (rango = 7.18-82.02 g), y presentar especies principalmente insectívoras seguidas de las omnívoras (**Tabla 2**). En cuanto a los índices funcionales, sí se encontraron diferencias entre las coberturas. Particularmente, el índice de uniformidad funcional para el bosque intervenido fue mayor (0.767), en comparación con el bosque secundario (0.704) y el bosque maduro (0.589). Para el índice de dispersión funcional, el bosque intervenido presentó valores de 0.376, mientras que el bosque secundario fue de 0.406 y el bosque maduro de 0.381.

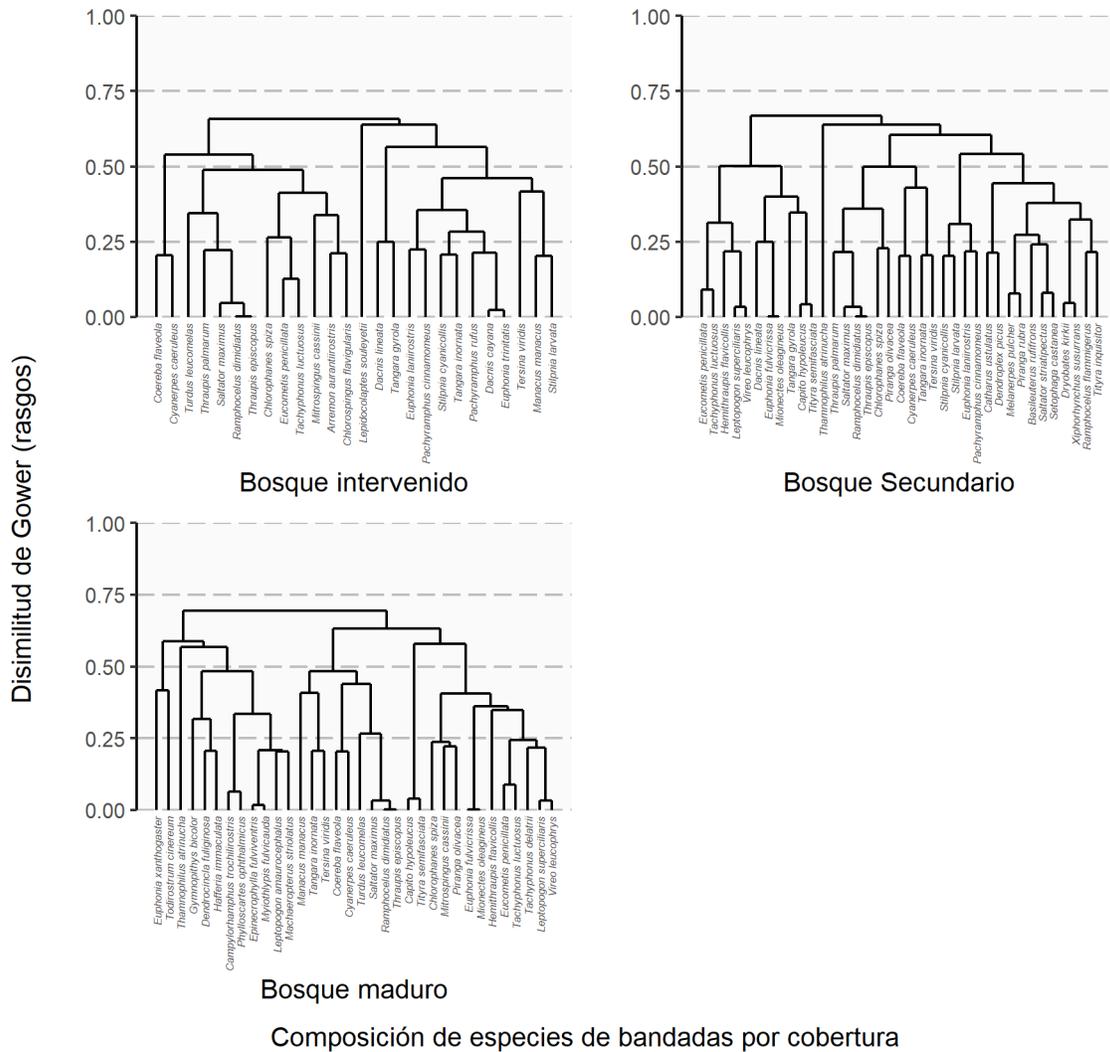


Figura 6. Dendrogramas funcionales para todas las especies registradas por cada cobertura vegetal.

Tabla 2. Valores funcionales promedio para las especies registradas en bandadas mixtas por cobertura.

	Sensibilidad	Peso	Dieta	FEve	Fdis
Bosque maduro	M	29.714	Insectívoro	0.589	0.381
Bosque secundario	L	27.377	Omnívoro	0.704	0.406
Bosque intervenido	L	25.985	Frugívoro	0.767	0.376

Convenciones: M: media; L: baja; FEve: uniformidad funcional; Fdis: dispersión funcional.

4. DISCUSIÓN

Se encontró que la estructura y la diversidad funcional de las bandadas mixtas fueron afectadas negativamente por la degradación del hábitat. Sin embargo, el número de especies e individuos participantes de las bandadas mixtas no varió significativamente entre las tres coberturas de estudio, lo que sugiere que atributos como la riqueza y la abundancia relativa pueden no ser los más acertados para medir cambios en las dinámicas de bandadas, y por el contrario, llama la atención sobre la importancia de tener en cuenta la identidad de cada especie (Morse, 1970; Dolby & Grubb, 1999; Greenberg, 2000). En hábitats perturbados como el bosque intervenido y el bosque secundario hubo predominancia de bandadas de hábitos generalistas que se desplazaban por todo el estrato vertical, y estaban conformadas principalmente por especies de la familia Thaupidae. Por otro lado, el bosque maduro fue la única cobertura que presentó bandadas mixtas especialistas de sotobosque insectívoros, donde la mayoría de especies pertenecían a las familias Thamnophilidae y Furnariidae.

El área de estudio cuenta con un total de 272 especies de aves registradas (ISAGEN, 2018) de las cuales en este estudio fueron registradas 58 participando en bandadas mixtas, lo que corresponde al 19,1% de la comunidad de aves presentes en la zona. Estos datos indican que alrededor del 20% del total de las especies reportadas en la región participan en bandadas mixtas, lo que ha sido reportado en comunidades de aves de los Andes Suramericanos, en Colombia, Perú y Bolivia (Remsen, 1985; Marín-Gómez & Arbeláez-Cortés, 2015; Williams & Lindell, 2019). En el Neotrópico, diversos estudios han reportado entre 10 y hasta 120 especies participantes de diferentes bandadas mixtas (Moynihan, 1962; Powell, 1979; Hutto, 1994; Latta & Wunderle, 1996; Poulsen, 1996; Machado, 1999; Montero, 1999; Maldonado-Coelho & Marini, 2000; Bohórquez, 2003; Brandt *et al.*, 2009; Zuluaga & Rodewald, 2015; Jones & Robinson, 2020), que coincide con los valores encontrados en nuestro estudio (58 spp.), y comparten los patrones de proporcionalidad de participación de especies en bandadas, en comparación con la riqueza local total en diversas zonas tropicales (Hutto, 1994; Bohórquez, 2003; Brandt *et al.*, 2009).

Se encontró que la cobertura con mayor cantidad de bandadas mixtas fue el bosque secundario, seguido por el bosque maduro y finalmente la cobertura del bosque intervenido. Esto responde a la presencia de especies generalistas, particularmente comunes en este tipo de hábitat, las cuales suelen tener una baja sensibilidad a la perturbación del hábitat, como es el caso de las especies de la familia Thraupidae, y son frecuentes en bosques secundarios (Zuluaga & Rodewald, 2015). Se encontró que la mayoría de las bandadas mixtas no se limitaron a una estratificación vertical específica, y por el contrario, suelen usar todas las estratificaciones verticales disponibles, lo que sugiere que estos sistemas sociales son dinámicos y expanden las zonas habituales de forrajeo de cada especie (Harrison & Whitehouse, 2011; Cordeiro *et al.*, 2015). Las únicas bandadas que se limitaron a un estrato

vertical específico fueron las especialistas de sotobosque. Estas, estuvieron conformadas en su gran mayoría por especies con una alta sensibilidad a la perturbación del hábitat, correspondientes a las familias *Thamnophilidae* y *Furnariidae*, que solo estuvieron presentes en la cobertura de bosque maduro, y son especies con altos requerimientos de hábitat en términos de la complejidad estructural (Powell, 1985; Zuluaga & Rodewald, 2015). Esto, refleja el impacto negativo que puede causar las intervenciones y degradación del hábitat, en particular para las especialistas de sotobosques (Stouffer & Bierregaard, 1995), llegando incluso a la desaparición de algunas especies en otro tipo de coberturas. En los Andes, se ha encontrado que la gran mayoría de especialistas insectívoros del sotobosque estuvieron presentes en las coberturas de bosque maduro. Tres de cada cuatro especies registradas en esta cobertura presentaban alta sensibilidad a las perturbaciones del hábitat, y coberturas como bosque secundario y sistemas agroforestales estuvieron dominadas por bandadas mixtas conformadas por especies generalistas (Zuluaga & Rodewald, 2015).

Entre las aves registradas en las bandadas mixtas, se evidenció la participación constante de tres especies migratorias boreales, lo cual ha sido documentada en diferentes regiones neotropicales (Ewert & Askins, 1991; Hutto, 1994; Latta & Wunderle, 1996). Se ha sugerido que estas especies se unen a las bandadas mixtas para obtener información local sobre los recursos de forrajeo o depredadores, aumentando así sus probabilidades de éxito y supervivencia (Greenberg, 2000).

Respecto a la diversidad taxonómica de las tres coberturas, las curvas de rarefacción mostraron un patrón ascendente exponencial para todos los números de Hill. La extrapolación de las curvas permitió calcular la completitud de los muestreos para las tres coberturas, siendo de 93% para bosque intervenido, 97% para bosque secundario y 83% para bosque maduro, por lo cual los datos presentados en esta investigación representan en gran medida las especies que pueden ser encontradas participando en bandadas mixtas en la zona de estudio.

En términos de funciones al interior de las bandadas, se sugiere que algunas especies podrían cumplir roles específicos, como líderes o centinelas con base en sus comportamientos particulares, tales como llamadas y vocalizaciones constantes. Ya que en este estudio fue posible registrar como se formaba una bandada mixta de insectívoros del sotobosque mediante las vocalizaciones de un individuo de *Hafferia immaculata*, y como al momento otras especies de insectívoros llegaron al lugar para dar formación a la bandada mixta. Por lo tanto, los resultados de esta investigación son consistentes con otros estudios que han demostrado que los animales utilizan vocalizaciones heteroespecíficas para localizar bandadas (Monkkonen *et al.*, 1996; Windfelder, 2001). Esta información es importante para apoyar planes de conservación de estas especies, ya que podrían tener implicaciones directas en la participación y beneficio de otras especies en este tipo de formaciones. Si es así, su desaparición podría traer graves consecuencias para la comunidad de aves presente en la zona

de estudio, pudiendo causar una mayor tasa de depredación hacia algunas especies o la disminución en la eficiencia de forrajeo (Zou *et al.*, 2018). Se ha registrado que los insectívoros de sotobosque son más propensos a agruparse en bandadas mixtas a diferencia de otras especies, y teniendo en cuenta que estos habitan principalmente en bosques conservados y suelen tener altas sensibilidades a las perturbaciones del hábitat, podrían ser las especies que más se vean afectadas ante la desaparición de especies indispensables para la formación y mantenimiento de bandadas mixtas (Kotagama & Goodale, 2004). Sería interesante comprobar si estas especies cumplen más ampliamente alguno de estos roles (*ver* Goodale & Kotagama, 2005).

Los resultados del dendrograma de disimilitud muestran que las bandadas mixtas cuentan con unas especies exclusivas de cada cobertura, lo que soporta la idea de que la estructura de la vegetación, y en particular su complejidad, incide en el tipo y número de especies que participan en la formación. De igual forma, el número de individuos por especie y la participación de otras especies pueden encontrarse participando en bandadas mixtas a través de las tres coberturas de estudio, evidencian sus capacidades como especies generalistas con pocos requisitos específicos del hábitat que les permite estar presentes en coberturas vegetales distintas (Morse, 1977; Harrison & Whitehouse, 2011). Los dendrogramas funcionales evidenciaron diferencias en las bandadas mixtas registradas (rango de diferencias funcional entre las especies de las bandadas entre cada cobertura) entre coberturas, mostrando como las especies que estuvieron presentes en cada cobertura se relacionaron con los rasgos funcionales utilizados en los análisis. De las tres coberturas, el bosque intervenido fue la cobertura que menos interacciones presentó a diferencia del bosque secundario y del bosque maduro, según las longitudes de las ramas y los clados formados por dichas interacciones (Petchey & Gaston, 2002).

Se encontró diferencias en los índices funcionales entre coberturas (**Tabla 1**). En términos de uniformidad funcional, el bosque maduro tuvo mayor cantidad de especies con rasgos únicos y particulares, a diferencia del bosque intervenido en donde se presentaron especies con rasgos más homogéneos (Villéger *et al.*, 2008). En cuanto a la dispersión funcional, estrechamente relacionado con el funcionamiento de un ecosistema, el bosque secundario fue la cobertura que presentó el valor más alto, seguido por el bosque maduro y el bosque intervenido. Una explicación potencial a estos resultados es que valores más altos de dispersión funcional están relacionados con mayor competencia entre las especies, lo cual concuerda con el bosque secundario siendo una cobertura vegetal intermedia en donde pueden estar algunas especies tanto de bosque maduro como de bosque intervenido compitiendo por los recursos (Prescott *et al.*, 2016). Estos resultados soportarían las predicciones de la hipótesis de perturbación intermedia, que plantea que hábitats con disturbios medios pueden generar condiciones para albergar una mayor diversidad de especies (Roxburgh *et al.*, 2004). La uniformidad funcional de una comunidad está relacionada con el grado de complejidad de un hábitat, y por tanto, éstos pueden proveer una

mayor disponibilidad de nichos ecológicos para las especies (Schleuter *et al.*, 2010; García-Morales *et al.*, 2016). Esto podría explicar porque en el bosque maduro se pueden observar tanto especies generalistas como especialistas, a diferencia de las demás coberturas, que soportaron principalmente especies generalistas.

La deforestación y la degradación del hábitat en el Neotrópico se han identificado entre las amenazas más importantes para las poblaciones de aves (Terborgh, 1980; Robbins *et al.*, 1989; Rappole & MacDonald, 1994). El conocimiento actual sobre diferentes especies se ha centrado en gran medida en las tierras bajas del neotrópico (Laurence y Bierregaard, 1997; Maldonado-Coelho & Marini, 2000, Acevedo-Charry *et al.*, 2021) y en estudios puntuales sobre la avifauna residente andina (Restrepo & Gómez, 1998; Rengifo, 2001, Gómez *et al.*, 2020). Sin embargo, aún quedan varias regiones por explorar, aún más con un enfoque en documentar y entender las interacciones entre especies y las dinámicas de los sistemas sociales, como las bandadas mixtas (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2011; Zuluaga & Rodewald, 2015). Aquí se presentaron los patrones de estructuración de las bandadas en un gradiente de perturbación de hábitat, en donde reportamos evidencia de la pérdida de especies, pérdida de gremios alimenticios como insectívoros de sotobosque, disminución de la diversidad funcional y una baja tasa de ocurrencia para la formación de bandadas mixtas en ambientes más perturbados. Se espera que sea la base para fortalecer esta línea de investigación centrada en las interacciones sociales entre especies de aves en la zona del Magdalena medio Caldense y que los resultados de este estudio, con base en la información de la ecología de las especies, puedan servir para futuras investigaciones que acerquen cada vez más a la comprensión de las consecuencias que generan las intervenciones antrópicas en los ecosistemas y como estas afectan a las comunidades de aves que allí residen.

5. CONCLUSIONES

- No se evidenciaron cambios en el número de especies e individuos de las bandadas mixtas entre las diferentes coberturas, pero sí en su composición y diversidad funcional
- Las perturbaciones y alteraciones del hábitat modifican las dinámicas ecológicas de las bandadas mixtas en términos de su estructura y principalmente diversidad funcional, mostrando una pérdida en diferentes dimensiones a medida que el hábitat presentaba un grado de perturbación más alto. Algunos de estas dimensiones fueron la desaparición de especies especialistas, como por ejemplo las insectívoras de sotobosque, una baja tasa de encuentro de bandadas mixtas, y la pérdida de diversidad funcional, siendo Thraupidae la familia más predominante en ambientes altamente intervenidos. Algunas especies pueden presentar un rol importante para la formación y el mantenimiento de la bandada mixta, por lo cual se hace importante incorporar un componente de conocimiento de interacciones ecológicas entre los elementos claves para la conservación. Por ejemplo, la extinción local de alguna de estas especies podría causar consecuencias para las demás especies que se benefician de estas formaciones para sus actividades de forrajeo y protección ante posibles depredadores.
- Este es el primer estudio de bandadas mixtas realizado en esta zona de estudio, lo que contribuye al conocimiento de estas interacciones ecológicas de aves en los andes colombianos, en particular en comunidades del Magdalena medio Caldense. Las bandadas mixtas son componentes frecuentes e importantes en los ecosistemas y su entendimiento es clave para documentar dinámicas de ensamblajes de especies a diferentes escalas espaciales y temporales.

6. AGRADECIMIENTOS

- Al convenio de investigación entre ISAGEN y la Universidad de Caldas (convenio No. 33/45) por financiar este trabajo de grado en el marco del proyecto de investigación “Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en las zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN”, código VIP 201010027713.
- A David Ocampo, Jenny Muñoz y Kelly Orozco por sus consejos y asesoría a lo largo de este trabajo de grado.
- Al equipo de trabajo del componente de aves del proyecto Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en las zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN por su ayuda en campo.

7. REFERENCIAS

- Acevedo-Charry O, FA Peña-Alzate, J Beckers, M Cabezas, B Coral-Jaramillo, O Janni, D Ocampo, SM Peñuela-Gómez, D Rocha, JB. Socolar & Z Colón-Piñeiro. (2021). Avifauna del interfluvio de la cuenca media Caquetá-Putumayo (Japurá-Iça), al sur de la Amazonia Colombiana y su respuesta a la huella humana. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* Recuperado a partir de <https://raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1307>
- Bayne, E. M., & Hobson, K. A. (1997). Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on predation of artificial nests. *Conservation Biology*, 11(6), 1418-1429.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A., & Mustoe, S. (2000). *Bird census techniques*. Elsevier
- Cordeiro, N. J., Borghesio, L., Joho, M. P., Monoski, T. J., Mkongewa, V. J., & Dampf, C. J. (2015). Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species bird flocks. *Biological Conservation*, 188, 61-71.
- Dolby, A. S., & Grubb Jr, T. C. (1998). Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal Behaviour*, 56(2), 501-509.
- Dolby, A. S., & Grubb, T. C. (1999). Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *The Auk*, 116(2), 557-559.
- Enoksson, B., Angelstam, P., & Larsson, K. (1995). Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology*, 10(5), 267-275.
- Flather, C. H., & Sauer, J. R. (1996). Using landscape ecology to test hypotheses about large scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology*, 77(1), 28-35.
- García-Morales, M., Denno, B. D., Miller, D. R., Miller, G. L., Ben-Dov, Y., & Hardy, N. B. (2016). ScaleNet: a literature-based model of scale insect biology and systematics. *Database*, 2016.
- Gómez, D., Orozco, K., Cardona, F., Pineda, M., Bedoya, M. L., & Ocampo, D. (2020). Avifauna del Parque Nacional Natural Selva de Florencia (Samaná, Caldas, Colombia): nuevos registros y ampliaciones de distribución. *Biota colombiana*, 21(2), 40-71.
- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2005). Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 669-676
- Goodale, E., Beauchamp, G., Magrath, R. D., Nieh, J. C., & Ruxton, G. D. (2010).

- Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 354-361.
- Goodale, E., Ding, P., Liu, X., Martínez, A., Si, X., Walters, M., & Robinson, S. K. (2015). The structure of mixed-species bird flocks, and their response to anthropogenic disturbance, with special reference to East Asia. *Avian Research*, 6(1), 14.
- Goodale, E., Sridhar, H., Sieving, K. E., Bangal, P., Colorado Z, G. J., Farine, D. R., ... & Shanker, K. (2020). Mixed company: a framework for understanding the composition and organization of mixed-species animal groups. *Biological Reviews*, 95(4), 889-910.
- Greenberg, R., Bichier, P., & Angón, A. C. (2000). The conservation value for birds of cacao plantations with diverse planted shade in Tabasco, Mexico. *Animal conservation*, 3(2), 105-112.
- Harris, L. D., & Silva-Lopez, G. (1992). Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. In *Conservation biology* (pp. 197-237). Springer, Boston, MA.
- Harrison, N. M., & Whitehouse, M. J. (2011). Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour*, 81(4), 675-682.
- Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2008). Population abundance and biomass of large-bodied birds in Amazonian flooded and unflooded forests. *Bird Conservation International*, 18(2), 87-101.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- Hutto, R. L. (1994). The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor*, 96 (1), 105-118.
- ISAGEN. (2014a). Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN en el oriente de Caldas, Central Hidroeléctrica Miel I 2014. Ejecutado por la Universidad de Caldas.
- ISAGEN. (2014b). Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN en el oriente de Caldas, Área de influencia del trasvase del río Manso 2014. Ejecutado por la Universidad de Caldas.
- ISAGEN, Universidad de Caldas. (2018). Base de datos Monitoreo de la fauna vertebrada silvestre en zonas de influencia de los centros productivos de ISAGEN en el oriente de Caldas, Área de influencia del trasvase del río Manso 2018. Ejecutado por la Universidad de Caldas.

- IUCN (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Jones, H. H., & Robinson, S. K. (2020). Patch size and vegetation structure drive changes to mixed-species flock diversity and composition across a gradient of fragment sizes in the Western Andes of Colombia. *The Condor*, 122(2), duaa006.
- Jokimäki, J., & Huhta, E. (1996). Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fennica*, 73(3), 97-113.
- Jullien, M., & Clobert, J. (2000). The survival value of flocking in Neotropical birds: Reality or fiction?. *Ecology*, 81(12), 3416-3430.
- Jullien, M., & Thiollay, J. M. (1998). Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology*, 67(2), 227-252.
- Kotagama, S. W., & Goodale, E. (2004). The composition and spatial organization of mixed-species flocks in a Sri Lankan rainforest. *Forktail*, 20, 63-70.
- Kumar, A., & O'Donnell, S. (2007). Fragmentation and elevation effects on bird–ant interactions in neotropical montane forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 23(5), 581-590.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package ‘FD’. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*.
- Laurance, W. F., & Bierregaard, R. O. (Eds.). (1997). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press.
- Lee, T. M., Soh, M. C., Sodhi, N., Koh, L. P., & Lim, S. L. H. (2005). Effects of habitat disturbance on mixed species bird flocks in a tropical sub-montane rainforest. *Biological conservation*, 122(2), 193-204.
- Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2000). Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *The Condor*, 102(3), 585-594.
- Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2004). Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological Conservation*, 116(1), 19-26.
- Martinez, A.E., Zenil RT. 2012 Foraging guild influences dependence on heterospecific

alarm calls in Amazonian bird flocks. *Behav. Ecol.* 23, 544–550.

Marín-Gómez, O. H., & Arbeláez-Cortés, E. (2015). Variation on species composition and richness in mixed bird flocks along an altitudinal gradient in the Central Andes of Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 50(2), 113-129.

Monkkonen, M., Forsman, J. T. & Helle, P. (1996). Mixed-species foraging aggregations and heterospecific attraction in boreal bird communities. *Oikos* 77:127–136.

Morse, D. H. (1977). Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*, 27(5), 332-339.

Moynihan, M. H. (1962). The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds.

Munn, C. A., & Terborgh, J. W. (1979). Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4), 338-347.

Ocampo, D., K Borja-Acosta, J Lozano-Flórez, S Cifuentes-Acevedo, E Arbeláez-Cortés, N Bayly, A Caguazango, B Coral-Jaramillo, D Cueva, F Forero, J Gómez, C Gómez, M Loaiza-Muñoz, G Londoño, S Losada-Prado, S Pérez-Peña, H Ramírez-Chaves, M Rodríguez-Posada, J Sanabria-Mejía, M Sánchez-Martínez, V Serrano-Cardozo, M Sierra-Buitrago, J Soto-Patiño and O Acevedo-Charry. (2020). Body mass dataset for 1317 bird and 270 mammal species from Colombia. *Ecology*.

Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., & Legendre, P. (2019). McGlenn 439 D et al. *Vegan: Community Ecology Package. R package version*, 2-5.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), 402-411.

Powell, GVN. 1985 Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. *Ornithol. Monogr.* 36, 713–732.

Prescott, G. W., Gilroy, J. J., Haugeasen, T., Uribe, C. A. M., Foster, W. A., & Edwards, D. P. (2016). Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation*, 197, 139-145.

Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., & DeSante, D. F. 1993. Handbook of field methods for monitoring landbirds. *USDA Forest Service/UNL Faculty Publications*, 105pg.

Renjifo, L. M. (1999). Composition Changes in a Subandean Avifauna after Long-Term Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 13: 1124-1139.

Renjifo, L. M. (2001). Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the

- abundance of subandean bird species. *Ecological applications*, 11(1), 14-31.
- Renjifo, L. M., Gómez, M. F., Velásquez-Tibatá, J., Amaya-Villarreal, Á. M., Kattan, G. H., Amaya-Espinel, J. D., & Burbano-Girón, J. (2017). Libro rojo de aves de Colombia. Vol. 1. Bosques húmedos de los Andes y la Costa Pacífica.
- Restrepo, C., & Gómez, N. (1998). Responses of understory birds to anthropogenic edges in a Neotropical montane forest. *Ecological applications*, 8(1), 170-183.
- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., & Romero, M. (2004). Ecosistemas de los Andes colombianos (No. 333.950986 E19). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá (Colombia).
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*, 80(3), 469-484.
- Soulé, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Wrights, J., Sorice, M., & Hill, S. (1988). Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, 2(1), 75-92.
- Sridhar, H., Beauchamp, G., & Shanker, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2), 337-347.
- Stouffer, P. C., & Bierregaard Jr, R. O. (1995). Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology*, 76(8), 2429-2445.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A., & Moskovits, D. K. (1996). *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press.
- Tellería, J. L. (2001). Passerine bird communities of Iberian dehesas: a review. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24(2), 67-78.
- Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker III, T. A., Munn, C. A., & Pierpont, N. (1990). Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, 60(2), 213-238.
- Theodorsson-Norheim, E. (1986). Kruskal-Wallis test: BASIC computer program to perform nonparametric one-way analysis of variance and multiple comparisons on ranks of several independent samples. *Computer methods and programs in biomedicine*, 23(1), 57-62.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, F., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M & Umaña, AM. 2006. Segunda edición. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Programa de inventario de biodiversidad. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301.
- Williams, S. M., & Lindell, C. A. (2019). The influence of a single species on the space use of mixed-species flocks in Amazonian Peru. *Movement ecology*, *7*(1), 1-9.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: Ecological Archives E095-178. *Ecology*, *95*(7), 2027-2027.
- Windfelder, T. L. (2001). Interspecific communication in mixed-species groups of tamarins: evidence from playback experiments. *Animal Behaviour*, *61*(6), 1193-1201.
- Zou, F., Jones, H., Jiang, D., Lee, T. M., Martínez, A., Sieving, K., ... & Goodale, E. (2018). The conservation implications of mixed-species flocking in terrestrial birds, a globally-distributed species interaction network. *Biological Conservation*, *224*, 267-276.
- Zuluaga, G. J. C., & Rodewald, A. D. (2015). Response of mixed-species flocks to habitat alteration and deforestation in the Andes. *Biological Conservation*, *188*, 72-81.