

**LIMITES ALTITUDINALES Y PATRONES DE ROTACIÓN EN LA
DIVERSIDAD DE AVES EN UN GRADIENTE DE LOS ANDES
CENTRALES DE COLOMBIA**

JUAN FELIPE CARDONA ZULUAGA

Universidad de Caldas

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Programa de Biología

Manizales, Colombia

2022

**LIMITES ALTITUDINALES Y PATRONES DE ROTACIÓN EN LA
DIVERSIDAD DE AVES EN UN GRADIENTE DE LOS ANDES
CENTRALES DE COLOMBIA**

JUAN FELIPE CARDONA ZULUAGA

Investigación presentada para obtener el título de biólogo

Director (a):

Ph.D. Héctor E. Ramírez-Chaves

Grupo de investigación:

Grupo de Investigación en Ecosistemas Tropicales, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad de Caldas, Manizales, Colombia.

Línea de investigación:

Ornitología

Universidad de Caldas

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Programa de Biología

Manizales, Colombia

2022

Agradecimientos

Le agradezco profundamente a mi tutor Héctor E. Ramírez-Chaves por su apoyo, paciencia y conocimientos pues fueron los pilares fundamentales en el desarrollo de la investigación. A Daniel Aristizábal y Deivy Gómez por el compartir de ideas durante lo que fue todo el proceso académico y la construcción de este documento. A Marcela Espitia por ser mi mano derecha durante las salidas al campo y la recolección de la información.

Resumen

A lo largo de los diversos gradientes de elevación repartidos por las montañas de todo el mundo se presentan una variedad de características bióticas y abióticas que determinan el desplazamiento de las aves. Sin embargo, aún son pocas las investigaciones que evalúan el recambio de especies de aves a través de las montañas. En el Neotrópico, los Andes cuentan con un alto número de especies endémicas repartidas en líneas de elevación estrechas, además de gradientes ambientales y recambios altitudinales que lo vuelven un punto clave para la investigación de la variación y recambio de especies. Por ello, el objetivo de este trabajo es caracterizar la riqueza y composición del ensamblaje de la avifauna a lo largo de un gradiente de elevación comprendido entre los 2450 y 3450 m en los Andes centrales de Colombia. La composición de la avifauna (riqueza de especies y el número de individuos por especie) se evaluó a lo largo de 34 puntos que representan el gradiente. En total se registraron 114 especies de aves repartidas en 27 familias y 9 órdenes, de las cuales 107 se encontraban haciendo uso efectivo del hábitat. Se identificaron algunos puntos clave como los intervalos de solapamiento, segregación y desplazamiento límite de las especies congénere. Se revelaron dos agrupaciones a lo largo del gradiente y las especies propias de cada una.

Palabras clave: Andes, bosque, desplazamiento, gradiente de elevación, límites altitudinales, montañas, solapamiento.

Abstract

A variety of biotic and abiotic characteristics occur along the various elevational gradients spread across mountains around the world that determine the movement of birds. However, there are still few investigations that evaluate the turnover of bird species through the mountains. In the Neotropics, the Andes have a high number of endemic species spread over narrow elevation lines, as well as environmental gradients and altitudinal changes that make it a key point for the investigation of species variation and turnover. Therefore, the objective of this work is to characterize the richness and composition of the avifauna assemblage along an elevation gradient between 2450 and 3450 m in the central Andes of Colombia. Avifauna composition (species richness and number of individuals per species) was assessed along 34 points representing the gradient. In total, 114 species of birds distributed in 27 families and 9 orders were registered, of which 107 were making effective use of the habitat. Some key points were identified such as the intervals of overlap, segregation and limit displacement of the congeneric species. Two groupings were revealed along the gradient and the species characteristic of each one.

Keywords: Andes, forest, displacement, elevation gradient, altitudinal limits, mountains, overlap.

Tabla de contenido

1. Introducción.....	7
2. Materiales y métodos	10
2.1. Área de estudio	10
2.2. Recolección de datos	11
2.3. Análisis de datos	12
3. Resultados	14
3.1. Riqueza de aves	14
3.2. Intervalos de desplazamiento	21
3.3. Efectos del gradiente sobre la composición.....	24
4. Discusión	26
5. Conclusiones	29
6. Referencias.....	30

1. Introducción

Los patrones de riqueza y composición de las especies pueden explicarse en términos de gradientes ambientales (Caughley et al. 1988, MacCoy 1990, Guerrero et al. 1999). La distribución que pueda presentar una especie a lo largo de estos gradientes estará condicionada por componentes abióticos y bióticos, que son determinantes para su persistencia espacial y temporal (Brown 1984, Christy & Jonh-Arvid 2010, Carantón 2017). El desplazamiento entre gradientes de elevación implica cambios en las condiciones locales que a su vez repercuten en la productividad, competencia y depredación dentro de un ecosistema (Terborgh & Weske 1975, Rahbek 1995, Lieberman et al. 1996, Lomolino 2001).

Para el caso particular de las aves, las diferentes condiciones térmicas imponen un estrés fisiológico (Buckley et al. 2018, Oswald et al. 2021). Así, fuera de los intervalos climáticos a las que están aclimatadas o adaptadas evolutivamente, las aves encuentran límites directos (fisiológicos) para mantener la temperatura corporal, e indirectos, donde al aumentar el metabolismo para impulsar la termogénesis (en frío) o el enfriamiento evaporativo (en calor), reducen la energía disponible para funciones cruciales del ciclo de vida (Janzen 1967, Londoño et al. 2017).

Por otra parte, las interacciones entre las especies refuerzan o expanden los límites en el desplazamiento que pueda tener un organismo a lo largo de gradientes de elevación (Terborgh & Weske 1975, Morse 1977, Harrison & Whitehouse 2011, Dhondt 2012). En aves se han documentado relaciones benéficas como la formación de bandadas mixtas donde dos o más individuos de diferentes especies que se mueven juntos por toda o una porción del gradiente, que se favorecen aumentando la eficiencia de forrajeo y detección de los depredadores (Cordeiro et al. 2015). En contraste, la competencia acentúa los límites en el desplazamiento y la distribución de las especies (Svårdson 1949, Terborgh 1985).

A lo largo de una montaña pueden presentarse al menos dos patrones generales: 1) el decrecimiento en la riqueza de especies al aumentar la elevación como producto de la marcada variación climática en las tierras altas, y 2) la concentración de especies en elevaciones intermedias, debido a las condiciones favorables y solapamiento de distribuciones de especies

de tierras altas y bajas (Colwell & Lees 2000, Quintero & Jetz 2018). Existen montañas que no alcanzan a rebasar el límite de temperatura que algunas especies toleran, por lo que estas pueden superarlas; mientras que, para otras especies con menor capacidad de soportar cambios grandes en la temperatura, las montañas en una misma región resultan ser barreras absolutas (Janzen 1967).

El interés por entender el ensamblaje de las aves en gradientes altitudinales ha aumentado de la mano con la preocupación por el cambio climático y el incremento de la temperatura global (Velásquez-Tibatá et al. 2012, Carantón 2017). En teoría, cuando las condiciones ambientales no son adecuadas para la supervivencia las poblaciones están obligadas a moverse y buscar nuevos territorios (Wu 2020). El cambio climático, por lo tanto, aumentará la probabilidad de colonización en algunas especies, y en otras, el riesgo de extinción (Peterson et al. 2001, Peterson et al. 2002, Avalos & Hernández 2015). Este impacto será mayor en regiones con alto número de endemismos (como las cordilleras de Colombia) donde su pérdida se traduciría en extinciones globales (Stattersfield 1998). El desplazamiento y la desaparición de las especies también tendrá implicaciones significativas en las interacciones, pues algunas poblaciones experimentarán liberación por parte de su competidor, mientras que otras podrían ser suprimidas o incluso excluidas de la totalidad del gradiente (Stralberg et al. 2009, Velásquez-Tibatá et al. 2012). Por otra parte, uno de los criterios utilizados para cuantificar el riesgo de extinción de las especies es el tamaño de la distribución geográfica ya que es más fácil que desaparezca por completo una especie que se encuentra restringida a pequeños lugares (Sekercioglu et al. 2008, Foden et al. 2013). De una forma análoga se sugiere que el desplazamiento a través de gradientes de elevación también funciona como un predictor de riesgo, ya que las especies que se encuentran limitadas a franjas estrechas son más vulnerables (White & Bennett 2015). En contraste, un intervalo de elevación amplio y continuo puede proporcionar más lugares que sirvan como refugios, reduciendo la vulnerabilidad de una especie (Gage et al. 2004).

La región de los Andes es conocida como uno de los grandes centros de biodiversidad del mundo (Anthelme et al. 2014, Herzog et al. 2017). Esta región cuenta con un alto número de aves endémicas, pero también un acelerado deterioro ambiental, por lo que se le ha definido como un área prioritaria para la conservación mundial (Stattersfield 1998, Myers et al. 2000).

Especialmente en su sector tropical, presenta gradientes ambientales y recambios altitudinales que la vuelven un punto clave para el estudio de los posibles efectos del cambio climático (Fjeldså et al. 2012), particularmente en tierras altas donde aún son pocos los estudios que han descrito los límites en el desplazamiento de las especies a lo largo de gradientes continuos.

En Colombia, ubicada en el extremo norte de Sudamérica, los Andes están constituidos por tres cordilleras que se extienden de sur a norte y que presentan condiciones climáticas únicas, lo que incrementa el número de endemismos en zonas de montaña (Haffer 1967, Renjifo et al. 1997). Por esta razón, la presencia de las cordilleras ha contribuido fuertemente a que la riqueza de aves del país alcance las 1954 especies (Asociación Colombiana de Ornitología 2020). Dentro de estas, la Cordillera Central alberga grandes regiones de selvas andinas, altoandinas y páramos, que, a su vez, se han modificado extensivamente para el establecimiento de centros poblados y áreas agrícolas de importancia cultural como el Paisaje Cafetero (Renjifo 1998, Rodríguez & Carranza-Quiceno 2008). Dentro de las estribaciones occidentales de la Cordillera Central, en su zona media, se localiza el departamento de Caldas, donde no se ha desarrollado ninguna investigación que evalué el recambio de especies de aves en gradientes de elevación, a pesar de que este sector del país ha sido reconocido de importancia para la conservación y el estudio de aves desde hace más de 20 años (Verhelst 2001).

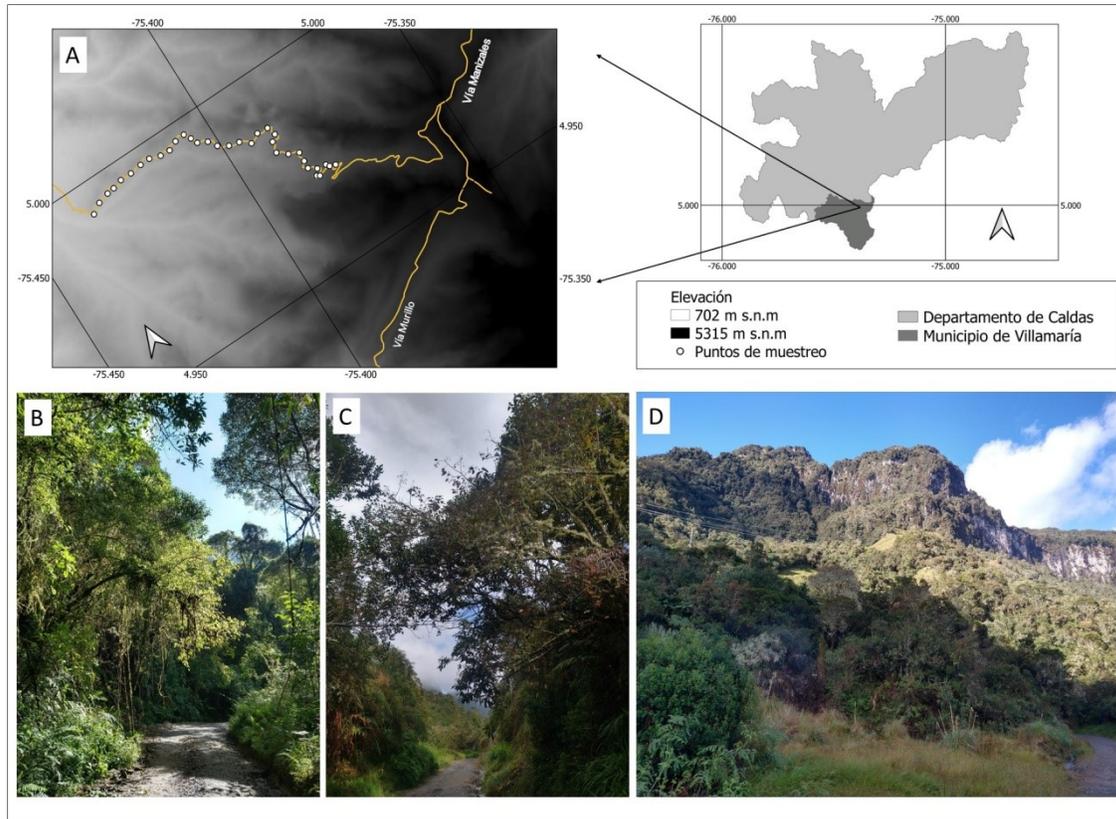
De acuerdo con lo expuesto en los párrafos anteriores, la pregunta planteada en este proyecto es: ¿cómo varía la riqueza y composición del ensamblaje de aves a través de un gradiente de elevación de 1000 metros en selvas andinas de la Cordillera Central de Colombia? Los resultados de este estudio buscan aportar una línea base en el conocimiento sobre el estado actual en la composición, distribución límite y patrones de rotación de la avifauna a lo largo de un gradiente de elevación (2450 a 3450 m s.n.m.) en el departamento de Caldas. Además, son clave para desarrollar estrategias de conservación y mitigación de los efectos de los escenarios futuros de cambio climático.

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en una porción de la antigua vía al Nevado del Ruiz, ubicada entre los municipios de Villamaría y Manizales del departamento de Caldas. La vía cuenta con 27 kilómetros desde la vereda Gallinazo ($4^{\circ}59'33''\text{N}$ $75^{\circ}26'1''\text{W}$, 2200 m) hasta la intersección con la carretera al Nevado del Ruiz y Murillo ($4^{\circ}58'7''\text{N}$ $75^{\circ}21'6''\text{W}$ 4000 m), en el departamento del Tolima (Figura 1). A lo largo de este intervalo hay presencia de bosque subandino, andino y vegetación de páramo (Cuatrecasas 1958). Esta área fue seleccionada ya que se encuentra ubicada contigua a la Reserva Forestal Protectora Bosques de la Central Hidroeléctrica de Caldas — CHEC— que cuenta con un área aproximada de 3.890 hectáreas cubiertas en su mayoría por bosque nativo. En este sector se visitaron 34 puntos fijos distanciados cada 350 metros a lo largo de la vía, para abarcar 12 kilómetros y una elevación de 1000 m comprendidos entre los 2450 y 3450 m (Figura 1).

Figura 1. A. Localización del área de estudio en la Cordillera Central del departamento de Caldas. Los puntos blancos representan los 34 sitios de captura de datos a través de un gradiente de elevación de 1000 metros, sobre la antigua vía al Nevado del Ruiz – Villamaría, Caldas. **B.** Vegetación observada a los 2450 m s.n.m. **C.** Vegetación observada a los 3000 m s.n.m. **D.** Vegetación observada a los 3450 m s.n.m.



2.2. Recolección de datos

En cada uno de los 34 puntos establecidos, se realizaron conteos de aves durante 10 minutos con intervalos de 5 a 10 minutos y un radio fijo de 100 metros, tiempo y cobertura apropiada para los censos de aves en las áreas tropicales (González-García 2011). Los conteos fueron efectuados por dos investigadores observando en conjunto. En cada jornada se realizaron 17 puntos efectuados entre las 6:00 y 12:00 horas, por lo que se utilizaron dos días consecutivos para cumplir con su totalidad. Se realizaron 10 repeticiones por cada lugar designado para muestreo (20 días efectivos en campo) alternando el punto de inicio cada jornada para evitar sesgos relacionados con la hora, acumulando un esfuerzo total de 340 censos y 82 horas en campo. La toma de datos se realizó entre junio y octubre de 2021.

En cada punto se tomó la información correspondiente al número de especies e individuos por especie, incluyendo sólo aquellos que realizaban uso efectivo del hábitat (aves perchedas o forrajeando). Aquellas que fueron registradas en vuelo se anexaron a una lista general pero no se tuvieron en cuenta para los análisis de identificación de patrones de distribución a lo largo del gradiente. La identificación se realizó mediante registros visuales y auditivos, con ayuda de binoculares 8 y 10 x 42, guías de campo y bibliotecas de cantos.

2.3. Análisis de datos

Con la finalidad de facilitar la interpretación de los datos se dividió el gradiente cada 200 metros de elevación, dando como resultado cinco intervalos (numerados del uno al cinco de menor a mayor altitud). Para determinar la representatividad del muestreo se construyeron curvas de acumulación de especies por cada intervalo elevación y para la totalidad del gradiente, utilizando el programa EstimateS (Colwell 2009). Para establecer la riqueza observada y esperada se utilizó el estimador no paramétrico Chao1 y Chao2 recomendado para muestras pequeñas (Colwell & Coddington 1994).

Para conocer los puntos de solapamiento y segregación a lo largo del gradiente de los congéneres los datos se agruparon por familias, se construyeron gráficas con el desplazamiento máximo y mínimo utilizando los datos recolectados a lo largo de los 34 puntos. Los datos se agruparon siguiendo la propuesta taxonómica de “South American Classification Committee” (Remsen et al. 2022).

Para observar el comportamiento de la riqueza a lo largo del gradiente se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) donde la variable independiente está representada por los cinco intervalos y la variable dependiente por la riqueza de especies de aves en cada uno de ellos. Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa Past (Hammer et al. 2001).

Para determinar el efecto del gradiente sobre la composición de las especies se realizó un análisis de clasificación jerárquica (Jaime-Escalante et al. 2016), aplicando la técnica “Two-Way Indicator Species Analysis” (TWINSPAN) a los cinco intervalos en que se dividió el

gradiente. Este análisis permite agrupar un conjunto de puntos asociándolos a un determinado piso altitudinal, y efectúa análisis de correspondencia entre las especies compartidas y los puntos distribuidos a lo largo del gradiente de elevación. A su vez, permite determinar cuáles son las especies indicadoras (presentes en todo el gradiente) y las especies asociadas (presentes principalmente en un sector del gradiente con la posibilidad de estar en menor medida en otro). Para conocer la similitud entre los pisos altitudinales se construyó un dendrograma utilizando el índice de Bray Curtis tomando en cuenta las abundancias; con una escala de cero a uno de menor a mayor similitud respectivamente. También se identificaron las especies con algún grado de amenaza según “The IUCN Red List of Threatened Species” (IUCN 2021) y el Libro Rojo de Aves de Colombia (Renjifo et al. 2016) para destacar aquellas en alguna categoría de amenaza.

3. Resultados

3.1. Riqueza de aves

En total se registraron 114 especies repartidas en 27 familias y 9 órdenes. Del total de especies registradas, 107 fueron observadas haciendo uso efectivo del hábitat (Tabla 1). La riqueza observada representó el 97,4 % de las especies de aves esperadas para el total del gradiente según el estimador no paramétrico Chao 1 y el 91,7 % para Chao 2 (Tabla 2; Figura 2). Entre las especies observadas haciendo uso efectivo del hábitat 102 se encuentran incluidas en la categoría Preocupación Menor (LC), una como Casi Amenazadas (NT): *Eriocnemis derbyi* y cuatro como Vulnerable (VU): *Bolborhynchus ferrugineifrons*, *Grallaria rufocinerea*, *Grallaria milleri* y *Sericossypha albocristata*. En cuanto a las especies que fueron registradas fuera de los puntos y que no se encontraban haciendo uso efectivo del hábitat una se encuentra en la categoría de amenaza Peligro Crítico (CR): *Vultur gryphus*.

Tabla 1. Aves registradas en el gradiente de elevación comprendido entre los 2450 y 3450 m en los Andes centrales de Colombia y su categoría según la IUCN (2021) y Renjifo et al. (2016). LC: Preocupación menor, NT: Casi amenazada, VU: Vulnerable. Las apariciones en el gradiente representan el número de observaciones realizadas. Los intervalos corresponden a i: 2450-2649 m; ii: 2650-2849 m; iii: 2850-3049 m; iv: 3050-3249 m; v: 3250-3450 m.

Taxón	Género y especie	Apariciones en el gradiente	IUCN y libro rojo	Altitud máxima y mínima en la que se registró la especie	Intervalo
Galliformes					
Cracidae	<i>Penelope montagnii</i>	5	LC	2644 – 2980 m	i,ii,iii
	<i>Chamaepetes goudotii</i>	4	LC	2473 – 2879 m	i,iii
Columbiformes					
Columbidae	<i>Patagioenas fasciata</i>	3	LC	2473 – 2547 m	i
	<i>Leptotila verreauxi</i>	1	LC	2572 m	i
	<i>Zenaida auriculata</i>	1	LC	2623 m	i

Cuculiformes					
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>	1	LC	2644 m	i
Apodiformes					
Apodidae	<i>Streptoprocne zonaris</i>	1	LC	3411 m	v
	<i>Colibri coruscans</i>	5	LC	2532 m	i
	<i>Heliangelus exortis</i>	42	LC	2473 – 3367 m	i,ii,iii,iv,v
	<i>Adelomyia melanogenys</i>	8	LC	2473 – 3114 m	i,iv
	<i>Ramphomicron microrhynchum</i>	7	LC	3114 – 3411 m	iv,v
	<i>Chalcostigma herrani</i>	4	LC	3381 – 3451 m	v
	<i>Metallura tyrianthina</i>	3	LC	3114 – 3160 m	iv
	<i>Metallura williami</i>	2	LC	3343 – 3411 m	v
Trochilidae	<i>Eriocnemis derbyi</i>	10	NT	3265 – 3451 m	v
	<i>Eriocnemis mosquera</i>	7	LC	3367 – 3451 m	v
	<i>Aglaeactis cupripennis</i>	8	LC	2473 – 3451 m	v
	<i>Coeligena torquata</i>	14	LC	2532 – 3071 m	i,ii,iii,iv
	<i>Coeligena lutetiae</i>	36	LC	2722 – 3381 m	ii,iii,iv,v
	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	2	LC	3035 – 3071 m	iii,iv
	<i>Ensifera ensifera</i>	3	LC	2951 – 3265 m	iii,iv,v
	<i>Pterophanes cyanopterus</i>	1	LC	3411 m	v
	<i>Boissonneaua flavescens</i>	10	LC	2473 – 2980 m	i,ii,iii
Trogoniformes					
Trogonidae	<i>Trogon personatus</i>	6	LC	2671 – 3318 m	ii,iii,iv,v
Coraciiformes					
Momotidae	<i>Momotus aequatorialis</i>	1	LC	2473 m	i

Piciformes					
Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus albivitta</i>	3	LC	2473 m	i
	<i>Andigena nigrirostris</i>	8	LC	2473 – 3246 m	i,ii,iv
Picidae	<i>Campephilus pollens</i>	2	LC	2703 – 3201 m	ii,iv
	<i>Colaptes rivolii</i>	12	LC	2473 – 3121 m	i,ii,iii,iv
Psittaciformes					
Psittacidae	<i>Bolborhynchus ferrugineifrons</i>	1	VU	3451 m	v
Passeriformes					
Grallariidae	<i>Grallaria ruficapilla</i>	15	LC	2473 – 2879 m	i,ii,iii
	<i>Grallaria rufocinerea</i>	25	VU	2671 – 3265 m	ii,iii,iv,v
	<i>Grallaria quitensis</i>	2	LC	3381 – 3451 m	v
	<i>Grallaria milleri</i>	16	VU	2473 – 3035 m	i,ii,iii
	<i>Grallaricula nana</i>	13	LC	2790 – 3121 m	ii,iii,iv
Rhinocryptidae	<i>Acropternis orthonyx</i>	8	LC	2722 – 3343 m	ii,iii,iv,v
	<i>Myornis senilis</i>	19	LC	2752 – 3121 m	ii,iii,iv
	<i>Scytalopus latrans</i>	18	LC	2572 – 3201 m	i,ii,iii,iv
	<i>Scytalopus spillmanni</i>	30	LC	2572 – 3318 m	i,ii,iii,iv,v
Furnariidae	<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	5	LC	2473 – 3071 m	i,ii,iv
	<i>Lepidocolaptes lacrymiger</i>	7	LC	2473 – 2722 m	i,ii
	<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	5	LC	2644 – 3160 m	i,ii,iv
	<i>Margarornis squamiger</i>	25	LC	2473 – 3265 m	i,ii,iii,iv,v

	<i>Hellmayrea gularis</i>	2	LC	3265 – 3381 m	v
	<i>Synallaxis azarae</i>	29	LC	2473 – 3381 m	i,ii,iii,iv,v
Cotingidae	<i>Pipreola riefferii</i>	9	LC	2722 – 2951 m	ii,iii
	<i>Pipreola arcuata</i>	4	LC	2879 – 3022 m	iii
	<i>Lipaugus fuscocinereus</i>	10	LC	2703 – 3071 m	ii,iii,iv
Tityridae	<i>Pachyramphus versicolor</i>	2	LC	2951 – 2980 m	iii
	<i>Leptopogon rufipectus</i>	1	LC	2752 m	ii
	<i>Pseudotriccus ruficeps</i>	2	LC	3022 – 3105 m	iii,iv
	<i>Poecilotriccus ruficeps</i>	1	LC	2879 m	iii
	<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	34	LC	2473 – 3121 m	i,ii,iii,iv
	<i>Camptostoma obsoletum</i>	1	LC	2951 m	iii
	<i>Mecocerculus stictopectus</i>	17	LC	3022 – 3367 m	iii,iv,v
Tyrannidae	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	7	LC	2790 – 3381 m	ii,iii,iv,v
	<i>Uromyias agilis</i>	3	LC	2855 – 2913 m	iii
	<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	3	LC	2644 – 2980 m	i,ii,iii
	<i>Zimmerius chrysops</i>	25	LC	2473 – 2855 m	i,iii
	<i>Contopus fumigatus</i>	1	LC	2532 m	i
	<i>Ochthoeca frontalis</i>	3	LC	3035 – 3343 m	iii,iv,v
	<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	21	LC	2547 – 3287 m	i,ii,iii,iv,v
	<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	4	LC	2790 – 3367 m	ii,iii,iv,v
	<i>Myiarchus cephalotes</i>	2	LC	2473 – 2623 m	i
Vireonidae		3	LC		

	<i>Cyclarhis nigrirostris</i>			2473 – 2547 m	i
	<i>Vireo leucophrys</i>	8	LC	2473 – 3367 m	i,iii,v
Corvidae	<i>Cyanolyca armillata</i>	12	LC	2644 – 3246 m	i,ii,iii,iv
Hirundinidae	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	18	LC	2473 – 3160 m	i,ii,iv
	<i>Orochelidon murina</i>	19	LC	3114 – 3451 m	iv,v
	<i>Troglodytes solstitialis</i>	13	LC	2473 – 3381 m	i,ii,iv,v
Troglodytidae	<i>Cinnycerthia unirufa</i>	14	LC	2644 – 3265 m	i,ii,iii,iv,v
	<i>Henicorhina leucophrys</i>	27	LC	2473 – 3071 m	i,ii,iii,iv
Turdidae					i,ii,iii,iv,v
	<i>Turdus fuscater</i>	68	LC	2473 – 3451 m	
Fringillidae	<i>Spinus xanthogastrus</i>	1	LC	2473 m	i
	<i>Arremon assimilis</i>	9	LC	2834 – 3265 m	ii,iii,iv,v
	<i>Zonotrichia capensis</i>	21	LC	2473 – 3381 m	i,v
Emberizidae	<i>Atlapetes albinucha</i>	7	LC	2532 – 3121 m	i,iii,iv
	<i>Atlapetes schistaceus</i>	15	LC	2547 – 3287 m	i,iii,vi,v
	<i>Atlapetes pallidinucha</i>	13	LC	2913 – 3451 m	iii,iv,v
Icteridae	<i>Cacicus chrysonotus</i>	7	LC	2644 – 2980 m	i,ii,iii

Parulidae	<i>Myiothlypis nigrocristata</i>	39	LC	2722 – 3367 m	ii,iii,iv,v	
	<i>Myioborus miniatus</i>	3	LC	2623 – 2644 m	i	
	<i>Myioborus ornatus</i>	60	LC	2473 – 3367 m	i,ii,iii,iv,v	
Cardinalidae	<i>Piranga rubriceps</i>	1	LC	3035 m	iii	
	<i>Sericossypha albocristata</i>	3	VU	2473 – 2752 m	i,ii	
	<i>Kleinotheraupis atropileus</i>	25	LC	2703 – 3265 m	ii,iii,iv,v	
	<i>Sphenopsis frontalis</i>	3	LC	2722 – 3201 m	ii,iv	
	<i>Sphenopsis melanotis</i>	1	LC	2951 m	iii	
	<i>Thlypopsis superciliaris</i>	6	LC	2623 – 3265 m	i,iii,iv,v	
	<i>Buthraupis montana</i>	39	LC	2644 – 3451 m	i,ii,iii,iv,v	
	<i>Sporathraupis cyanocephala</i>	4	LC	2473 – 2623 m	i	
	<i>Chlorornis riefferii</i>	4	LC	2671 – 3022 m	ii,iii	
	Thraupidae	<i>Anisognathus lacrymosus</i>	40	LC	2623 – 3451 m	i,ii,iii,iv,v
		<i>Anisognathus igniventris</i>	19	LC	3343 – 3451 m	v
		<i>Anisognathus somptuosus</i>	5	LC	2473 – 3114 m m	i, iv
		<i>Iridosornis rufivertex</i>	1	LC	3411 m	v
		<i>Stilpnia heinei</i>	1	LC	2473 m	i
		<i>Tangara vassorii</i>	10	LC	2532 – 3287 m	i,ii,iii,v
		<i>Tangara nigroviridis</i>	1	LC	2722 m	ii
		<i>Tangara labradorides</i>	2	LC	2473 m	i
		<i>Conirostrum sitticolor</i>	9	LC	3071 – 3381 m	iv,v
		<i>Conirostrum albifrons</i>	17	LC	2722 – 3201 m	ii,iii,iv
	<i>Diglossa lafresnayii</i>	6	LC	2855 – 3451 m	iii,v	

<i>Diglossa albilatera</i>	6	LC	2644 – 3343 m	i,iii,iv,v
<i>Diglossa cyanea</i>	60	LC	2473 – 3451 m	i,ii,iii,iv,v
<i>Catamblyrhynchus diadema</i>	2	LC	2913 – 2951 m	iii
<i>Cnemoscopus rubrirostris</i>	5	LC	2722 – 3160 m	ii,iii,iv

Tabla 2. Estimadores Chao 1, Chao 2 y la riqueza para cada uno de los intervalos altitudinales en los que se encuentra repartido la totalidad del gradiente.

Intervalo (m s.n.m.)	Chao 1	Chao 2	Riqueza
i: 2450-2649 m	91,39	80,44	57 especies
ii: 2650-2849 m	77,34	80,77	53 especies
iii: 2850-3049 m	76,86	72,20	62 especies
iv: 3050-3249 m	65,88	72,52	53 especies
v: 3250-3450 m	88,07	74,07	48 especies
Total del gradiente	97,42	91,69	107 especies

La mayor riqueza se presentó en el intervalo altitudinal iii comprendido entre los 2850m – 3049 m con 62 especies, seguido por el intervalo i (2450 m – 2649 m) con 57 especies; los intervalos ii (2650 m-2849 m) y iv (3050 m – 3249 m) presentaron un número similar con 53 especies, mientras que el intervalo v (con mayor altitud: 3250 m-3450 m) fue el de menor riqueza con 48 especies.

El modelo lineal generalizado no mostro diferencias significativas entre la riqueza presente en los cinco intervalos evaluados a lo largo del gradiente, sin embargo su comportamiento muestra unas tendencias al efecto de dominio medio.

Figura 2. Curva de acumulación de especies con los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2.

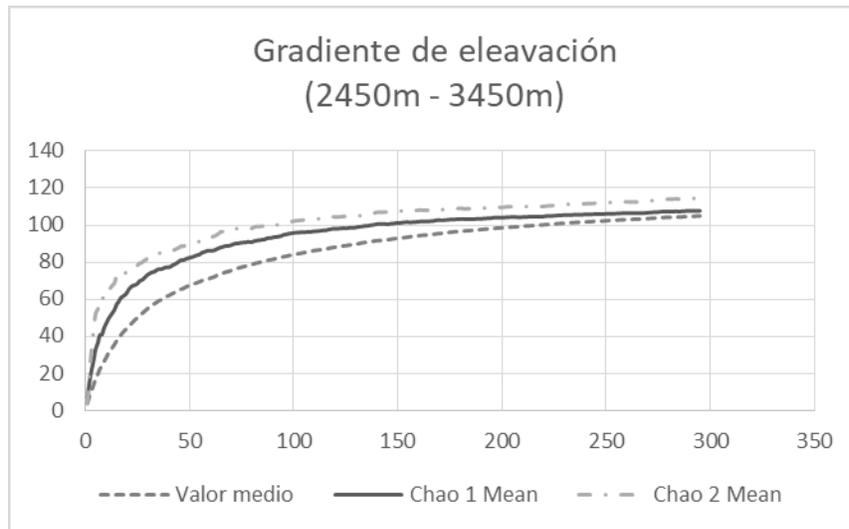
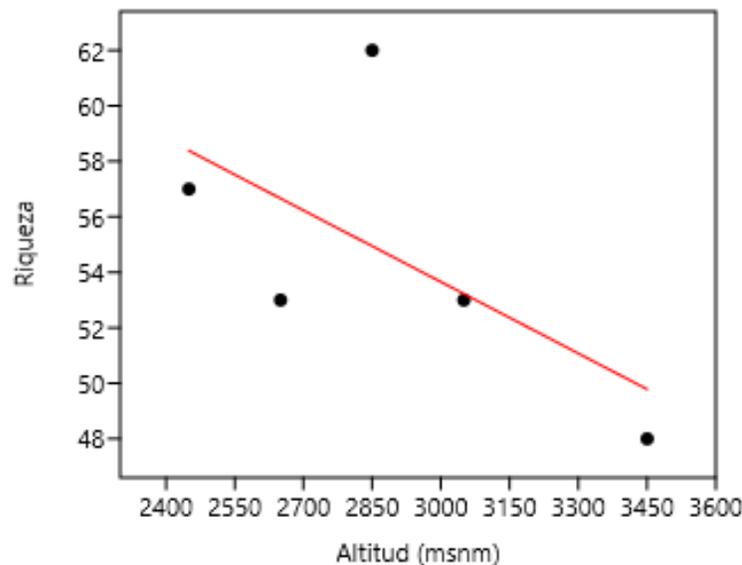


Figura 3. Modelo lineal generalizado para cada uno de los intervalos en los que se encuentra repartido el gradiente.



3.2. Intervalos de desplazamiento

De las 27 familias registradas 11 mostraron tres especies o más; Thraupidae, Trochilidae y Tyrannidae respectivamente fueron las mejor representadas a lo largo del gradiente. Dentro de estas 11 familias, 15 géneros (*Grallariidae: Grallaria*; *Trochilidae: Eriocnemis, Coeligena, Metallura*; *Rhinocryptidae: Scytalopus*; *Cotingidae: Pipreola*; *Tyrannidae: Ochthoeca, Mecocerculus, Atlapetes, Myoborus*; *Thraupidae: Sphenopsis, Anisognathus, Tangara,*

Conirostrum, *Diglossa*) contienen dos o más especies en el transecto evaluado y a continuación se presenta una comparación entre sus puntos de solapamiento y segregación.

Thraupidae con 15 géneros y 23 especies, distribuidas desde los 2450 m hasta los 3450 m. Presentó cinco géneros que poseen dos especies o más: *Sphenopsis*, *Anisognathus*, *Tangara*, *Conirostrum* y *Diglossa*.

Dentro de Thraupidae, *S. frontalis* se solapó a los 2950 m con *S. melanotis*, sin embargo, esta última especie presentó un bajo número de registros. *Anisognathus* es un género con alto número de registros o apariciones en el gradiente, *A. lacrymosus* obtuvo el mayor registro altitudinal presente desde los 2600 m hasta el límite superior evaluado del gradiente a los 3450 m. *A. igniventris* únicamente fue registrada en la parte superior desde los 3350 m hasta los 3450 m siendo este el intervalo de solape. En contraste, *A. somptuosus* solo se presentó en la parte baja del desde los 2450 m hasta los 2550 m sin solaparse con los congéneres. *Tangara* conto con tres especies *T. nigroviridis* y *T. labradorides* se registraron en la parte baja del gradiente, *T. vatorii* presentó un mayor número de registros y se observó en un amplio intervalo desde los 2550 m hasta los 3300 m presentando solapamiento con *T. nigroviridis* a los 2750 m. *Conirostrum* presentó dos especies *C. sitticolor* y *C. albifrons* con registros a través del gradiente similar desde los 3050 m hasta los 3380 m solapándose a lo largo de este intervalo. *Diglossa* estuvo representado por tres especies, *D. cyanea* con amplio desplazamiento registrada a lo largo de todo el gradiente se solapó con *D. albilatera* desde los 2640m hasta los 3340m y a partir de allí hasta los 3450 m con *D. lafresnayii*.

Trochilidae contó con 13 géneros y 16 especies distribuidas desde los 2450 m hasta los 3450 m, la mayoría con movimientos restringidos a los puntos altos del gradiente (intervalos iv y v). El género *Eriocnemis* contó con dos especies que se solapan por encima de los 3300 m hasta el límite superior del gradiente. *Coeligena* con dos especies que se solaparon en los puntos intermedios desde aproximadamente los 2700 m hasta los 3070 m. *Metallura* contó con dos especies que no presentan puntos de solape: *M. tyranthina* presentó una distribución estrecha a lo largo del gradiente con un intervalo aproximado entre los 3100 m y 3200 m, mientras que para *M. williami* la distribución alcanzó los puntos superiores del gradiente evaluado y con un límite inferior a los 3340 m.

Tyrannidae con 10 géneros y 13 especies. *Ochthoeca* con tres especies se solapó aproximadamente entre los 3000 m y los 3300 m, *O. frontalis* ocupó la parte más alta del gradiente sobre los 3000 m. *Mecocerculus* contó con dos especies *M. stictopterus* y *M. leucophrys* que se solaparon desde los 3000 m hasta los límites superiores del gradiente evaluado.

Furnariidae estuvo compuesta por seis géneros y seis especies. Contó con representantes en casi la totalidad del gradiente, aunque no hubo especies congéneres el intervalo de solape de la familia está situado en la parte baja del gradiente comprendido entre los 2450 m y 2720 m, excepto por *Hellmayrea gularis* registrada únicamente en la parte superior del gradiente, entre los 3260 m y los 3380 m.

La familia Columbidae estuvo compuesta por tres géneros y tres especies registradas solo en la parte baja del área de estudio (intervalo i) entre los 2450 m hasta 2649 m. *Patagioenas fasciata* presentó el desplazamiento más amplio, mientras que las otras dos especies (*Leptotila verreauxi* y *Zenaida auriculata*) solo fueron reportadas en un punto a los 2580 m y a los 2620 m respectivamente y con un número bajo de registros.

Grallariidae estuvo representada por dos géneros: *Grallaria* con cuatro especies y *Grallaricula* con una. Se encontró repartida en la totalidad del gradiente desde los 2450 m hasta los 3450 m y presentó un intervalo de solape de las especies entre los 2750 m y los 2900 m, exceptuando *Grallaria quitensis* que solo contó con registros en puntos superiores a los 3350 m y no presenta solape con las otras especies.

Rhinocryptidae estuvo representada por tres géneros y cuatro especies. *Scytalopus spillamani* fue la que mostró un mayor desplazamiento a través del gradiente, desde los 2620 m hasta los 3320 m; ninguna especie estuvo por fuera de este intervalo. El grupo se mantuvo en los puntos intermedios del gradiente, presentando el intervalo de solape entre los 2750 m y los 3070 m.

Cotingidae presentó dos géneros y tres especies (Tabla 1), dos de ellas pertenecientes al género *Pipreola* con registros realizados únicamente en la parte media del gradiente en el que poseen un intervalo de solape entre los 2850 m y 2950 m. El género *Lipaugus* con una sola especie *Lipaugus fuscocinereus* reportada desde los 2700 m hasta los 3070 m.

Troglodytidae estuvo representada por tres géneros y tres especies. *Troglodytes solstitialis* y *Henicorhina leucophrys* aparecieron en los puntos más bajos del gradiente evaluado, ambas entre los 2450 m y 2640 m. Por el contrario, *Cinnycerthia unirufa* se presentó entre los 3070 m y 3380 m.

El grupo de los gorriones (Emberizidae) contó con tres géneros y cinco especies. En general este grupo presentó una distribución amplia a través del gradiente de elevación. *Atlapetes* presentó tres especies que se solaparon en el intervalo comprendido entre los 2910 m y 3120 m, siendo *A. schistaceus* aquella con mayor movimiento a lo largo del gradiente con registros para el límite inferior a los 2550 m y superior a los 3290 m.

Parulidae estuvo representada por dos géneros y tres especies. El género *Myoborus* se encontró presente a lo largo de casi todo el gradiente con *M. ornatus* registrada desde los 2450 m hasta los 3365 m. En contraste, *M. miniatus* ocupó la parte baja (intervalo i) con presencias desde los 2450 m a los 2640 m.

3.3. Efectos del gradiente sobre la composición

Los cambios en la composición de la avifauna a través del análisis TWINSPAN a lo largo de los cinco intervalos en los que está repartido el gradiente de elevación revelaron dos grupos (Figura 4): el primero compuesto por el intervalo i (2450 m – 2649 m) con ocho especies indicadoras y cuatro especies asociadas; el segundo grupo compuesto por los intervalos ii al v (2650 m - 3450 m) presentó nueve especies indicadoras y 11 especies asociadas (Tabla 3).

Los grupos altitudinales que mayor similitud presentaron según el índice de Bray Curtis fueron el intervalo iii (2850 m – 3049 m) y el iv (3050 m – 3249 m) con un valor de similitud de 0.6, ambos seguidos por el intervalo ii (2650 m – 2859 m) con un valor de 0.54, seguido por el intervalo v (3250 m – 3450 m) con un valor de similitud más bajo (0.4) y que forman así estos cuatro intervalos una sola agrupación. El intervalo i obtuvo la menor similitud y se separó en un solo grupo.

Figura 4. Dendrograma del índice Bray Curtis con valores de cero a uno de menor a mayor similitud respectivamente para los intervalos del gradiente de elevación evaluados.

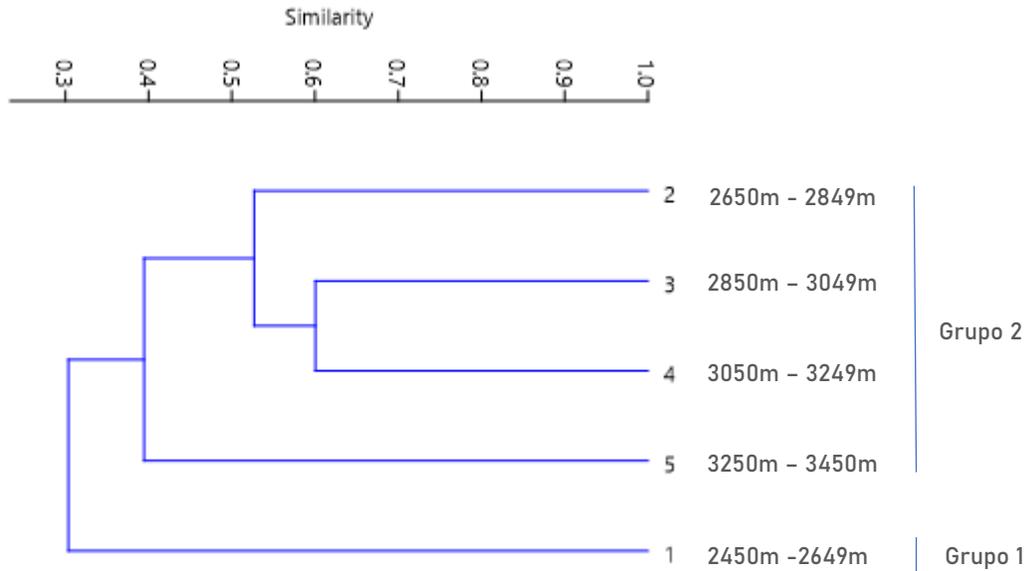


Tabla 3. Especies indicadoras y asociadas presentes en cada una de las dos agrupaciones del gradiente de elevación.

Grupo	Especie	Indicadoras	Asociadas
Grupo 1 (2450 m – 2649 m)	<i>Aulacorhynchus albivitta</i>	X	
	<i>Colibri coruscans</i>	X	
	<i>Cyclarhis nigrirostris</i>	X	
	<i>Myiarchus cephalotes</i>	X	
	<i>Myioborus miniatus</i>	X	
	<i>Patagioenas fasciata</i>	X	
	<i>Sporathraupis cyanocephala</i>	X	
	<i>Tangara labradorides</i>	X	
	<i>Adelomyia melanogenys</i>		X
	<i>Anisognathus somptuosus</i>		X
	<i>Chamaepetes goudotii</i>		X
	<i>Zimmerius chrysops</i>		X
		<i>Acropternis orthonyx</i>	X
<i>Arremon assimilis</i>		X	
<i>Coeligena lutetiae</i>		X	
<i>Grallaria rufocinerea</i>		X	
<i>Kleinothraupis atropileus</i>		X	

Grupo 2 (2650 m – 3450 m)	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	X	
	<i>Myiothlypis nigrocristata</i>	X	
	<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	X	
	<i>Trogon personatus</i>	X	
	<i>Anisognathus lacrymosus</i>		X
	<i>Buthraupis montana</i>		X
	<i>Cinnycerthia unirufa</i>		X
	<i>Scytalopus latrans</i>		X
	<i>Cyanolyca armillata</i>		X
	<i>Cacicus chrysonotus</i>		X
	<i>Penelope montagnii</i>		X
	<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>		X
	<i>Thlypopsis superciliaris</i>		X
	<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>		X
	<i>Sericossypha albocristata</i>		X

4. Discusión

Las 114 especies registradas representan el 50 % de las aves reportadas para la Reserva Forestal Protectora Bosques de la CHEC donde se encuentran recopiladas 227 especies registradas en diferentes estudios realizados en los últimos 30 años (Gómez et al. 2017). Sin embargo, especies como *Leptotila verreauxi*, *Myornis senilis*, *Xiphocolaptes promeropirhynchus*, *Lepidocolaptes lacrymiger*, *Spinus xanthogastrus*, *Piranga rubriceps* y *Stilpnia heinei* no contaban con registros previos.

Los análisis realizados permiten apreciar la probabilidad de un tercer ensamblaje ubicado en el último intervalo por encima de los 3250 m, porción que según el índice de Bray-Curtis cuenta con una similitud inferior a 0,4. Es posible que al tomar un gradiente más amplio con límites superiores a los evaluados del gradiente (> 3450 m), se registren especies que permitan agrupar este intervalo en el tercer ensamblaje representado principalmente por especies del subpáramo y páramo (Moreno-Palacios & Losada-Prado 2016). En este último intervalo del gradiente (v) se puede apreciar la transición del bosque andino al subpáramo con la aparición

de la vegetación arbustiva, matorrales (arbustales) y pastizales del género *Calamagrostis* (Cuatrecasas 1958, Rangel-Ch 2000).

Los resultados también revelan algunas especies con un mayor intervalo de tolerancia al cambio en las condiciones ambientales, de tal manera que pueden observarse a través de la totalidad o parte del gradiente evaluado como por ejemplo *Heliangelus exortis*, *Synallaxis azarae*, *Anisognathus somptuosus* y *Diglossa cyanea*, especies que al realizar los análisis pueden dificultar el estudio de patrones (Moreno-Palacios & Losada-Prado 2016).

De las 27 familias observadas tres: Thraupidae, Trochilidae y Tyrannidae presentan el mayor número de representantes, resultados que concuerdan con lo reportado en la cordillera Oriental para la avifauna de páramo y superpáramo (Suárez-Sanabria & Cadena 2014; Suárez-Sanabria 2014) y en la cordillera Occidental para las aves del bosque nublado (Ocampo-Peñuela & Pimm 2015).

Familias como Rhinocryptidae y Grallariidae presentaron un alto número de apariciones en el gradiente, a pesar de que sus especies se caracterizan por ser pequeñas, cripticas y con hábitos de desplazamiento rastrero o a través de los lugares oscuros del sotobosque (citas). Esto puede explicarse ya que son aves vocalmente activas y su canto permite diferenciar fácilmente entre especies (Krabbe & Schulenberg 1997, Isler et al. 2020), y esta característica permitió el alto número de registros a los muestreos. Por esta razón, la integración de diversas técnicas de documentación de la riqueza de aves es clave para la evaluación de los recambios de especies. Grallariidae presentó cinco especies, de las cuales *Grallaria quitensis* fue registrada únicamente en la parte superior del gradiente por encima de los 3300 m, evidenciando una segregación marcada con las demás especies reportadas pues difícilmente superan los 3000 m (Kattan & Beltrán 1999). *G. quitensis* posee afinidad por el subpáramo y páramo, ecosistemas que, al encontrarse por encima de la vegetación de bosque andino, en lo alto de la montaña, quedan aislados (Vásquez & Buitrago 2011, Rios 2013). Por ende, esta especie puede representar una candidata para comprender las afectaciones del cambio climático sobre los límites de desplazamiento y patrones de segregación y solapamiento con las demás especies del género.

Realizar la adición de siete especies al registro de tres décadas en la zona, sugiere una comunidad de aves dinámica que está cambiando a través del tiempo, sin embargo, para profundizar en ello y no caer en sesgos metodológicos se proponen realizar muestreos periódicos, que posean técnica y esfuerzos estandarizados. Algunas especies que en la literatura (Ayerbe-Quiñones 2018, Hilty & Brown 1986) presentan registros para el país en intervalos altitudinales amplios (superiores a los 1000 m), en la presente investigación sus registros revelan preferencias por porciones estrechas del gradiente por ejemplo *Grallaria rufocinerea* (2670 a 3260 m), *Trogon personatus* (2670 a 3300 m) y *Kleinothraupis atropileus* (2700 a 3260 m). Dentro de la familia Psittacidae, *Bolborhynchus ferrugineifrons* solo presentó un registro en todo el gradiente, ave endémica para el país y clasificada en estado vulnerable ya que su población es de muy baja densidad, se estiman entre unos 1000 y 2000 individuos (Bejarano-Bonilla & Jiménez-Bonilla 2009). En la presente investigación se reportaron ocho individuos forrajeando juntos a los 3450 m en el gradiente, información acorde a lo que se ha registrado para la especie, donde se han documentado colonias con mayor abundancia en las zonas de subpáramo (Espinosa et al. 2001). Este registro sugiere que la porción más elevada del gradiente evaluado da la posibilidad para ubicar y estudiar poblaciones de esta especie. De igual forma por su categoría de amenaza vale la pena resaltar el registro realizado a la especie *Vultur gryphus* ya que está catalogada en Peligro Crítico en el Libro Rojo de las Aves de Colombia y la IUCN; aunque no se encontraba haciendo uso efectivo del hábitat fue observada desplazándose a través del cañón del gradiente evaluado.

5. Conclusiones

Aunque se ha reportado disminución de la riqueza con el aumento de la altitud, evidenciamos que el gradiente exhibe un comportamiento de dominio medio.

La integración de técnicas para realizar registros auditivos de aves es clave para la evaluación de los recambios de especies, principalmente en aquellas difíciles de observar por sus características cripticas y con hábitos de desplazamiento rastreros.

Adicionar siete especies de aves al inventario de la zona en las últimas tres décadas permite resaltar la importancia de continuar con esfuerzos de muestreo incluso en zonas que han sido históricamente muestreadas.

A lo largo del gradiente evaluado existen grupos de especies con preferencias por porciones específicas y otras con intervalos amplios de desplazamiento de tal manera que pueden observarse a través de la totalidad del gradiente.

6. Referencias

- Anthelme, F., Jacobsen, D., Macek, P., Meneses, R., Moret, P., Beck, S., & Dangles, O. 2014. Biodiversity patterns and continental insularity in the tropical High Andes. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 46(4): 811-828. <https://doi.10.1657/1938-4246-46.4.811>
- Asociación Colombiana de Ornitología. 2020. Lista de referencia de especies de aves de Colombia - 2020. v2. Asociación Colombiana de Ornitología. Dataset/Checklist. <http://doi.org/10.15472/qhsz0p>
- Avalos, V. & Hernández, J. 2015. Projected distribution shifts and protected area coverage of range-restricted Andean birds under climate change. Global Ecology and Conservation 4: 459-469. <https://doi:10.1016/j.gecco.2015.08.004>
- Ayerbe-Quiñones, F. 2018. Guía ilustrada de la avifauna colombiana. Wildlife Conservation Society, Bogotá, Colombia.
- Bejarano-Bonilla, D., & Jiménez-Bonilla, A. 2009. Primer registro de sitio dormidero para una colonia del Lorito cadillero, *Bolborhynchus ferrugineifrons*, y algunas observaciones ecológicas y comportamentales. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 33(127): 297-302.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. The american naturalist 124(2): 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Buckley, L., Khaliq, I., Swanson, D., Hof, C. 2018. Does metabolism constrain bird and mammal ranges and predict shifts in response to climate change? Ecology and evolution 8(24): 12375-12385. <https://doi.org/10.1002/ece3.4537>
- Carantón, D. A. 2017. Estructura de las comunidades de aves del sotobosque en tres alturas diferentes sobre el flanco pacifico de la cordillera occidental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Biología.

- Caughley, G., Grice, D., Barker, R., & Brown, B. 1988. The edge of the range. *Journal of Animal Ecology* 57(3): 771-785. <https://doi.org/10.2307/5092>
- Caycedo-Rosales, P., Cardona, P., & Pulido-Santacruz, P. 2004. El nido del tapaculo ocelado (*Acropternis orthonyx*): The nest of the Ocellated Tapaculo (*Acropternis orthonyx*). *Ornitología Colombiana* (2): 41-44.
- Christy, M., & Jonh-Arvid, G. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*. <https://doi:10.1002/9780470015902.a0022548>
- Colwell, R., & Coddington, A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 345(1311): 101-118. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>
- Colwell, R., & Lees, D. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in ecology & evolution* 15(2): 70-76. [https://doi.10.1016/s0169-5347\(99\)01767-x](https://doi.10.1016/s0169-5347(99)01767-x)
- COLWELL, R. K. 2009. ESTIMATES: STATISTICAL ESTIMATION OF SPECIES RICHNESS AND SHARED SPECIES FROM SAMPLES. VERSION 8.2. USER'S GUIDE AND APPLICATION PUBLISHED AT: <HTTP://PURL.OCLC.ORG/ESTIMATES>.
- Cordeiro, N., Borghesio, L., Joho, M., Monoski, T., Mkongewa, V., & Dampf, C. 2015. Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species bird flocks. *Biological Conservation* 188: 61-71. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.050>
- Cuatrecasas, J. A. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10(40): 221-264. <http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.570>
- David, S. 2011. El nido y los huevos del Verderón Piquinegro (*Cyclarhis nigristrois*): The nest and eggs of the Black-billed Peppershrike (*Cyclarhis nigristrois*). *Ornitología Colombiana* (11): 87-90.
- Dhondt, A. A. 2012. *Interspecific competition in birds (Vol. 2)*. Oxford University Press.

- Espinosa, R., Aristizabal, C., Verhelst, J., Orrego, O., Botero, J., Roncancio, N., & Pfeifer Vargas, A. 2001. Ecología del Periquito Frentirrufo (*bolborhynchus ferrugineifrons*) en Parque Nacional Natural Los Nevados. Cenicafe.
- Fjeldså, J., Bowie, C., & Rahbek, C. 2012. The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, (43):249.
- Foden, W., Butchart S., Stuart S., Vié J., Akçakaya H., & Angulo, A. 2013. Identifying the World's Most Climate Change Vulnerable Species: A Systematic Trait-Based Assessment of all Birds, Amphibians and Corals. *PLoS ONE* 8(6): e65427. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.006542>
- Gabrielsson, E. 2006. Behavioral changes of the Slate-throated Redstart (*Myioborus miniatus*) and the Collared Redstart (*Myioborus toquatus*) along an altitudinal gradient in the Monteverde Cloud Forest Preserve. Monteverde Institute Digital Collections.
- Gage, G., Brooke, M., Symonds, M., & Wege, D. 2004. Ecological correlations of the threat of extinction in Neotropical bird species. *Animal Conservation* 7(2): 161-168. <https://doi.org/10.1017/S1367943004001246>
- Gómez, J., Ramírez, V., & Guevara, G. 2017. Vertebrados Terrestres de la Reserva Natural de la Central Hidroeléctrica de Caldas-CHEC-(Villamaría, Colombia): Estado del Conocimiento. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 21(1), 71-89.
- González-García, F. 2011. Métodos para contar aves terrestres. *Manual de técnicas para el estudio de la fauna* 1, 86-123.
- Guerrero, J., Real, R., Antúnez, A., & Vargas, J. 1999. Asociaciones interespecíficas de los anfibios en los gradientes ambientales del sur de España. *Revista española de herpetología* 13: 49-59.
- Haffer, J. 1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. *Especiación en las aves de los bosques colombianos al occidente de los Andes. American Museum Novitates* (2294): 1-57.

- Hammer, Ø., Harper, D., & Ryan, P. 2001. PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. *Palaeontol. Electrón*, 4(1):4.
- Harrison, N., & Whitehouse, M. 2011. Mixed-species flocks: an example of niche construction? *Animal Behaviour* 81(4): 675-682.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.01.013>
- Herzog, S., Martinez, R., Jorgensen, P., & Tiessen, H. 2017. Climate change and biodiversity in the tropical Andes.
- Hilty, S., & Brown W. 1986. A guide to the Birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, N.
- Isler, M., Chesser, R., Robbins, M., Cuervo, A., Cadena, C., & Hosner, P. A. 2020. Taxonomic evaluation of the *Grallaria rufula* (Rufous Antpitta) complex (Aves: Passeriformes: Grallariidae) distinguishes sixteen species. *Zootaxa* 4817(1): 1-74.
<https://doi:10.11646/zootaxa.4817.1.1>
- Jaime-Escalante, N., Figueroa-Esquivel, E., Villaseñor-Gómez, J., Jacobo-Sapien, E., & Puebla-Olivares, F. 2016. Distribución altitudinal de la riqueza y composición de “ensamblajes” de aves en una zona montañosa al sur de Nayarit, México. *Revista de Biología Tropical* 64(4): 1537-1551. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i4.20255>
- Janzen, D.1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101(919): 233-249. <https://doi.org/10.1086/282487>
- Kattan, G., & Beltrán, J. 1999. Altitudinal distribution, habitat use, and abundance of *Grallaria antpittas* in the Central Andes of Colombia. *Bird Conservation International*, 9(3): 271-281.
- Krabbe, N., & Schulenberg, T. S. 1997. Species Limits and Natural History of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), with Descriptions of the Ecuadorian Taxa, including Three New Species. *Ornithological Monographs*, 48: 46–88. <https://doi:10.2307/40157527>

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., & Hartshorn, G. S. 1996. Tropical Forest Structure and Composition on a Large-Scale Altitudinal Gradient in Costa Rica. *The Journal of Ecology* 84(2): 137. <https://doi:10.2307/2261350>
- Lomolino, M. 2001. Elevation gradients of species–density historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10(1): 3-13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Londoño, G., Chappell, M., Jankowski, J., & Robinson, S. 2017. Do thermoregulatory costs limit altitude distributions of Andean forest birds? *Functional Ecology* 31(1):204-215. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12697>
- MacCoy, E. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58(3):313-332. <https://doi.org/10.2307/3545222>
- Moreno-Palacios, M., & Losada-Prado, S. 2016. Avifauna del complejo de páramos Chilí-Barragán Tolima, Colombia. *Biota Colombiana*, 17. <https://doi:10.21068/C2016v17s02a07>
- Morse, D. 1977. Feeding Behavior and Predator Avoidance in Heterospecific Groups. *BioScience* 27(5): 332-339. <https://doi:10.2307/1297632>
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca, G., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858. <https://doi:10.1038/35002501>
- Ocampo-Peñuela, N., & Pimm, S. 2015. Elevational ranges of montane birds and deforestation in the Western Andes of Colombia. *PLoS One*, 10(12): e0143311.
- Oswald, K., Smit, B., Lee, A., Peng, C., Brock, C., & Cunningham, S. 2021. Higher temperatures are associated with reduced nestling body condition in a range-restricted mountain bird. *Journal of Avian Biology*, 52(8). <https://doi:10.1111/jav.02756>
- Peterson, A., Ortega-Huerta, M., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R., & Stockwell, D. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416(6881): 626-629. <https://doi:10.1038/416626a>

- Peterson, A., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R., & Navarro-Sigüenza, A. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*, 144(1): 21-30. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00345-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00345-3)
- Quintero, I., & Jetz, W. 2018. Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature* 555(7695): 246-250. <https://doi.org/10.1038/nature25794>
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2): 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Rangel-Ch, J. 2000. La región paramuna y franja aledaña en Colombia. Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Editorial Unibiblos, Bogotá DC. Colombia, 1-23.
- Remsen, J., Areta, J., Bonaccorso, E., Claramunt, S., Jaramillo, A., Lane, D., Pacheco, J., Robbins, M., Stiles, G., and Zimmer K. 2022. A classification of the bird species of South America. *American Ornithological Society*. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Renjifo, L. M. 1998. Especies de aves amenazadas y casi amenazadas de extinción en Colombia. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad Colombia, Tomo I. Diversidad biológica. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt – Ministerio del Medio Ambiente – Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA).
- Renjifo, L., Servat, G., Goerck, J., Loiselle, B., & Blake, J. 1997. Species composition patterns and endemism in the northern Neotropics: a case for montane avifauna conservation. *Ornithological Monographs* 48: 577-594. <https://doi.org/10.2307/40157554>
- Renjifo, L., Amaya, A., Burbano-Giron, J., & Velásquez-Tibatá, J. 2016. Libro Rojo De Aves De Colombia. Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos, continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada De Santa Marta y

- bosques húmedos del centro, norte y oriente del país. Editorial pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia.
- Ríos, O. 2013. Disturbios en los páramos andinos. Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos, 39-57.
- Rodríguez, D., Duque, A., Carranza-Quiceno, J., Osorio, J., & Acevedo, A. 2008. El Patrimonio natural del paisaje cultural cafetero en Risaralda. Paisaje Cultural Cafetero 207-232.
- Salazar-Ramírez, L., Pineda-Gómez, D., Estévez-Varón, J., & Castaño-Villa, G. 2014. Frugivorous and nectarivorous birds' richness and abundance inhabiting an andean alder (*Alnus acuminata*) plantation and a second-growth forest at the colombian central andes. Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural 18(1): 67-77.
- Sekercioglu, C., Schneider, S., Fay, J., & Loarie, S. 2007. Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions. Conservation Biology 22(1): 140-150. <https://doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x>
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Handbook of the birds of the world 5, 468-680.
- Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A., Snyder, M. A., Alexander, J. D., Wiens, J. A., & Root, T. L. 2009. Re-Shuffling of Species with Climate Disruption: A No-Analog Future for California Birds? PLoS ONE 4(9): e6825. <https://doi:10.1371/journal.pone.0006825>
- Stattersfield, A. J. 1998. Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. Cambridge. United Kingdom.
- Suárez-Sanabria, N. 2014. Diferencias entre la estructura de la comunidad de aves de alta montaña y comportamiento de los grupos tróficos en las vertientes Oriental y Occidental de la Sierra Nevada de el Cocuy. Colombia. Departamento de Biología.

- Suárez-Sanabria, N., & Cadena, C. D. 2014. Diversidad y estructura de la Avifauna del Valle de Lagunillas, Parque Nacional Natural El Cocuy. Colombia. *Ornitología Colombiana*. 14.
- Svärdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1(2): 157-174. <https://doi.org/10.2307/3564710>
- Terborgh, J., & Weske, J. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56(3): 562-576. <https://doi.org/10.2307/1935491>
- Vásquez, A., & Buitrago, A. 2011. El gran libro de los páramos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Velásquez-Tibatá, J., Salaman, P., & Graham, C. 2012. Effects of climate change on species distribution, community structure, and conservation of birds in protected areas in Colombia. *Regional Environmental Change* 13(2): 235-248. <https://doi:10.1007/s10113-012-0329-y>
- Verhelst, J., Rodríguez, J., Orrego, O., Botero, J., López, J., Franco, V., & Pfeifer, A. 2001. Aves del municipio de Manizales-caldas, Colombia. *Biota Colombiana* 2(3): 265-284.
- White, R., & Bennett, P. 2015. Elevational distribution and extinction risk in birds. *PloS one* 10(4): e0121849. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121849>
- WU, J. 2020. The changes in suitable habitats for 114 endemic bird species in China during climate warming will depend on the probability. *Theoretical and Applied Climatology* 141: 1075-1091. <https://doi.org/10.1007/s00704-020-03267-4>