

**MOVILIDAD DE AVES DE SOTOBOSQUE EN UN PAISAJE
FRAGMENTADO DE BOSQUE SUB-ANDINO AL NORTE DE
POPAYÁN, COLOMBIA**

CARLOS JULIÁN IDROBO MEDINA

**Trabajo presentado como requisito parcial para optar al título
de Biólogo**

Director

LUIS GERMAN GÓMEZ BERNAL, M.Sc.

Profesor línea de énfasis en Zoología

Departamento de Biología

Universidad del Cauca

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES,
EXACTAS Y LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

2004

Nota de aceptación

Director

Luis Germán Gómez Bernal, M.Sc.

Jurado

Rodrigo Isaac Velosa Caicedo, M.Sc.

Jurado

María del Pilar Rivas Pava, M.Sc.

Fecha de Sustentación: Popayán, 23 de febrero de 2004

A Teresa: madre, amiga y motivación
durante éste y muchos más periodos de mi
vida...

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación no se habría podido llevar a cabo sin el diverso apoyo de las siguientes personas e instituciones, a todos ellos estoy inmensamente agradecido.

A mi familia: Teresa, Carlos Julio, Luisa Fernanda, Maritza, Mafe y Veria, porque gracias a su apoyo incondicional e infinita paciencia este documento y yo, somos lo que somos hoy.

A la familia Idrobo-Medina: Aniceto, Cecilia, Juan Carlos, Francisco, Julio César, Marta, Claudia, Jesús, Jorge, Angela, Toño, Victoria... y a la familia Medina Cerón: Helena, Cecilia, Angela, Diana, Leonardo, Mario, Maria Mercedes... por estar ahí y ser como son.

A Luis Germán Gómez Bernal, director de éste trabajo por actuar como un ente facilitador durante el desarrollo del mismo, por permitir el libre desarrollo de mis ideas y por la paciencia que conmigo tuvo durante todo éste tiempo.

A la Fundación IDEAWILD con Walter Von Sickle III en su nombre. Al Museo de Historia Natural de la U. del C., con Santiago Ayerbe a la cabeza. A GEMAVIC (Grupo de Estudios en Manejo de Vida Silvestre y Conservación) de la U. de C. Al SIG de la CRC con Humberto Martínez en su nombre y al Grupo de Investigaciones ANTROPOS-UC su apoyo infraestructural e institucional.

A mi *Alma Mater*, la Universidad del Cauca y a su departamento de Biología por generar un espacio en donde pude desarrollarme y crecer como biólogo. A sus profesores: Guillermo Vásquez, Wayner Rivera, María Patricia Torres, Edgar Bonilla, Mercedes Gómez y Silvio Avendaño, por haberme ofrecido cursos motivantes para la mente y el alma.

A Cristóbal Gnecco, Juan Lázaro Toro, Andrés Cuervo, Luis Miguel Renjifo, Susana de la Zerda-Lerner, Peter Cale, Kimberly With, Steven Lima y Pablo Lehmann, por su colaboración en la consecución literatura y porque siempre tuvieron tiempo para ayudar a resolver mis preguntas y dudas.

A Eduardo, Notable amigo y compañero en jornadas de campo, viajes, tertulias y discusiones sin fin.

A Henry Ceballos, ya que sin su ayuda la logística de la fase de campo de ésta investigación habría rayado en lo imposible, siempre aportó una manera objetiva, sensata y práctica para resolver eventualidades.

A William Martínez y Astrid Perafán, mis compañeros de la “post-racionalidad”, su amistad, apoyo, colaboración y sobre todo por enseñarme que siempre puede existir un ambiente de discusión sano, libre y constructivo.

A Vladimir Sandoval y Mónica Ramírez, por el préstamo de equipos. Carolina Berget su colaboración. Carolina Alcázar, fotografías aéreas y literatura. Fernando Ayerbe, confirmación de registros y avistamientos. A Juan Pablo López, su compañía en el campo.

A Los Notables: Maria Alejandra Cárdenas, Manuel Amézquita, Salvador Hernández, Víctor Andrés Rivera, Miguel Ángel Osorio (¡no a Porfirio Barba-Jacob!), Fernando Vargas y Omar Sánchez por compartir tantas mañanas, tardes y noches de ese ocio creador y en especial por compartirme su invaluable e incondicional amistad.

A Andrea Ochoa, su preocupación, ánimo, cariño, paciencia y energía.

A los Cajiao-Segura-Otero (espero que el orden de los factores no altere mi intención): Ximena, Carlos, Graciela, Lucero, Juan Guillermo y Diana y a los Gallo: Andrés y Francisco, su colaboración desinteresada, amistad y por hacerme sentir como un miembro más de su clan durante todos estos años.

A Don Sergio Suárez (Q.E.P.D.), esa tarde de recuerdos.

A Fidel Lozano, administrador de la Hacienda Río Blanco y familia, y a todos los demás propietarios y administradores de los terrenos en donde se llevó a cabo éste estudio, por permitir el acceso a ellos y hacer más llevaderas las jornadas de campo.

A Stephen Jay Gould, Carl Sagan y Paul Feyerabend por darme ideas sobre que es la biología, la ciencia y la vida. Sus obras son para mí fuente de admiración e inspiración.

Y a la contingencia, puesto que sólo soy un producto irreplicable e irreversible de ella

CONTENIDO

0.	INTRODUCCIÓN	12
0.1.	JUSTIFICACIÓN	13
0.2.	PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	15
0.3.	OBJETIVOS	16
1.	MARCO TEÓRICO	17
1.1.	DEL PAISAJE Y SU ECOLOGÍA	17
1.1.1.	¿Qué es la ecología del paisaje?	18
1.1.2.	[Matriz –Conectividad] determinante espacial del movimiento	18
1.1.2.1.	<i>Matriz: barrera y/o puente</i>	19
1.1.2.2.	<i>Conectividad: estructural y funcional</i>	20
1.2.	MOVIMIENTOS DE AVES Y AVES QUE SE MUEVEN	21
1.2.1.	Dispersión [post-natal / post-reproductiva]	22
1.2.1.1.	<i>Dispersión v Mortalidad</i>	22
1.2.1.2.	<i>Patrones de edad en la dispersión</i>	23
1.2.1.3.	<i>Y, ¿para qué la dispersión?</i>	24
1.2.2.	Conectividad funcional: movimiento de aves a lo largo del paisaje.....	24
1.2.3.	Tipos de Movimiento	27
1.2.3.1.	<i>Caminatas Aleatorias Condicionadas</i>	28
1.2.3.2.	<i>Búsqueda Sistemática</i>	28
2.	ÁREA DE ESTUDIO	29
2.1.	UBICACIÓN	29
2.2.	GEOLOGÍA	29
2.3.	PASADO RECIENTE – PRESENTE: desde hace 10.000 años hasta uno de estos días	30
2.4.	PAISAJE ACTUAL: [BOSQUES - MATRIZ]	33
2.5.	BOSQUES: COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DESCRIPCIÓN	35

2.5.1.	Composición florística.....	35
2.5.2.	Selección de bosques y estaciones de muestreo.....	36
2.5.3.	Cada bosque y sus alrededores.....	36
2.5.3.1.	<i>Río Blanco y Clarete</i>	36
2.5.3.2.	<i>Palacé</i>	36
2.5.3.3.	<i>La Cabuyera</i>	37
3.	MÉTODOS	39
3.1.	TIPO DE ESTUDIO	39
3.2.	ESFUERZO Y MÉTODOS DE CAMPO	39
3.3.	CAPTURA Y TOMA DE DATOS	40
3.3.1.	Capturas.....	40
3.3.2.	Recapturas.....	42
3.3.3.	Tipos de Anillos.....	42
3.3.3.1.	<i>Códigos de colores</i>	42
3.4.	¿POR QUÉ AVES DE SOTOBOSQUE?	43
3.5.	ANÁLISIS DE DATOS Y CATEGORIZACIÓN DE ESPECIES	43
3.5.1.	Grupo Trófico.....	44
3.5.2.	Abundancia Relativa.....	44
3.5.3.	Distribución Altitudinal.....	45
3.5.4.	Asociación de Hábitat.....	45
4.	RESULTADOS	46
4.2.	CAPTURAS – RECAPTURAS EN Y ENTRE BOSQUES	48
4.2.1.	Recapturas dentro de bosques.....	48
4.2.1.1.	<i>Río Blanco</i>	48
4.2.1.2.	<i>Clarete</i>	49
4.2.1.3.	<i>Palacé</i>	50
4.2.1.4.	<i>La Cabuyera</i>	51
4.2.2.	Recaptura entre bosques.....	52
4.3.	ESPECIES RECAPTURADAS [grupo trófico, abundancia relativa, distribución altitudinal, asociación de hábitat]	54
5.	DISCUSIÓN	57
5.1.	ACERCA DE LAS AVES QUE NO SE MOVIERON ENTRE BOSQUES	58
5.1.1.	¿Por qué no se registró dispersión?: Edad de las aves recapturadas.....	59
5.1.2.	Historia de alteración, requerimientos amplios de hábitat y el uso de elementos diferentes al bosque.....	60

5.1.3.	[Gremio Trófico, Abundancia Relativa, Distribución Altitudinal, Asociación de Hábitat] = ¿movimiento?	61
5.1.3.1.	<i>Gremio trófico y asociación de Hábitat</i>	62
5.1.3.2.	<i>Abundancia Relativa y Distribución Altitudinal</i>	62
5.2.	ACERCA DEL PICO DE PALA CRESTIAMARILLO: SU HISTORIA NATURAL Y SU RECAPTURA (implicaciones prácticas).....	64
5.2.1.	Acerca de la conectividad del paisaje para el pico de pala crestiamarillo recapturado y su significado	66
5.2.1.1.	¿Por qué ocurrió?: Dispersión o movimiento	68
5.3.	LAS AVES QUE NO SE MOVIERON versus EL AVE QUE SE MOVIÓ....	70
5.4.	IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN	72
6.	CONCLUSIONES	73
	LITERATURA CITADA	75
	ANEXO 1. TABLA DE GENERAL DE COLECCIÓN DE DATOS	84
	ANEXO 2. LISTADO DE ESPECIES DE AVES DE SOTOBOSQUE REGISTRADAS CON REDES DE NIEBLA DURANTE EL ESTUDIO	85

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Relación de estaciones en cada bosque, ubicación aproximada de cada una de ellas y sus respectivas fechas de visita.	26
Tabla 2. Esfuerzo de muestreo en Horas/red por estaciones y fragmentos de bosque.	35
Tabla 3. Número de individuos recapturados por especie en cada fragmento de bosque	36
Tabla 4. Recapturas realizadas en el bosque de Río Blanco	37
Tabla 5. Recapturas realizadas en el bosque de Clarete	38
Tabla 6. Recapturas realizadas en el bosque de Palacé	39
Tabla 7. Recapturas realizadas en el bosque de La Cabuyera	40
Tabla 8. Especies de aves recapturadas durante el presente estudio, de acuerdo a familia, grupo trófico, abundancia relativa, distribución altitudinal y asociación de hábitat	43

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Imagen satelital en donde se muestran los cuatro bosques objeto de estudio con su matriz circundante. [Imagen LANDSAT 2003 facilitada por el SIG de la Corporación Regional Autónoma del Cauca (CRC), procesada con ERDAS IMAGINE 8.4 (1999)]	23
Figura 2. Ubicación de las estaciones dentro de los cuatro fragmentos de bosque estudiados	27
Figura 3. Patrones edad en aves según osificación o pnematización craneal: (a) Post-incubación. (b-c) volantón. (d) subadulto. (e) adulto	30
Figura 4. Bosque de Río Blanco con las cuatro estaciones de trabajo delineadas	38
Figura 5. Bosque de Clarete con las cuatro estaciones de trabajo delineadas	39
Figura 6. Bosque de Palacé con las cuatro estaciones de trabajo delineadas	40
Figura 7. Bosque de La Cabuyera con las cuatro estaciones de trabajo delineadas	41
Figura 8. Contexto espacial de recaptura del Pico de Pala Crestiamarillo (<i>Platyrinchus mystaceus</i>).	42
Figura 9. Posibles recorridos realizados por el individuo recapturado según las estrategias propuestas por Zollner y Lima (1999): (a) búsqueda sistemática en línea recta; (b) caminata aleatoria condicionada	56

ANEXOS

	Pág.
ANEXO 1. Tabla de general de colección de datos	73
ANEXO 2. Listado de especies de aves de sotobosque registradas con redes de niebla durante el estudio	74

0. INTRODUCCIÓN

La pérdida y fragmentación de hábitat se constituyen como amenazas a la diversidad global (Wiens 1994). En los Andes colombianos el avance de la frontera agrícola ha generado procesos de pérdida de hábitat (Kattan y Alvarez-López 1996), éstos procesos involucran al menos cuatro fenómenos: reducción del área del hábitat original, fragmentación de hábitat, deterioro del hábitat dentro de los parches de hábitat y deterioro del hábitat entre parches (*i.e.*, en la matriz) (Sih *et al.* 2000).

En algunos casos la fragmentación y el deterioro de la matriz alteran la inmigración de organismos entre parches de hábitat confinando poblaciones a los fragmentos de bosque que quedan remanentes (Stouffer 1995a y Develey y Stouffer 2001). Poblaciones aisladas en fragmentos de bosque pueden enfrentar endogamia y los efectos deletéreos que ella conlleva (Sih *et al.* 2000).

La movilidad entre parches de hábitat está dada en función de la influencia que ejercen los elementos del paisaje diferentes al bosque, sobre los organismos que viven en éste tipo de hábitat, en donde los organismos responden según sus capacidades ecológicas, fisiológicas y etológicas a la matriz que circunda los fragmentos de bosques en donde viven (Gascon *et al.* 1999; Sekercioğlu *et al.* 2001). Éste tipo de respuesta puede variar entre la confinación en un solo parche de hábitat, el uso diferencial de algunos elementos del paisaje y/o el paso de los organismos de un parche de bosque a otro (With 1999).

La intención de ésta investigación, es documentar si existen o no movimientos de aves entre fragmentos y, si los hay, analizar si la capacidad de movimiento de las especies que los realizan responde a patrones particulares como lo puede ser el gremio trófico, la distribución altitudinal y/o requerimientos de hábitat.

0.1. JUSTIFICACIÓN

El Valle de Pubenza, al igual que gran parte de los Andes colombianos, desde la llegada de los primeros cazadores-recolectores, hace aproximadamente 10.000 años, hasta nuestros días, ha enfrentado una continua y progresiva pérdida de su vegetación nativa (Lehmann 1957; Arboleda-Llorente 1966; Bray 1991; Gnecco 1991, 1999).

Debido a este proceso gradual de dominación antrópica del ambiente, el paisaje andino está dominado en su mayoría por asentamientos humanos, pastizales, siembras de árboles exóticos con fines maderables, cultivos de pan coger, entre otros (Orejuela 1985; Kattan y Álvarez-López 1996; Kattan y Murcia 2003), en donde la vegetación nativa sólo se conserva en los fragmentos de bosque, gran parte de ellos de tamaño reducido, dispersos y aislados en el paisaje (Van Velzen 1992, Kattan y Álvarez-López 1996).

Esta modificación a la configuración espacial del paisaje, cambió el hábitat de algunas poblaciones de aves que vivían en los continuos de bosque existentes antes de la llegada del hombre a los Andes generando alteraciones en la avifauna¹ tales como extinciones locales y disminución en la abundancia de especies propias de bosque (Lehmann 1957; Kattan 1992; Kattan *et al.* 1994; Renjifo 1999a, 2001); así como, cambios en la distribución y el aumento en la abundancia de especies de áreas abiertas y/o generalistas (Hilty y Brown 1986; Renjifo 1999a, 2001).

¹ El carácter estético y llamativo de las aves ha favorecido que hayan sido estudiadas en nuestro territorio desde hace algún tiempo, permitiendo que sobre estas se hicieran seguimientos tratando de hallar los efectos producto de la pérdida de hábitat en los Andes colombianos (e.g., Renjifo 1999a). Un ejemplo de la evidencia existente para contrastar los cambios de la composición de las aves andinas en el tiempo lo representa los resultados de la expedición del Museo Americano de Historia Natural en 1911 (Chapman 1917), y las distintas colectas realizadas cuyos ejemplares se pueden encontrar en colecciones nacionales e internacionales que proporcionan ideas acerca de la composición avifauna regional desde hace más de un siglo (Gallo-Cajiao 2004).

Los efectos de la pérdida y fragmentación de bosques en los Andes sobre las aves, se han abordado desde un enfoque de composición y estructura (Kattan *et al.* 1994; Renjifo 1999a). Es decir, los estudios realizados en éste tema han sido enfáticos en tratar como ha sido el cambio en la composición de las especies de aves en el tiempo, para luego proponer la existencia de patrones de extinción o resiliencia según gremios tróficos, tamaño, distribución altitudinal, requerimientos de hábitat, entre otros aspectos (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999a).

Pocos han sido los intentos realizados para estudiar los efectos de la fragmentación en las aves que viven en los paisajes andinos desde una perspectiva funcional, es decir, más allá de conocer cómo ha cambiado la composición y cuáles han sido las generalizaciones predictivas identificadas a partir de conocer tales cambios (*i.e.*, patrones en los cambios de la composición de especies), se trata de abordar cómo varía la respuesta de las especies de aves a los cambios de su hábitat original desde diferentes dimensiones, como lo es el uso de los nuevos elementos disponibles en el paisaje, su respuesta a la degradación del hábitat tanto en la distribución de los organismos en el mismo, como en los cambios corporales producto de la alteración (*i.e.*, asimetría fluctuante) (Restrepo y Gómez 1998, Restrepo *et al.* 1999; Renjifo 2001; Cuervo 2002).

El movimiento de un hábitat a otro representa un componente inherente de procesos ecológicos que con la alteración humana del ambiente cobra importancia debido a que se convierte en un aspecto esencial para la persistencia de poblaciones de aves, como de otras formas de vida, en el tiempo y en ese tipo de espacio determinado (Bélisle *et al.* 2001, Turner 1996).

A pesar de su importancia, dada su complejidad, los movimientos de organismos entre parches de hábitat han sido pobremente estudiados en los Andes como en el resto del mundo (Wiens 1994; Bélisle *et al.* 2001; Renjifo 2001).

Esta investigación es un intento para abordar el problema de la fragmentación de los hábitats boscosos de los Andes colombianos, desde los movimientos que aves de sotobosque puedan realizar entre cuatro fragmentos de bosques ubicados en la

misma franja altitudinal, que comparten una historia de escisión particular, a una escala de pocos kilómetros y con una matriz que presenta conectividades estructurales diferentes.

La información que se puede extraer tratando la fragmentación de hábitat desde la perspectiva aquí propuesta, permite a corto plazo acceder a información de historia natural de las especies halladas en los bosque que forman el área de estudio, lo que puede configurar una nueva forma de ver cómo se afectan las poblaciones de aves en paisajes dominados por actividad humana. Por otro lado, se plantea una idea que sí se sigue desarrollando a largo plazo puede llegar a contribuir al conocimiento en la configuración de la estructura espacial de las poblaciones que habitan los paisajes de los Andes centrales colombianos, pudiendo develar dinámicas de metapoblaciones (Hanski 1998; e.g., Cale 2003), y de fuentes y sumideros (Pulliam 1988).

0.2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En un paisaje fragmentado existen procesos particulares que emergen producto de la heterogeneidad espacial misma y son vitales para la persistencia de las especies que en él viven (Wiens 1994; Pickett y Cadenasso 1995). Algunos autores están de acuerdo en que un factor clave de la dinámica poblacional en un paisaje fragmentado, es la posibilidad que tienen los animales para moverse entre fragmentos de hábitat (Fahrig y Paloheimo 1988, Adler y Nuernberger 1994, Zollner y Lima 1999), sin embargo el conocimiento empírico de los movimientos de los animales a través del paisaje es bastante limitado (Kareiva y Wennergren 1995), los detalles de movimientos a gran escala así como los de vertebrados que se dispersan han sido poco descritos (Turchin 1996; Koenig *et al.* 1996)

A la interrupción o impedimento en la movilidad de aves, se le ha reconocido como uno de los mecanismos que influyen en la pérdida de especies en fragmentos de

bosque (Turner 1996). La razón de esta afirmación, se basa en que al no haber interacción reproductiva de los organismos que viven entre diferentes fragmentos de bosque, sus poblaciones, dado el confinamiento al que están expuestas pueden verse enfrentadas a procesos endogámicos que a largo plazo incidirán en su éxito reproductivo, llevando probablemente a su extinción local (Brown y Kodrick-Brown 1977).

Gracias a que se han estudiado los efectos que ha tenido la fragmentación de los bosques andinos en la composición de la avifauna (Kattan *et al.* 1994; Renjifo 1999, 2001), se tiene una idea de cuáles grupos de aves son susceptibles a la extinción local y regional, de donde se infiere, cuáles gremios tróficos se pueden ver afectados por los mecanismos asociados a la pérdida o ausencia de movilidad.

En éste contexto, el problema de investigación consiste en aproximarse a la descripción del movimiento de aves de sotobosque entre cuatro fragmentos de bosque ubicados en un paisaje antropogénicamente alterado, esto con el fin de explorar las dinámicas espaciales existentes entre las aves que viven en tales fragmentos. La manera como se realiza está aproximación, se basa en el registro directo del flujo de aves entre remanentes de bosque (Grubb y Doherty 1999).

0.3. OBJETIVOS

El objetivo general de ésta investigación consiste en determinar la existencia de movimientos de aves entre cuatro fragmentos de bosque, en el Valle de Pubenza, en los Andes Centrales Colombianos y relacionar la movilidad de las aves con características particulares de las especies y grupos de especies.

1. MARCO TEÓRICO

“The world, including the world of science, is a complex and scattered entity that cannot be captured by theories and simple rules” (p. 142)

Paul Feyerabend
Killing Time
1995

Quiero considerar de manera explícita el diálogo entre el paisaje con sus propiedades y las características intrínsecas de las aves para moverse en él como el marco conceptual de este escrito, ya que las cualidades de ambas partes interactúan entre sí para posibilitar el movimiento: el paisaje como escenario estructural en donde se potencia que ocurra el movimiento de las aves y éstas que gracias a sus características particulares lo ejecutan en un gradiente de posibilidades.

1.1. DEL PAISAJE Y SU ECOLOGÍA

Dado que el fenómeno del movimiento de aves entre fragmentos de bosque opera a una escala espacial en donde de manera implícita se tratan elementos diferentes al hábitat boscoso, la Ecología del Paisaje, al dar una aproximación sistémica al estudio de las interacciones de los diferentes elementos de un paisaje, se puede considerar un marco que brinda un espectro de herramientas conceptuales que facilitan comprender el objeto central de ésta investigación (Wiens 1994).

La ecología del paisaje, emplea el concepto de paisaje de dos formas (Pickett y Cadenasso 1995). La primera, como un área específica basada en escalas humanas de manera intuitiva: los paisajes son sistemas ecológicos que existen a una escala de kilómetros y comprenden elementos distinguibles, como parches de bosque, agroecosistemas, asentamiento humanos y ecosistemas naturales. En la segunda forma (que a su vez incluye a la primera), el paisaje constituye una abstracción que puede representar heterogeneidad espacial a cualquier escala. De este modo, el paisaje se convierte en un criterio para hacer aproximación de tipo espacial a cualquier sistema ecológico.

1.1.1. ¿Qué es la ecología del paisaje?

Pickett y Cadenasso (1995) definen ésta disciplina como el estudio de los efectos recíprocos de patrones espaciales en procesos y sistemas ecológicos. Promueve el desarrollo de modelos y teorías de relaciones espaciales, la colección de nuevos tipos de datos acerca de dinámicas y patrones espaciales, y examina la escala espacial, asunto poco tratado por la ecología general. La Ecología del Paisaje, se concibe como aquella rama de la ecología que emerge al tratar las consecuencias ecológicas de la heterogeneidad espacial (Kotliar y Wiens 1990, Pickett y Cadenasso 1995).

1.1.2. [Matriz –Conectividad] determinante espacial del movimiento

Entender desde la Ecología del Paisaje cómo los elementos que están próximos o contiguos se afectan e interactúan entre sí, o cómo su disposición espacial afecta a un proceso particular, es bastante diferente desde lo que trata la Ecología Clásica con la estructura y función de poblaciones, comunidades o ecosistemas discretos (Pickett y Cadenasso 1995). Esta diferencia radica en que, contrario a los ecosistemas continuos y/o discretos, en los paisajes con estructura tipo mosaico entran en juego aspectos que inciden en los flujos de organismos y materiales entre los diferentes tipos de elementos hallados en un paisaje (Gutzwiller y Anderson 1992).

Una interrupción en la integridad estructural del paisaje, debida a alteraciones antropogénicas que se resumen en pérdida de hábitat y fragmentación, es probable que impida flujos ecológicos de agua, nutrientes, energía y el movimiento de organismos (With *et al.* 1997). Así, una interrupción en la continuidad del paisaje puede comprometer su integridad funcional, al interferir con procesos ecológicos necesarios para la persistencia de poblaciones y el mantenimiento de la diversidad del paisaje mismo (With 1999).

Un elemento del paisaje y un factor relativo que permiten la interacción espacial, poseyendo importantes incidencias en la posibilidad para que organismos se muevan o dispersen de un elemento a otro en un paisaje son la Matriz y la Conectividad respectivamente. A continuación se definirá y tratará a cada uno de estos asuntos a la luz de sus implicaciones con el movimiento de aves entre fragmentos de bosque.

1.1.2.1. Matriz: barrera y/o puente

La matriz de hábitat, definida como el elemento más extenso y conectivo de paisaje tiene influencia en la dinámica de las especies que habitan paisajes fragmentados (Forman 1995). Estos efectos varían desde la entrada de organismos generalistas propios de la matriz hacia parches de bosque (Cadenasso y Pickett 2001, With 2002), incremento en la predación de nidos y parasitismo (Andren 1992) y en el aumento en la capacidad diferencial de organismos de bosque para moverse entre parches de hábitat (Sieving *et al.* 1996, Gascon *et al.* 1999, Ricketts 2001, Renjifo 2001).

En el contexto del movimiento y dispersión animal, la matriz actúa como un filtro selectivo, no como una barrera absoluta para el movimiento de especies a través del paisaje (Gascon *et al.* 1999). El tipo de vegetación de la matriz determinará el grosor del filtro para el movimiento de los individuos, es decir, entre mayor similitud estructural tenga la matriz al bosque o hábitat nativo, mayor es la posibilidad que los organismos propios de bosque utilicen o atraviesen por éste tipo de hábitat, un ejemplo de esto, es que bosques plantados (*e.g.*, *Cupressus lusitanica*, *Pinus*

patula, *Eucalyptus globulus*), funcionan como análogos de un filtro grueso por donde hay mayor probabilidad que ocurra movimiento de fauna debido a su similitud estructural con el bosque primario. Mientras que los pastizales, actuarían como un filtro fino que disminuye o impide tales movimientos (Sieving *et al.* 1996, Gascon *et al.* 1999, Renjifo 1999a, 2001, Bélisle *et al.* 2001, Harris y Reed 2001, Rodewald y Yahner 2001).

El contraste entre los fragmentos de bosque y la matriz en la que se encuentran embebidos, determina el grado de aislamiento de ciertas poblaciones animales que viven en los parches de bosque (Renjifo 2001), de esta manera, emerge un factor relativo tanto al tipo de matriz, como a los organismos que habitan en los parches de bosque. Este factor se conoce como Conectividad.

1.1.2.2. Conectividad: estructural y funcional

Una definición para la conectividad del paisaje puede ser: la posibilidad relativa existente en un paisaje, ya sea estructural o funcional, para que la energía en cualquiera de sus formas fluya a lo largo de él².

El componente estructural se refiere a la cantidad y distribución espacial de diversos elementos del paisaje, mientras que el componente funcional trata la interacción de flujos ecológicos dentro del patrón del paisaje, es decir, la forma como los organismos que viven en un paisaje utilizan los diferentes elementos del mismo, de aquí surgen categorizaciones como generalistas en un extremo de uso y especialistas de hábitat en el otro³ (With *et al.* 1997, 1999).

Al ser tratada la conectividad como una propiedad emergente de la interacción de los elementos del paisaje con los organismos que viven en él, el paisaje debe

² A pesar que mi objeto de interés son las aves y sus movimientos entre fragmentos de bosque, aplico esta definición a cualquier forma de energía, para dejarla abierta, además de estar acorde a los términos que usualmente se emplean en la Ecología del Paisaje.

³ La conectividad funcional al ser un tema relacionado con la forma en que los diferentes organismos perciben y usan los diferentes elementos del paisaje (Lima y Zollner 1996a), se tratará de manera implícita en la siguiente sección Movimientos de Aves.

definirse relativo a la escala en la cual los organismos o procesos ecológicos de interés operan (Wiens 1989; With *et al.* 1997), de modo que la conectividad de un paisaje también es relativa y debe ser determinada en función de como los organismos perciben y responden a la estructura de su paisaje (Lima y Zollner 1996a, Zollner y Lima 1999). De esta manera, un paisaje no está inherentemente conectado o fragmentado, de hecho, el mismo paisaje puede tener los dos estados al tiempo, desde la perspectiva de dos especies que difieren en sus habilidades de cruzar áreas abiertas o de su respuesta de movimiento a la estructura del paisaje (Koenig *et al.* 1996, With 1999).

1.2. MOVIMIENTOS DE AVES Y AVES QUE SE MUEVEN

"Fame and glory await whoever presents a tidy, realistic and complete classification of mechanisms of population dynamics if that person also invents catchy jargon to name the mechanisms" (P. 59)

Henry S. Horn

The ecology of animal movement (Capítulo 3: Some theories about dispersal)
1983

El efecto que tiene la alteración de hábitat en el movimiento y la dispersión, depende de la interacción de la escala en la cual el organismo usa el paisaje y de la configuración espacial del mosaico de habitats (Kattan y Murcia 2003). De esta manera, las posibilidades que tiene un ave para dispersarse desde un hábitat diferente al de su nacimiento, o para moverse entre los diferentes elementos en un paisaje depende, además de la configuración espacial del paisaje, de características propias como sus requerimientos particulares de hábitat, su rango de percepción de los elementos hallados en el paisaje, características propias de su historia natural, entre otros asuntos (Wiens 1994, Lima y Zollner 1996a, Renjifo 1999a).

Muchas de las razones para que un ave se mueva a través de un paisaje o de una porción de él, se pueden tomar como respuesta a dos posibilidades (Ver Kattan y

Murcia 2003 para una revisión): (1) dispersión, en la cual el organismo deja su parche de nacimiento en la búsqueda de otro en donde asentarse, este tipo de desplazamiento sólo ocurre una vez en la vida (Horn 1983; Swingland 1983), y (2) el movimiento como tal, el cual se relaciona con la capacidad intrínseca de los organismos para usar diferentes elementos hallados en un paisaje (Lima y Zollner 1996a). A continuación se tratarán cada una de estas posibilidades.

1.2.1. Dispersión [post-natal / post-reproductiva]

Se entiende como dispersión a la estrategia que tienen ciertas formas de vida de dejar su hábitat de nacimiento y llegar a otro que les ofrece ciertos recursos (Krebs 1985).

Algunas ramas de la ecología que estudian la dispersión, la tratan en función del significado selectivo que éste pueda tener (Horn 1983). Al estudiar los hechos que llevan a un organismo a tomar la decisión de dispersarse, se ha enfocado cierto interés en discutir la alta mortalidad en que esta incurre (Horn 1983, Krebs 1985, Waser 1985), relacionando los vínculos que tiene la edad del organismo en función al patrón de dispersión existente (Horn 1983, Swingland 1983).

1.2.1.1. *Dispersión v Mortalidad*

¿Para qué dispersarse? La respuesta parece evidente, para encontrar y colonizar un área nueva. La selección natural claramente favorecerá a un individuo que sale de un hábitat relativamente atestado y coloniza otro vacío, en donde puede dejar una descendencia numerosa, paradójicamente la mayor parte de los organismos que se dispersan mueren y sólo unos cuantos tienen éxito al colonizar una nueva porción de hábitat (Krebs 1985). En los términos de la dispersión, al individuo le quedan dos opciones: permanecer en su hábitat actual y vivir en un lugar adecuado pero tener pocos descendientes, sí acaso los tiene, o dispersarse y tener la suerte de sobrevivir, colonizar un nuevo hábitat y tener muchos descendientes (Krebs 1985, Waser 1985).

Por otro lado Comins *et al.* (1980), también encontraron que una mayor disponibilidad de hábitats sin ocupar aumenta la ventaja selectiva para la dispersión debido a que la presencia de parches de hábitat a alguna distancia de un parental, hace más importante la competencia por hábitats disponibles que la competencia existente para suceder a los padres en el lugar de nacimiento.

La confrontación entre ventajas y costos que trae el movimiento animal se puede balancear a favor en casos donde la regulación local en fragmentos donde habitan animales sedentarios, incrementa la competencia entre parientes y reduce los beneficios potenciales de cooperación entre individuos (Odum 1977; Lima y Zollner 1996b). Esta tensión se resuelve parcialmente si algunos individuos se dispersan fuera de su hábitat natal interactuando con individuos sin relaciones de parentesco cercano (Frank 1998), evitando correr el riesgo de la endogamia y la consecuente depresión en la viabilidad de la descendencia (Horn 1983).

1.2.1.2. Patrones de edad en la dispersión

La dispersión no se da de manera homogénea respecto a la edad, es decir cualquier individuo no se dispersa en cualquier momento de su vida, generalmente este hecho responde a situaciones particulares en función de la capacidad que tienen los individuos para dejar o mantener su hábitat de nacimiento (Horn 1983; Swingland 1983).

Se pueden identificar dos momentos de dispersión según el patrón específico de edad (*Sensu* Hamilton y May 1977, Josht y Brandl 1997): Jóvenes que se dispersan o dispersión pre-reproductiva y Parentales que se dispersan o dispersión post-reproductiva.

Tanto Hamilton y May (1977) como Comins *et al.* (1980) describen el conflicto de intereses entre padres y descendencia sobre la dispersión de juveniles en poblaciones aglomeradas y sedentarias. Mientras un padre sea capaz de mantener su sitio propio debe forzar a su descendencia (o al menos parte de ella) a dispersarse a otros sitios, aún cuando para una progenie dada, las oportunidades de

establecerse cerca de los padres son mayores que la dispersión exitosa a un nuevo lugar.

No obstante, cuando un padre llega a ser incapaz de retener su parche de hábitat, debido a la edad y los impedimentos que esta trae, llega a ser adaptativo para él dejar mucha descendencia en su parche de hábitat original. Así, se incrementa la probabilidad que uno de los sucesores gane el sitio en contienda con descendencias provenientes de otros lugares. Después de hacer esto el padre puede dejar el hábitat natal y dispersarse a otro sitio (Hamilton y May 1977).

1.2.1.3. Y, ¿para qué la dispersión?

A pesar que los organismos que la realizan tienen altas tasas de mortalidad, la dispersión *per se* opera como una alternativa que poseen ciertos organismos para darse mayor viabilidad frente a condiciones demográficas adversas (Hamilton y May 1977; Comins *et al* 1980; Horn 1983; Swingland 1983; Frank 1998). Puesto que un organismo al llegar a un hábitat diferente al de su nacimiento abre la posibilidad de evitar la endogamia y, por ende incrementa la existencia a futuro de la población a dónde llega, provoca un efecto de rescate, ampliando el acervo génico de la población de arribo (Brown y Kodrick-Brown 1977). Por otro lado, con la dispersión también se abre la posibilidad de recolonizar hábitats que han sufrido de extinción local (Hanski 1998).

1.2.2. Conectividad funcional: movimiento de aves a lo largo del paisaje

Como se mencionó en la sección referente a la Ecología del Paisaje, la conectividad funcional de un paisaje opera en función a la percepción y capacidad que tienen los organismos que viven en él para utilizar sus diferentes elementos. Éste tipo de conectividad emerge como una característica relativa a las posibilidades halladas en la historia natural de la especie según sus posibilidades para utilizar o vivir en cualquier elemento del paisaje (With *et al.* 1997, With 1999).

A esta posibilidad potencial que tiene un ave de bosque, para utilizar uno o muchos tipos de elementos del paisaje en donde se encuentra, se le han asociado características particulares de cada especie, como sus requerimientos específicos de hábitat, grupo trófico e historia filogenética (Renjifo 1999a, 1999b). De donde se espera, por ejemplo, que una especie con requerimientos estrechos de hábitat, no utilice elementos diferentes al bosque y, por lo tanto, su conectividad funcional sea poca o nula.

Con base en diversos estudios sobre los efectos de la fragmentación en la composición de aves en los Andes colombianos (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999a, 1999b), apoyados con la información publicada del proyecto de las dinámicas de los bosques fragmentados en Manaos, Brasil⁴ (Stouffer y Bierregaard 1995a, 1995b, Stratford y Stouffer 1999, Develey y Stouffer 2001), además de otras fuentes (Sekercioğlu *et al.* 2002), se esboza una categorización sobre cuáles grupos de aves de bosque pueden o no moverse y/o utilizar más de un elemento disponible del paisaje, y por lo tanto, poseer conectividades funcionales diferentes.

Ya que los estudios referentes a la movilidad de aves en paisajes fragmentados en el Neotrópico son relativamente escasos y prácticamente nulos en los Andes Colombianos (Wiens 1994; Renjifo 2001), es necesario hacer inferencia de éste fenómeno, extrapolar información que es menos escasa, como la pertinente a los patrones de extinción de aves en bosques fragmentados (Kattan *et al.* 1994; Renjifo 1999a).

Los *pequeños Frugívoro-Insectívoros* representan un grupo que posee requerimientos amplios de hábitat, lo que repercute en que sus integrantes pueden utilizar diferentes elementos de un paisaje fragmentado, como remanentes de bosque, pastizales con árboles dispersos y agroecosistemas (Kattan *et al.* 1994).

⁴ Este tipo de información, a pesar que proviene de tierras bajas amazónicas (*i.e.*, menos de 1.000msnm), brinda patrones y agrupaciones que de alguna manera han sido recurrentes en el Norte de los Andes, lugar donde se enmarca el área de estudio

Esta situación permite a éste gremio de aves constituir a casi todo el paisaje como su hábitat y por ende moverse libremente a través de él.

Su principal recurso alimenticio se constituye de frutos pequeños los cuales son abundantes en claros, bordes y matorrales enmalezados (Levey 1988). Un notorio ejemplo de los pequeños frugívoros-insectívoros son algunas tángaras (*i.e.*, *Tangara* spp.) (Kattan *et al.*, 1994).

Al hecho que recursos como frutas grasosas grandes y néctar varíen en su disponibilidad de manera asincrónica en el espacio, se le puede atribuir que algunos grupos de aves que los explotan, como algunos *frugívoros grandes* y *colibríes* respectivamente, se desplacen en su búsqueda a través de grandes extensiones de terreno que incluyen gradientes altitudinales (Loiselle y Blake 1991, Martin y Karr 1986, Blake y Loiselle 2001), un ejemplo de éstos casos de movilidad los representan en Costa Rica, la guacamaya verde limón (*Ara ambigua*), el pichilingo negro (*Selenidera spectabilis*), entre otros (Blake y Loiselle 2001).

En el caso de los colibríes, estos responden a la heterogeneidad originada por la fragmentación de hábitat, usando y atravesando áreas abiertas para explotar recursos distribuidos a lo largo del paisaje (Stouffer y Bierregaard 1995b). Esta característica ha permitido catalogar a Trochilidae como un grupo poco susceptible a los efectos de la fragmentación de hábitat Feisinger 1976, Kattan *et al.* 1994, Stouffer y Bierregaard 1995b, Renjifo 1999, pero Gallo-Cajiao (2004) documenta que en los bosques del Norte de Popayán, los efectos de la fragmentación si han sido notorios en los colibríes propios de bosque, puesto que en éste sector del Valle de Pubenza se ha extinguido casi el 40% de la composición registrada desde el año de 1832, cuando los bosques de esta región ya se encontraban significativamente alterados (Arboleda-Llorente 1966). Es posible que la pérdida de especies de colibríes halla sido mayor.

El grupo de los insectívoros terrestres y de sotobosque posee alta especificidad de hábitat, baja movilidad y sus integrantes están más confinados a vivir al interior de bosque que otros gremios de paseritos. Por esto, éste gremio ha sido reconocido

como especialmente vulnerable a la pérdida y fragmentación de hábitat en los trópicos (Karr 1982; Kattan *et al.* 1994, Stouffer y Bierregaard 1995a, Sieving *et al.* 1996, Stratford y Stouffer 1999, Sekercioğlu *et al.* 2002; Sekercioğlu 2002).

Una de las hipótesis propuestas para explicar la desaparición de insectívoros de sotobosque de fragmentos de hábitat, es la limitada capacidad de dispersión dada por hábitos relativamente sedentarios y/o limitantes fisiológicos a las condiciones ambientales halladas fuera del bosque (Stouffer y Bierregaard 1995a, Sekercioğlu *et al.* 2002), ésta situación reduce la probabilidad de dispersión hacia hábitats más favorables después de la fragmentación de bosque, lo que repercute en una desaparición en los remanentes como resultado de eventos estocásticos a diferentes niveles (*i.e.*, genéticos y ambientales) y a otras consecuencias negativas de la pérdida de hábitat (Sekercioğlu *et al.* 2002)

No obstante y contrario a lo expuesto en el párrafo anterior, los insectívoros de sotobosque pueden tener una conectividad alta conectividad funcional, pero debido a la naturaleza relativamente estable de su recurso alimenticio (Martin y Karr 1986; Sekercioğlu *et al.* 2001), son un grupo reconocido por tener especies con poca movilidad (Kattan *et al.* 1994). Esta condición permite suponer que la escasa movilidad atribuida al gremio, es una condición circunstancial y no una regla relacionada a la hipótesis relacionada con los limitantes fisiológicos hallados afuera del elemento bosque (Stouffer y Bierregaard 1995a).

1.2.3. Tipos de Movimiento

Teniendo en cuenta que los movimientos de animales entre parches de hábitat en un paisaje fragmentado prácticamente no han sido estudiados de manera empírica, se han hecho aproximaciones a ellos han sido mediante la generación de modelos que buscan dar con las estrategias de movimiento de animales en paisajes fragmentados (Lima y Zollner 1996a; Zollner y Lima 1999). Para que tales modelos sean similares a situaciones reales se incorporan factores como la distribución y densidad de parches de hábitat, el riesgo de mortalidad mientras ocurre el

desplazamiento, el rango de percepción⁵ y las reservas de energía que posee el individuo que incurre en el movimiento (Zollner y Lima 1999).

Mediante la articulación de los factores previamente enunciados Zollner y Lima (1999) exponen dos posibles estrategias de movimiento entre parches de hábitat a nivel del paisaje, estas son: (1) Caminatas aleatorias condicionadas y (2) búsqueda sistemática.

1.2.3.1. Caminatas Aleatorias Condicionadas

El modelo de las caminatas aleatorias condicionadas opera mediante el avance de alguna distancia por el animal simulado, seguido por cambios de dirección que en la realidad representan obstáculos difíciles de franquear (Zollner y Lima 1999). Esta regla de desplazamiento se predice es empleada por animales con rango de percepción bajo, pocas reservas de energía y en paisajes donde las condiciones de la matriz no son inhóspitas para el individuo que se desplaza (Zollner y Lima 1999).

1.2.3.2. Búsqueda Sistemática

La búsqueda sistemática se basa en desplazarse siempre en la misma dirección, en donde la trayectoria varía entre una línea recta a recorridos más complejos como espirales arquimedeanas (Zollner y Lima 1999). Los supuestos de operación de ésta regla de desplazamiento aplican para animales cuyo rango de percepción es alto y/o en paisajes en donde la matriz existente entre parche y parche de hábitat es relativamente inhóspita.

⁵ Es decir, la distancia en la cual un individuo puede detectar parches de hábitat (Lima y Zollner 1996a; Zollner y Lima 1999), dado el poco conocimiento específico de éste atributo, éste se toma como un dato cualitativo (i.e, Rango de percepción alto o R.p. bajo) (Lima y Zollner 1996a).

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. UBICACIÓN

Se ubica en la vertiente occidental de la cordillera Central (2°30'02"N; 76°31'46"W), al nor-orienté de la zona urbana del municipio de Popayán (Colombia) (Figura 1). Su altitud oscila entre 1814 msnm y 2050 msnm, tiene una precipitación promedio anual de 2142 mm y una temperatura promedio de 18°C (Datos de la estación meteorológica del Aeropuerto Guillermo León Valencia tomados de Behling *et al.* 1998).

Está conformada por cuatro fragmentos de bosque inmersos en un paisaje antropogénicamente intervenido. Su zona de vida corresponde a bosque sub-andino (*sensu* Cuatrecasas 1958) o bosque húmedo tropical (*sensu* Holdridge 1978).

2.2. GEOLOGÍA

El área de estudio forma parte del pie de monte del flanco occidental de la Cordillera Central y está ubicada en el miembro Palacé, sector sur de la formación Popayán (Torres 1997). Esta es una formación de relleno que reposa discordantemente sobre rocas del Paleozoico al Terciario y cuyas fuentes se localizan en el sector comprendido entre el páramo de Gabriel López-Uñiñegatuna y el altiplano de Paletará – Cadena Volcánica de los Kokonukos (Torres 1997), se constituye por

depósitos de escombros que afloraron en los cañones de los ríos y quebradas que les sirvieron de canal de transporte, están cubiertos por cenizas de caída y flujos de ceniza de cientos de metros de espesor, cuyo origen se encuentra entre el Plioceno y el Holoceno (Torres 1997).

2.3. PASADO RECIENTE – PRESENTE: desde hace 10.000 años hasta uno de estos días

“One of these days I’m going to cut you into little pieces”

Roger Waters

One of these days - Meddle
1971

Al explorar los efectos de la fragmentación, se debe considerar la historia del cambio regional del paisaje, su configuración actual, y sí es posible, las tendencias a futuro (Kattan y Murcia 2003). En el caso de este estudio se reconstruye la historia reciente del paisaje regional, con el propósito de integrar y contextualizar el componente tiempo a la luz de la interacción entre los remanentes de bosque y su matriz circundante.

Esta reconstrucción histórica del cambio regional del paisaje, se realizó con base en la revisión de fuentes de carácter arqueológico (Gnecco 1999, 2000), palinológico (Behling *et al.* 1998; Wille *et al.* 2001), paleográfico (Arboleda – Llorente 1966), y de relatos de historia natural (Lehmann 1957). Además, fue complementada con entrevistas a personajes nativos de la región y con análisis de fotografía aérea de diferentes años. Va desde la ocupación temprana de los bosques tropicales de montaña, hace más o menos 10.000 años, hasta su situación actual.

El Valle de Pubenza, marco regional de la zona de estudio, muestra los primeros indicios de intervención humana al ambiente desde hace más o menos 10.000 años, en la frontera Pleistoceno – Holoceno (Gnecco 1999). Ésta evidencia sugiere intervención y probablemente modificación humana al paisaje. No obstante, lo

encontrado en el registro arqueológico permite suponer que el cambio en el ambiente no se dio de manera abrupta, pues la prevalencia de especies vegetales de bosque primario muestran que la manipulación del entorno en ese lapso de tiempo, no fue de deforestación total o significativa, sino de apertura gradual de claros lo suficientemente extensos para permitir el crecimiento de especies que representaban alguna utilidad, es decir algún tipo de cultígenos⁶.

Análisis de polen de vegetación de hace 2.300 años indican que el paisaje fue modificado de manera importante por actividades humanas como lo son la deforestación y los comienzos de la agricultura en la región (Behling *et al.* 1998). Se encuentra por primera vez polen de maíz y se registra marcada dominancia de grupos de plantas que son reconocidas como no propias de bosque (e.g., Poaceae, Asteraceae, Amaranthaceae y Apiaceae).

Análisis palinológicos posteriores, que corresponden al periodo comprendido entre hace 780 años y el presente, muestran una clara disminución de plantas de hábitos herbáceos, los granos de polen de maíz son raros y la representación de diferentes plantas típicas de bosque subandino es mayor, siendo notorio el incremento del Yarumo (*Cecropia spp.*), planta pionera en la regeneración del bosque. Ésta evidencia sugiere que en éste momento (*i.e.*, 780 años antes del presente), la presión humana hacia el ambiente pudo tener una marcada disminución (Behling *et al.* 1998; Wille *et al.* 2001).

En el acta de fundación de Popayán, transcrita por el escribano Francisco de la Vega Polanco en 1605 (encontrada en Arboleda – Llorente 1966), se puede interpretar que el entorno del Valle de Pubenza ya tenía un grado significativo de intervención humana, pues se habla que la tierra requiere de menor trabajo para su servicio. Además, se refiere claramente la existencia de pastos para ganado y condiciones convenientes para el asentamiento y mantenimiento de una comunidad humana en éste lugar. Esta condición se puede interpretar como una clara

⁶ Gnecco (1998) emplea el término de cultígenos para referirse a variedades de plantas beneficiadas y/o seleccionadas culturalmente, que pierden su capacidad reproductiva natural.

deforestación y un marcado avance de la frontera agrícola producto de la intervención realizada por los habitantes previos a la colonia (Bray 1991).

Para mediados del siglo pasado, Lehmann (1957) reporta que el Cauca y en especial la zona aledaña a Popayán, ha sufrido severas modificaciones gracias a la desaparición de grandes extensiones de vegetación nativa y a su reemplazo por potreros y cultivos más o menos permanentes.

Comparaciones de fotografía aérea de los últimos 44 años (*i.e.*, líneas de vuelo propiedad del IGAC de 1959, 1969, 1983 y 1991), muestran ligeros cambios en el tamaño de los remanentes que constituyen el área de estudio. Ésta información, articulada con la obtenida de los habitantes de la región (Sergio Suárez, Comunicación Personal), permiten inferir que la fragmentación de los cuatro relictos de bosque objeto de interés, se dio de manera significativa hace más de 70 años, alcanzando cierta estabilidad hace más o menos veinte años. No obstante, las demás partes y elementos constitutivos de este paisaje en particular, hace mucho tiempo atrás ya habían sido modificados significativamente.

Actualmente la vegetación nativa de la región que contiene al área de estudio de ésta investigación, ha sido casi completamente destruida y reemplazada por pastizales para ganado, cultivos de café y siembras comerciales de árboles exóticos (Wille *et al.* 2001). Los remanentes de bosque que persisten están distribuidos a lo largo de las riberas de los ríos, márgenes de quebradas y encañonamientos con pendientes pronunciadas, la vegetación de estos remanentes corresponde a parte de la vegetación original de la zona⁷ (Behling *et al.* 1998; Wille *et al.* 2001), situación similar a la generalizada en los Andes colombianos en donde la vegetación nativa hace mucho tiempo desapareció por completo, excepto en los lugares previamente mencionados (Kattan y Álvarez-López 1996) (Figura 1).

⁷ Es necesario ser cautelosos al emplear el término vegetación nativa u original de la zona. Puesto que Gnecco (1995) afirma categóricamente que los ensambles de vegetación actual no se parecen a ninguno que haya existido en el pasado reciente, ya que hace 10.000 años, en la frontera Pleistoceno/Holoceno, hubo un ensamble vegetal particular en donde coexistían especies que en la actualidad son alopátricas.

Los bosques objeto de estudio que representan los remanentes de vegetación nativa más grandes de la región adyacente al casco urbano de Popayán (Alcazar 2003) se han encontrado bajo manejo por los habitantes que viven en sus proximidades, es decir, de ellos se extrae carbón vegetal, postes para cercos y ocasionalmente madera, pero los mismos habitantes se encargan de controlar los fragmentos bosques de extracción excesiva y de salvaguardar a los mismos de cazadores deportivos y de subsistencia (C.J.I.M. *Obs. Pers.*). Tal vez a esta condición se le puede atribuir la estabilidad del área de éstos robledales. La existencia de éste tipo de conciencia de uso permite que se facilite la conservación a futuro de estos elementos del paisaje regional.

2.4. PAISAJE ACTUAL: [BOSQUES - MATRIZ]

El paisaje actual se encuentra dominado por una matriz compuesta por pastizales en donde se practica ganadería extensiva, hay plantaciones de café y en menor proporción plantaciones comerciales de bosques exóticos y huertas de pan coger (Martínez 2003). En la figura 1, se presentan las diferentes coberturas que se pueden encontrar en la región nor-oriental de Popayán, en ella también se delimitan los cuatro bosques o unidades de estudio. Los tonos verde oscuro, indican cobertura de bosque nativo. Verde claro, bosque plantado. Blanco, pastizales, Café, zonas con poca cobertura. Púrpura y fucsia, zonas con gran intervención como caseríos, carreteras, puentes.

La delimitación de los bosques y la definición de coberturas fue realizada mediante corroboración de campo y con el uso de la fotografía aérea No. 000021, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991 (Figura 1).

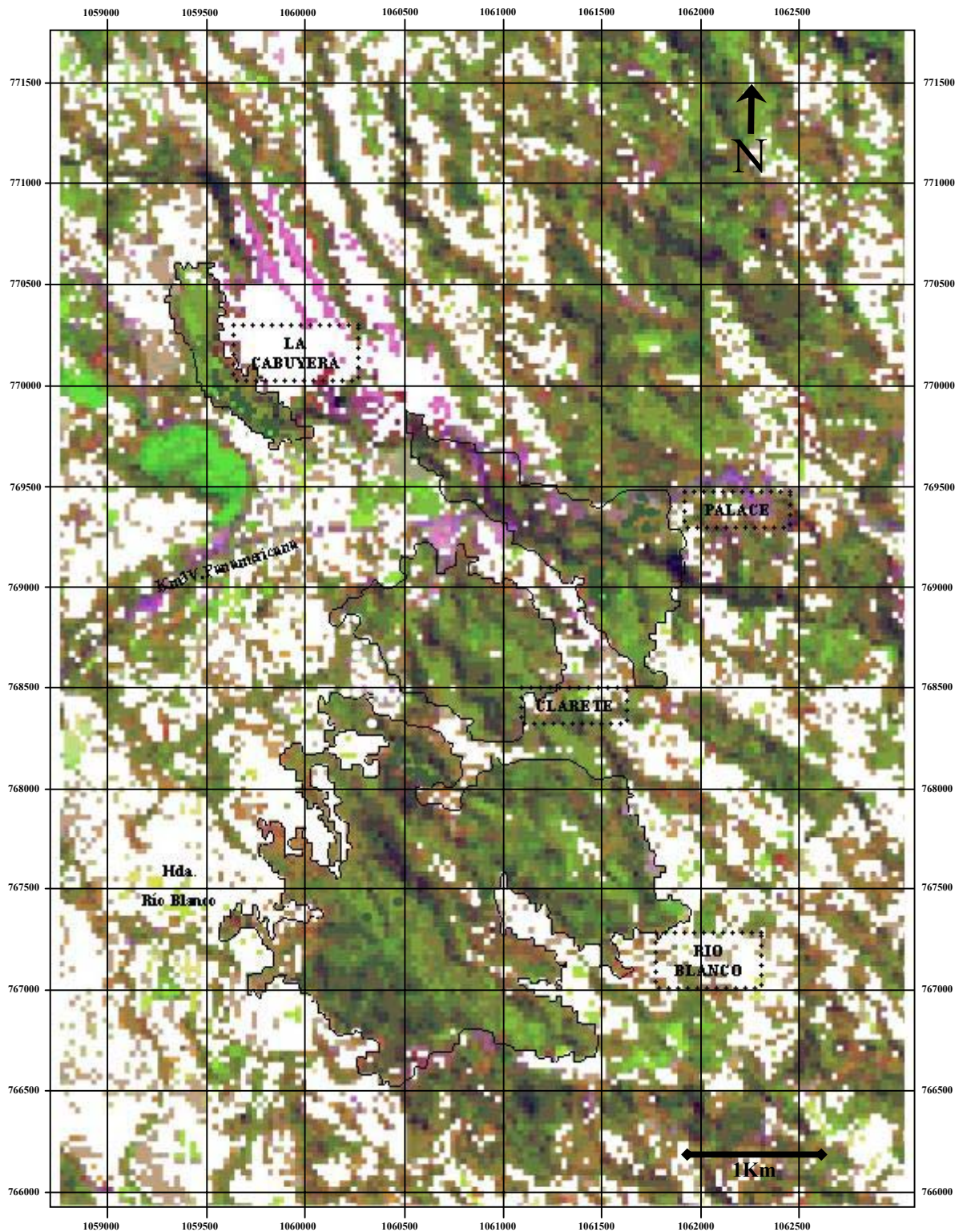


Figura 1. Imagen satelital en donde se muestran los cuatro bosques objeto de estudio con su matriz circundante. [Imagen LANDSAT 2003 facilitada por el SIG de la Corporación Regional Autónoma del Cauca (CRC), procesada con ERDAS IMAGINE 8.4 (1999)]

2.5. BOSQUES: COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DESCRIPCIÓN

2.5.1. Composición florística

Los cuatro bosques objeto de estudio a pesar que son los mas grandes de la región (Ver fotografía aérea No. 000021, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991), están constituidos por vegetación secundaria (Wille *et al.* 2001), debido a la condición de manejo que enfrentan, ya que están expuestos a extracción selectiva de madera, hecho que de alguna manera afecta su composición florística.

La composición general de estos remanentes se caracteriza por una marcada presencia de roble (*Quercus humboldtii*) en los estratos medio y superior de los cuatro bosques.

El sotobosque o estrato arbustivo, está representado por flora típica de la franja de bosque subandina (Gentry 1993), de donde se puede resaltar la presencia de varios integrantes de Rubiaceae (*i.e.*, *Cinchona pubescens*, *Psychotria sp.* *Palicourea thyrsoiflora*, *Pa. heterochroma*), Cerezos (*Bunchosia armeniaca*), Aguanosos o Mortiños (*Miconia coriacea*), Chuagulos (*Clusia spp*), Cordoncillos (*Piper hartwegianum*), Higuerones (*Ficus spp*), entre otras especies. También es notoria la presencia de palmas de bajo porte como *Prestoea acuminata*, *Chamaedorea sp.* y *Aiphanes sp.* (esta última encontrada únicamente en el margen del Río Palacé, en el bosque con el mismo nombre) y helechos arborescentes (*Cnemidaria horrida* y *Cyathea sp.*) (Wille *et al.* 2001; Alcazar 2003).

El dosel o estrato arbóreo se caracteriza, además del roble, por la presencia de especies de Lauraceae con gran tamaño (entre 20 y 25 metros de altura) como Laureles o Jiguas (*Nectandra acutifolia*, *N. lineata*, *N. umbrosa*) y Canelos (*Cinnamomun triplenerve*). El resto de la flora de este estrato, consta de otras especies como Escobos (*Alchornea latifolia*), (*Clethra fagifolia*), Higuerones (*Ficus cuatrecasana*), entre otros (Wille *et al.* 2001; Alcazar 2003).

2.5.2. Selección de bosques y estaciones de muestreo

Los cuatro bosques en donde se realizó éste estudio, fueron seleccionados según observaciones personales, buscando los remanentes contiguos con mayor área en la región y teniendo en cuenta que su ubicación facilitaba el acceso a ellos.

Según las fotografías aéreas mas recientes disponibles (*i.e.*, fotografía aérea No. 000021-000022, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991), se tomó la decisión final de trabajar en los bosques de la Hacienda Río Blanco, Clarete (Vereda Clarete Bajo), Palacé (en el margen del río Palacé en la vereda Curillo) y en el Bosque de la Hacienda la Cabuyera. En las figuras 1 y 2 se muestra respectivamente, la ubicación de los bosques y de las cuatro estaciones. En la tabla 1 se presenta una relación de cada estación en cada bosque, con su respectiva ubicación y fecha(s) de visita.

2.5.3. Cada bosque y sus alrededores

2.5.3.1. Río Blanco y Clarete

Poseen un área de 145 Ha y 32.5 Ha respectivamente⁸. Sus alrededores están dominados por una matriz de pastizales, en donde se practica ganadería extensiva; además de estos, se encuentran también algunos cultivos de pan coger con áreas pequeñas (*i.e.*, con menos de una hectárea). Al norte del bosque de Clarete está ubicado un barrio suburbano, compuesto por casas dispersas.

2.5.3.2. Palacé

Su área aproximada es de 20 Ha. Este bosque al encontrarse en un cañón del río Palacé posee pendientes muy pronunciadas, lo que ha dificultado la extracción de madera de su interior. Sus alrededores se componen de pastizales, dos cementeras pequeñas y rastrojales abandonados.

⁸ Todas las áreas aquí presentadas fueron calculadas con un planímetro digital Tamaya -Planix 7 (Tamaya-Sokkia)-

2.5.3.3. La Cabuyera

Su área aproximada es de 17.5 Ha. Gran parte del área de éste bosque provienen de la regeneración de un cultivo de cabuya previamente establecido ahí (Henry Ceballos, *com. pers.*). La matriz que rodea a éste bosque está comprendida por pastizales, un cultivo de espárragos, una siembra comercial de árboles de área considerable al occidente y una parcelación suburbana al sur.

Tabla 1. Relación de estaciones en cada bosque, ubicación aproximada de cada una de ellas y sus respectivas fechas de visita.

Bosque / Estación	Ubicación Aproximada ^α	Fechas de Visita
Río Blanco		
1 <i>Dysithamnus</i>	2°29'26"N,76°32'10"W ^γ	22.9.2002, 30-31.10.2002
2 Camino	2°29'16"N,76°31'58"W	18,25,30.7.2002,15-16.1.2003
3 <i>Mazama</i>	2°29'26"N,76°32'01"W	19-20.3.2003
4 <i>Chondrohierax</i>	2°29'41"N,76°32'08"W	23-24.4.2003
Clarete		
1 Carboneros	2°30'20"N,76°31'50"W	29-30.9.2003
2 Camino	2°30'16"N,76°31'50"W	13.7.2002, 8-9.1.2003
3 <i>Bothrops</i>	2°30'19"N,76°31'51"W	12-13.2.2003
4 <i>Potos</i> (Kinkajou)	2°30'10"N,76°31'49"W	26-27.3.2003
Palacé		
1 <i>Chamæpetes</i>	2°30'32"N,76°31'18"W	4-5.12.2002
2 Uribe	2°30'27"N,76°31'23"W	22-23.1.2003
3 <i>Bothriechis</i>	2°30'35"N,76°31'14"W	26-27.2.2003
4 <i>Aiphanes</i>	2°30'38"N,76°31'25"W	6-7.5.2003
La Cabuyera		
1 La Acequia	2°31'08"N,76°32'27"W	11-12.12.2002
2 Vampiro ^β		5-6.2.2003
3 La Fortaleza	76°31'17"N,76°32'24"W	19-20.2.2003
4. Sherwood		14.5.2003

^αSe toma un punto intermedio de cada estación.

^βDebido a razones de fuerza mayor, no se pudo geoposicionar las tres estaciones al interior de la Hda. La Cabuyera, de modo que se presenta una coordenada única.

^γCoordenadas georreferenciadas con un GPS Magellan 12XL

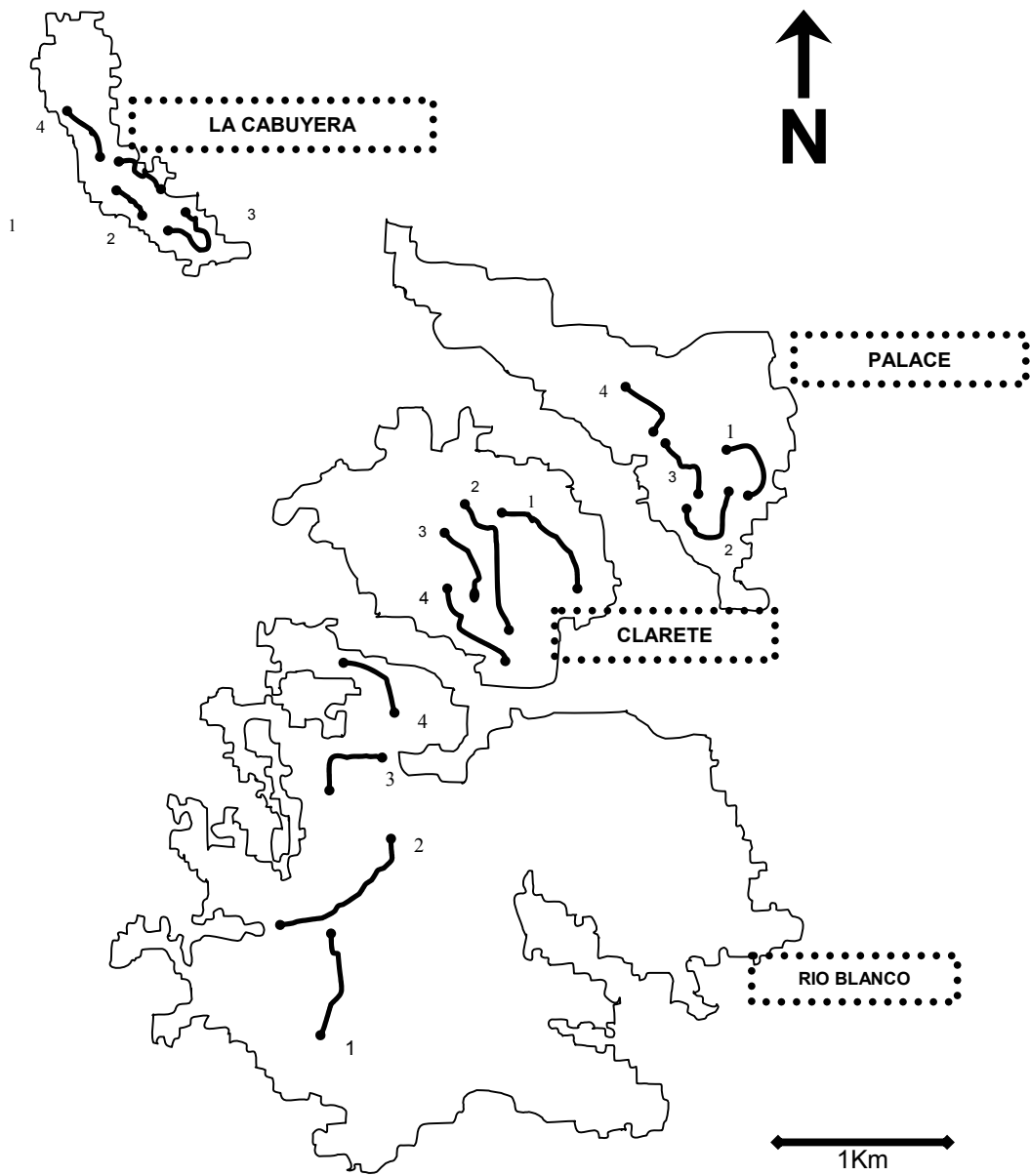


Figura 2. Ubicación de las estaciones dentro de los cuatro fragmentos de bosque estudiados. Esta figura es adaptada por el autor a partir de la figura 1 hallada en éste escrito

3. MÉTODOS

3.1. TIPO DE ESTUDIO

El estudio que se llevó a cabo es de carácter observacional o descriptivo. Este tipo de investigaciones consisten en observar un grupo de interés, o proceso natural en el tiempo y el espacio, estimando alguno o varios atributos (Morrison *et al.* 2001). En este caso las aves de sotobosque que habitan en los remanentes de bosque que representan el área de estudio fueron el grupo de interés, y la movilidad de ellas entre los mencionados fragmentos fue el atributo a estimar (o estudiar).

3.2. ESFUERZO Y MÉTODOS DE CAMPO

Entre los meses de julio de 2002 y mayo de 2003, se muestrearon cuatro fragmentos de bosque, en cada uno de ellos se trazaron cuatro estaciones de trabajo. Cada estación consistió de una trocha en dónde se ubicaban veinte redes de niebla, dispuestas en caminos, filos, cañadas y demás sitios que permitieran heterogeneidad espacial (Ver Tabla 1).

En total se realizaron 16 salidas oficiales, realizando sólo una visita por estación. También se realizaron cinco salidas preliminares en donde se estandarizó el esfuerzo de campo, una en el bosque de Clarete y cuatro en el bosque de Río Blanco (Tabla 2).

Cada salida oficial consistió de dos días consecutivos de trabajo en una estación con veinte redes de niebla, 19 de ellas tipo estándar de acuerdo a lo hallado en Ralph *et al.* colegas (1993) (Tipo ATX 70/2, 36mm diámetro de abertura, 12 metros de largo, 2.5 metros de alto, nylon, 4 bolsas) y una de nueve metros de largo (9m), que equivale a tres cuartos de una red estándar (0,75). Las redes se abrían aproximadamente entre las 0530h y las 1730h, promediando 474 horas/red por cada estación de trabajo (Tabla 2). El cálculo de horas/red (h/red) fue realizado según lo propuesto por Ralph *et al.* (1993), en donde una h/red equivale a operar una red tipo estándar durante el lapso de una hora.

Las redes eran revisadas aproximadamente cada hora y media (C/1,5h), incrementando la frecuencia de revisión a cada hora (C/1h), cuando las condiciones climáticas pudieron ser desfavorables para la integridad de las aves, es decir, viento excesivo y/o lluvia.

3.3. CAPTURA Y TOMA DE DATOS

3.3.1. Capturas

Una vez las aves fueron capturadas se procedió a identificarlas con la ayuda de la guía de campo de Hilty y Brown [(1986) actualizada con la lista de chequeo de las aves de Colombia (Salaman *et al.* 2001)], se marcaban y se registraban según el formato de la tabla general de datos (Apéndice 1). Además, a cada individuo capturado se le registró osificación craneal, para estimar edad de acuerdo con Ralph *et al.* [1993 (Figura 3)]. Posterior a esto cada individuo se liberó desde el punto de revisión de cada estación.

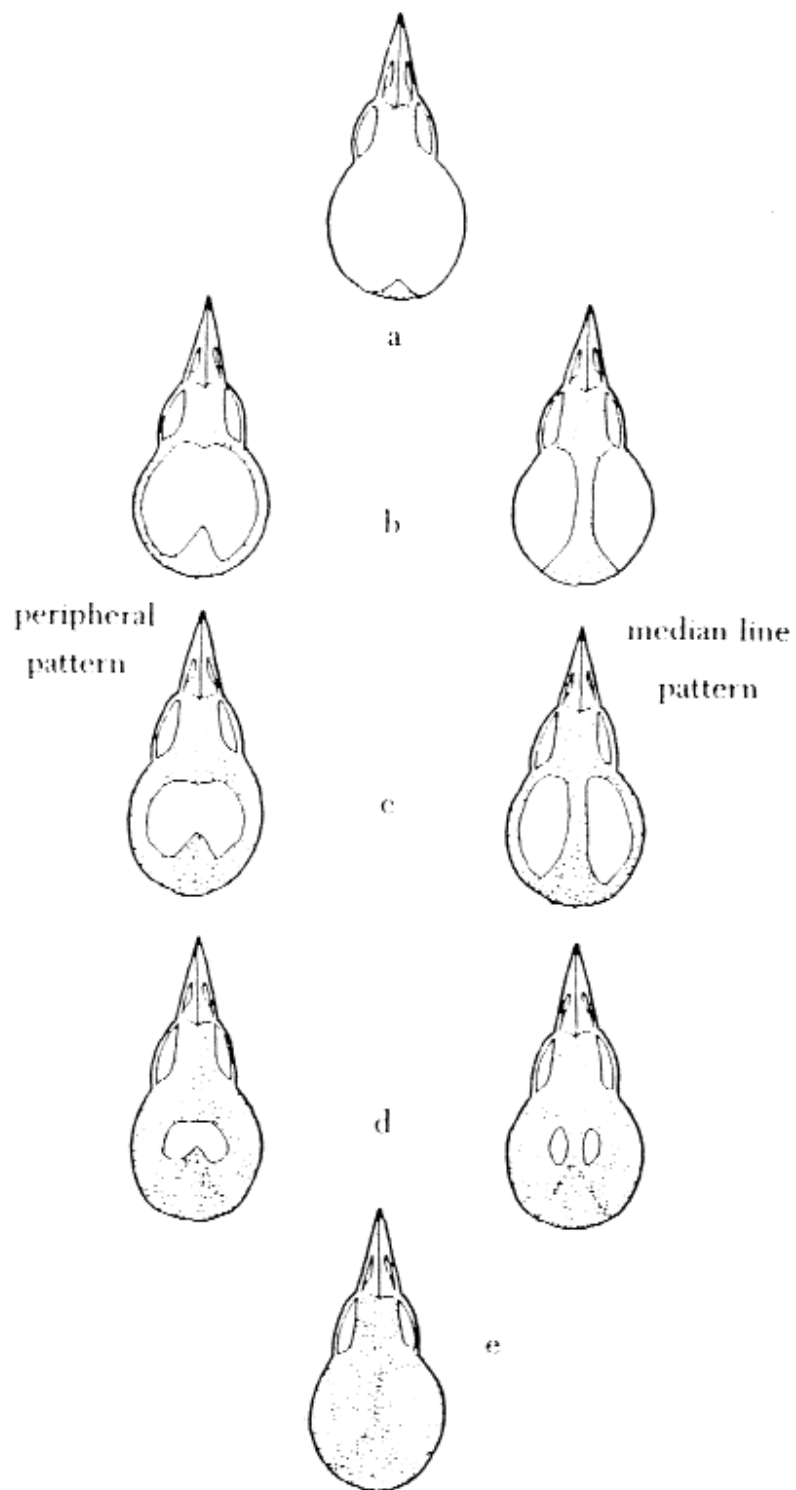


Figura 3. Patrones edad en aves según osificación o pematización craneal: (a) Post-incubación. (b-c) volantón. (d) subadulto. (e) adulto. Tomado de Ralph *et al.* (1993)

3.3.2. Recapturas

Cada ave recapturada fue registrada nuevamente en la tabla general de datos (ver anexo 1), pero asignándosele el prefijo RC (que indica recaptura) al número consecutivo, también, se le registraba el código de color con el cual el animal fue marcado.

La distancia entre puntos de liberación y recaptura, se calculó con un GPS MAGELLAN 12XL. Ésta medición se tomaba desde la coordenada de la recaptura hasta la coordenada de la liberación del individuo.

3.3.3. Tipos de Anillos

Para el marcaje, se emplearon tres (3) tipos de anillos: (1) de aluminio numerados, (2) de celuloide –XCLD Darvic – , (3) De fabricación casera con cubierta de cable de calibre 8, 10 y 12 según la AWG (American Wire Gauge) (Idrobo-Medina y Gallo-Cajiao *En prep.*).

3.3.3.1. Códigos de colores

Para reconocer las aves recapturadas en cada estación de muestreo se elaboró un código de colores diferente para cada uno de los bosques, utilizando combinaciones de colores diferentes con los anillos del tipo 2 y 3. Los anillos de aluminio numerados se emplearon para aves con tarsos que excedían la talla de los anillos de celuloide y de cubierta de cable [e.g. Atlapetes collarejo (*Buarremon brunneinuchus*)]

3.4. ¿POR QUÉ AVES DE SOTOBOSQUE?

Se trabaja particularmente con aves de sotobosque debido a que los hábitos, ecología e historia natural de algunas especies que usan este estrato del bosque, pueden verse potencialmente afectadas por la fragmentación de bosques al quedar probablemente aisladas sus poblaciones en los remanentes que quedan producto de éste proceso (Martin y Karr 1986; Stouffer y Bierregaard 1995a; 1995b, Bélisle *et al.* 2001; Sekercioğlu *et al.* 2002; Sekercioğlu 2002; Cale 2003)

Metodológicamente debido a dos razones que al parecer son causales: (1) existe un limitante en la metodología utilizada en campo (*i.e.*, redes de niebla), que restringe las capturas que se hagan hasta 3 m sobre el suelo, lugar en donde generalmente se encuentran las aves de sotobosque, y (2) existe un volumen de literatura razonable que trata al movimiento en algunas de sus diversas posibilidades y dimensiones, el cual está prácticamente restringido al estudio de las aves poseen este hábito de uso vertical del bosque (Ver Martin y Karr 1986; Stouffer y Bierregaard 1995a; 1995b, Restrepo y Gómez 1998; Stiles y Roselli 1998; Restrepo *et al.* 1999; Bélisle *et al.* 2001; Cale 2003).

3.5. ANÁLISIS DE DATOS Y CATEGORIZACIÓN DE ESPECIES

Los movimientos de aves recapturadas se considerarán a la luz de la literatura disponible en donde se trate directa o indirectamente el tema del movimiento de aves en paisajes fragmentados.

El análisis y la discusión se centrarán en analizar los resultados obtenidos según características observadas en los individuos recapturados, como sexo, edad, la

distancia recorrida entre recapturas y posibles rutas usadas en el caso de movimientos entre fragmentos.

La información obtenida se contrastará con información disponible de cada una de las especies de las cuales se obtuvo recapturas, como lo es el grupo trófico, abundancia, centro de distribución altitudinal y asociación primaria de hábitat, éste agrupamiento se hace con base en literatura pertinente (e.g., Hilty y Brown 1986; Restrepo y Gómez 1998; Renjifo 1999a).

3.5.1. Grupo Trófico

Esta categorización se realiza según lo hallado en: Hilty y Brown (1986), Restrepo y Gómez (1998), Renjifo (1999a), Así: Fr, Frugívoro, Fr-I, Frugívoro Insectívoro; I, Insectívoro; N, Nectarívoro; N-I, Nectarívoro-Insectívoro.

3.5.2. Abundancia Relativa

Para calcular la abundancia se tiene en cuenta la presencia–ausencia de cada especie de ave en cada una de las salidas y cada uno de los bosques, se emplean los términos propuestos por Hilty y Brown (1986), los cuales son:

Común: registrada virtualmente en todas las visitas.

Medianamente común: por lo menos se registra en la mitad de las visitas.

No común: se registra aproximadamente en la cuarta parte de las visitas.

Rara: se registra en menos de la cuarta parte de las visitas.

3.5.3. Distribución Altitudinal

Se ubica a la especie de acuerdo a su distribución hallada en Hilty y Brown (1986), en límite inferior, centro de distribución y límite superior (Humberto Alvarez-López, Universidad del Valle, *Com. Pers.*). Por ejemplo, el Abanico Pechinegro (*Myioborus miniatus*) se distribuye entre los 500 msnm y 2700 msnm, se divide su rango de distribución en tres: límite inferior, 500msnm - 1233 msnm; centro de distribución, 1234 msnm – 1966 msnm y límite superior, 1964 msnm – 2700 msnm. Al hallarlo en Popayán a elevaciones que oscilan entre 1814 msnm y 2050 msnm, se ubica a ésta especie en su centro de distribución altitudinal.

3.5.4. Asociación de Hábitat

Se utilizan los criterios en donde según Hilty y Brown (1986), Ridgely y Tudor (1994), Restrepo y Gómez (1998) y Renjifo (1999a) hay mayor probabilidad de encontrar a un individuo de una especie en particular, así: interior de bosque, borde, áreas abiertas.

4. RESULTADOS

4.1. ESFUERZO DE MUESTREO

Se acumularon un total de 7680 h/red, el orden y esfuerzo de muestreo por estaciones se discrimina en la Tabla 2, para detalles de ubicación remitirse a la figura 2.

Tabla 2. Esfuerzo de muestreo en Horas/red por estaciones y fragmentos de bosque.

Salida	Estación	Redes	H/Jornada	h/red ^o	Clarete ^α	R.Blanco	Palacé	Cabuyera
1	Camino ^β	6,75	8	54,00	54,00			
2	Camino ^β	6,75	8	54,00		54,00		
3	Camino ^β	6,75	8	54,00		54,00		
4	Camino ^β	6,75	8	54,00		54,00		
5	<i>Dysithamnus</i> ^β	18,00	8	144,00		144,00		
6	Carboneros	19,75	25	493,75	493,75			
7	<i>Dysithamnus</i>	19,75	24	474,00		474,00		
8	<i>Chamaepetes</i>	18,75	25	468,75			468,75	
9	La Acequia	19,75	24,5	483,88				483,88
10	Camino (CI)	19,75	24	474,00	474,00			
11	Camino (RB)	19,75	24,5	483,88		483,88		
12	Uribe	19,75	24,25	478,94			478,94	
13	<i>Desmodus</i>	19,75	24	474,00				474,00
14	<i>Bothrops</i>	19,75	24,5	483,88	483,88			
15	La Fortaleza	19,75	22,3	440,43				440,43
16	<i>Botriechis</i>	19,75	24,3	479,93			479,93	
17	<i>Mazama</i>	19,75	25,65	506,59		506,59		
18	<i>Potos</i>	19,75	21,45	423,64	423,64			
19	<i>Chondrohierax</i>	19,75	24,95	492,76		492,76		
20	<i>Aiphanes</i>	19,75	25,05	494,74			494,74	
21	Sherwood ^χ	19,75	8,45	166,89				166,89
TOTAL			411,9	7680,03	1929,27	2263,23	1922,4	1565,20

^oLa cantidad de horas red se calcula multiplicando el número de horas que estuvieron las redes abiertas por el número de redes empleadas (i.e., 19,75 en las salidas oficiales).

^α En las últimas cuatro columnas se discrimina el número de horas por cada estación y bosque.

^β Salidas no oficiales

^χ En la visita a ésta estación hubo cierre forzado de redes antes del tiempo establecido.

En total se capturaron y marcaron 724 individuos, de los cuales 520 representados en 40 especies fueron categorizados como residentes y comúnmente hallados en el sotobosque (Apéndice 2). Se recapturaron 37 individuos de sotobosque pertenecientes a catorce especies (Tabla 3).

Tabla 3. Número de individuos recapturados por especie en cada fragmento de bosque

Especie	Tot. Ind.	R. Blanco	Clarete	Palacé	Cabuyera
TROCHILIDAE					
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	1	0	1	0	0
<i>Adelomyia melanogenys</i>	3	0	2	1	0
<i>Coeligena coeligena</i>	2	1	0	1	0
<i>Haplophædia aureliæ</i>	4	0	2	2	0
DENDROCOLAPTIDAE					
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	1	0	1	0	0
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	2	0	1	1	0
THAMNOPHILIDAE					
<i>Dysithamnus mentalis</i>	1	1	0	0	0
TYRANNIDAE					
<i>Mionectes striaticollis</i>	2	0	0	2	0
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	1	1	0	0	0
<i>Myarchus tuberculifer</i>	1	1	0	0	0
TURDIDAE					
<i>Myadestes ralloides</i>	10	3	1	3	3
PARULIDAE					
<i>Myioborus miniatus</i>	6	3	1	0	2
<i>Basileuterus coronatus</i>	2	1	0	1	0
FRINGILLIDAE					
<i>Buarremon brunneinuchus</i>	1	0	1	0	0
Total por bosques :	37	11	10	11	5

4.2. CAPTURAS – RECAPTURAS EN Y ENTRE BOSQUES

De las 37 recapturas realizadas solamente una fue registrada entre fragmentos de bosque, las 36 restantes fueron locales, es decir, ocurrieron al interior del mismo fragmento donde se dio la captura.

4.2.1. Recapturas dentro de bosques

4.2.1.1. Río Blanco

Se realizaron en total nueve (9) recapturas representadas en cinco (5) especies, en donde todos los individuos recapturados fueron adultos. Se reportaron distancias entre captura–recaptura (C-R) de menos de 100 metros. La mayor distancia entre puntos de C-R se reporta para el solitario andino o flautín (*Myadestes ralloides*) cuyos hábitos son esencialmente frugívoros (Hilty y Brown 1986) (ver Tabla 4 y Figura 4 para detalles).

Tabla 4. Recapturas realizadas en el bosque de Río Blanco

Especie	Estación Captura	Estación Recaptura	Edad ^α – Sexo ^β	Dist. C-R (Km) ^γ
<i>Dysithamnus mentalis</i>	<i>Dysithamnus</i>	<i>Dysithamnus</i>	2-♂	0.00
<i>Myadestes ralloides</i>	Camino	<i>Mazama</i>	2	1.10
<i>Myadestes ralloides</i>	Camino	<i>Mazama</i>	2	1.10
<i>Myadestes ralloides</i>	<i>Mazama</i>	<i>Chondrohierax</i>	2	0.51
<i>Myarchus tuberculifer</i>	Camino	<i>Chondrohierax</i>	2	0.33
<i>Myioborus miniatus</i>	<i>Dysithamnus</i>	<i>Dysithamnus</i>	2	0.00
<i>Myioborus miniatus</i>	<i>Dysithamnus</i>	<i>Dysithamnus</i>	2	0.00
<i>Myioborus miniatus</i>	Camino	<i>Dysithamnus</i>	2	0.7
<i>Basileuterus coronatus</i>	<i>Mazama</i>	<i>Chondrohierax</i>	2	0.51

^α Se toma en cuenta la edad al momento de la captura así: Volantón (0), Sub Adulto (1), Adulto (2).

^β El sexo se discrimina en la especies que poseen claro dimorfismo.

^γ Se reporta distancia entre los puntos de captura y recaptura

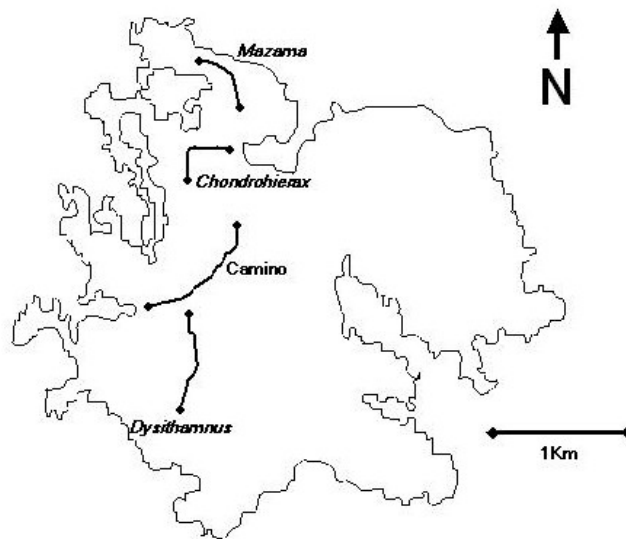


Figura 4. Bosque de Río Blanco con las cuatro estaciones de trabajo delineadas.

4.2.1.2. Clarete

Se registraron en total 9 recapturas representadas en 8 especies. Todos los individuos recapturados fueron adultos, excepto un ejemplar de trepador montañoso (*Lepidocolaptes affinis*) cuya edad correspondió a la de un subadulto. Todas las distancias entre C-R fueron entre 0 metros y 200 metros (Tabla 5 y Figura 5 para detalles).

Tabla 5. Recapturas realizadas en el bosque de Clarete

Especie	Estación Captura	Estación Recaptura	Edad ^a - Sexo ^b	Dist. C-R (Km) ^y
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	Camino	Camino	2	0.0
<i>Adelomyia melanogenys</i>	Bothrops	Potos	2	0.13
<i>Haplophædia aureliæ</i>	Bothrops	Potos	2 - ♂	0.15
<i>Haplophædia aureliæ</i>	Bothrops	Potos	2 - ♀	0.15
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	Carboneros	Camino	1	0.20
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Carboneros	Bothrops	1	0.13
<i>Myadestes raloides</i>	Camino	Potos	2	0.2
<i>Myioborus miniatus</i>	Camino	Carboneros	2	0.14
<i>Buarremon brunneinuchus</i>	Camino	Bothrops	2	0.10

^a Se toma en cuenta la edad al momento de la captura así: Volantón (0), Sub Adulto (1), Adulto (2).

^b El sexo se discrimina en la especies que poseen claro dimorfismo.

^y Se reporta distancia entre los puntos de captura y recaptura.

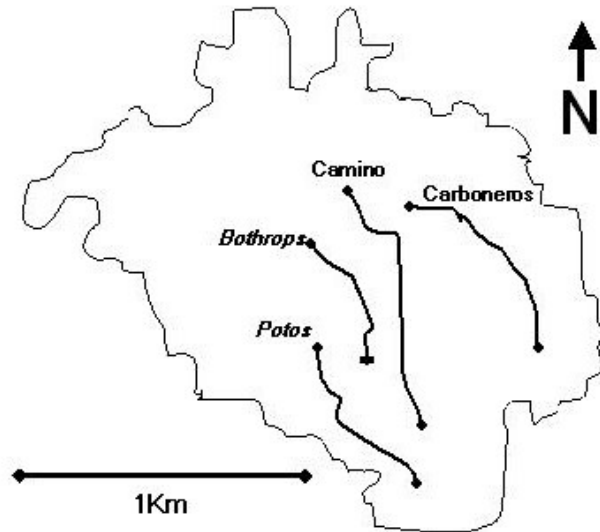


Figura 5. Bosque de Clarete con las cuatro estaciones de trabajo delineadas.

4.2.1.3. Palacé

Se registraron en total 11 recapturas de 7 especies. Todos los individuos recapturados fueron adultos, excepto un ejemplar de trepador montaño (*Lepidocolaptes affinis*) cuya edad correspondió a la de un subadulto (Tabla 6 y Figura 6).

Tabla 6. Recapturas realizadas en el bosque de Palacé

Espece	Estación Captura	Estación Recaptura	Edad ^a – Sexo ^b	Dist. C-R (Km) ^y
<i>Adelomyia melanogenys</i>	<i>Bothriechis</i>	<i>Aiphanes</i>	2	0.39
<i>Coeligena Coeligena</i>	<i>Bothriechis</i>	<i>Aiphanes</i>	2	0.39
<i>Haplophædia aureliæ</i>	<i>Bothriechis</i>	<i>Aiphanes</i>	2 -♂	0.39
<i>Haplophædia aureliæ</i>	Uribe	<i>Bothriechis</i>	2 -♂	0.33
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Uribe	<i>Bothriechis</i>	1	0.30
<i>Myadestes raloides</i>	Uribe	<i>Bothriechis</i>	2	0.33
<i>Myadestes raloides</i>	Uribe	<i>Aiphanes</i>	2	0.30
<i>Myadestes raloides</i>	Uribe	<i>Aiphanes</i>	2	0.30
<i>Mionectes striaticollis</i>	Uribe	<i>Bothriechis</i>	2	0.30
<i>Mionectes striaticollis</i>	Uribe	<i>Bothriechis</i>	2	0.30
<i>Basileuterus coronatus</i>	<i>Chamæpetes</i>	<i>Bothriechis</i>	2	0.12

^a Se toma en cuenta la edad al momento de la captura así: Volantón (0), Sub Adulto (1), Adulto (2).

^b El sexo se discrimina en la especies que poseen claro dimorfismo.

^y Se reporta distancia entre los puntos de captura y recaptura.

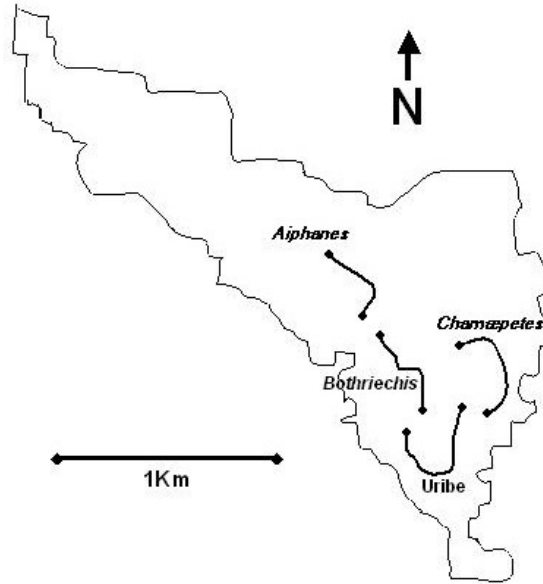


Figura 6. Bosque de Palacé con las cuatro estaciones de trabajo delineadas.

4.2.1.4. La Cabuyera

Se registraron en total cinco recapturas representadas en dos especies. Todos los individuos recapturados fueron adultos (Tabla 7 y Figura 7).

Tabla 7. Recapturas realizadas en el bosque de La Cabuyera.

Especie	Estación Captura	Estación Recaptura	Edad^α – Sexo^β	Dist. C-R (Km)^γ
<i>Myioborus miniatus</i>	Acequia	Vampiro	2	N.D. ^δ
<i>Myioborus miniatus</i>	La Fortaleza	Sherwood	2	0.32
<i>Myadestes ralloides</i>	Vampiro	La Fortaleza	2	0.37
<i>Myadestes ralloides</i>	Vampiro	Sherwood	2	N.D.
<i>Myadestes ralloides</i>	Vampiro	Sherwood	2	N.D.

^α Se toma en cuenta la edad al momento de la captura así: Volantón (0), Sub Adulto (1), Adulto (2).

^β El sexo se discrimina en la especies que poseen claro dimorfismo.

^γ Se reporta distancia entre los puntos de captura y recaptura.

^δ N.D.: no determinada.

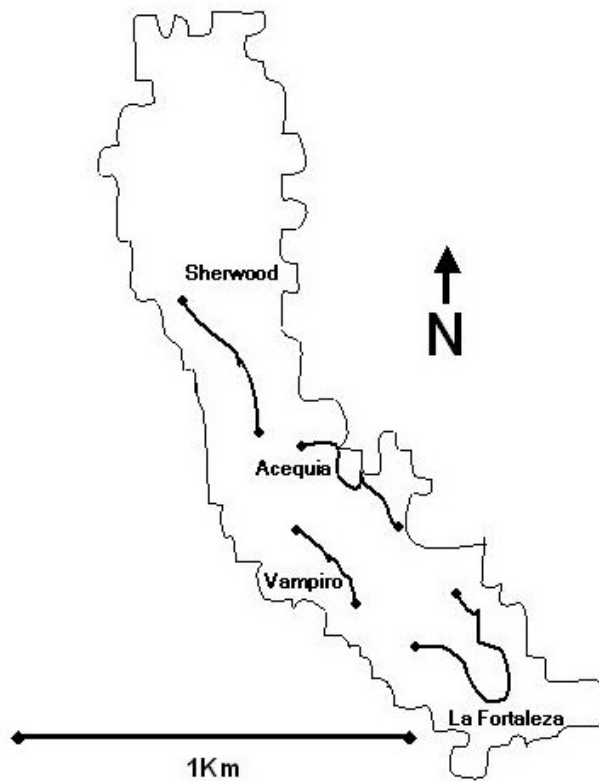


Figura 7. Bosque de La Cabuyera con las cuatro estaciones de trabajo delineadas.

4.2.2. Recaptura entre bosques

Se realizó una recaptura entre dos fragmentos de bosque. El individuo corresponde a un pico de pala crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*), cuya osificación craneana corresponde a la de un ejemplar adulto. Éste ejemplar fue capturado el día 19 de febrero de 2003 en el Bosque La Cabuyera - Estación La Fortaleza, y recapturado el día 19 de marzo de 2003 en el Bosque Río Blanco – estación *Mazama*, lugares separados por una de distancia en línea recta de 2.73 Km. Detalles espaciales de ésta recaptura son indicados en la figura 8.

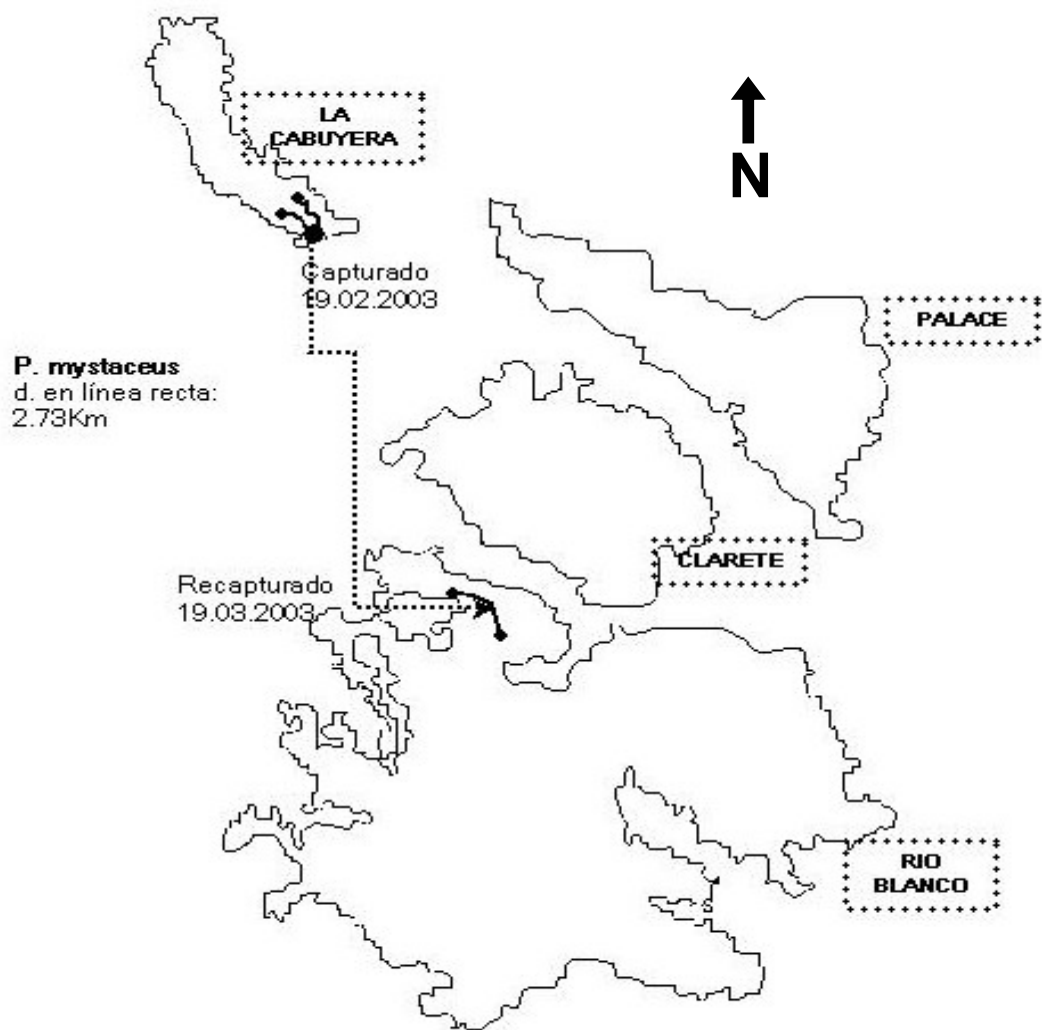


Figura 8. Contexto espacial de recaptura del Pico de Pala Crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*).

4.3. ESPECIES RECAPTURADAS [grupo trófico, abundancia relativa, distribución altitudinal, asociación de hábitat]

Para todas las especies que fueron recapturadas se analizaron sus hábitos alimenticios, su abundancia relativa durante la época de estudio, su distribución altitudinal y su asociación primaria de hábitat (Ver Tabla 8).

Tabla 8. Especies de aves recapturadas durante el presente estudio, de acuerdo a familia, grupo trófico, abundancia relativa, distribución altitudinal y asociación de hábitat.

Espece	grupo trófico ^α	abundancia relativa ^β	dist. altitudinal ^γ	asociación de hábitat ^δ
TROCHILIDAE				
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	N	MC	H	O
<i>Adelomyia melanogenys</i>	N	MC	C	B,E
<i>Coeligena Coeligena</i>	N	C	C	B,E
<i>Haplophædia aureliæ</i>	N-I	NC	L	B,E,O
DENDROCOLAPTIDAE				
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	I	NC	C	B,E
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	I	NC	L	B,E
THAMNOPHILIDAE				
<i>Dysithamnus mentalis</i>	I	NC	H	B
TYRANNIDAE				
<i>Mionectes striaticollis</i>	Fr	MC	C	B,E
<i>Platyrinchus mystaceus</i>	I	R	H	B
<i>Myarchus tuberculifer</i>	I	NC	H	E
TURDIDAE				
<i>Myadestes raloides</i>	Fr	C	C	B
PARULIDAE				
<i>Myioborus miniatus</i>	I	C	C	B,E
<i>Basileuterus coronatus</i>	I	NC	C	B,E
FRINGILLIDAE				
<i>Buarremon brunneinuchus</i>	Fr-I	C	C	B,E

^α Fr, Frugívoro; Fr-I, Frugívoro-Insectívoro; I, Insectívoro; N, Nectarívoro; N-I, Nectarívoro-Insectívoro.

^β C, Común; MC, Medianamente común; NC, No Común; R, Rara.

^γ L, Límite inferior de distribución altitudinal; C, Centro de distribución; H, Límite superior de distribución.

^δ B, Bosque; E, Borde; O, Áreas abiertas.

Las especies registradas se ubicaron en cinco grupos tróficos diferentes, en donde el gremio insectívoro fue el más común, siendo representado por siete especies

distribuidas en cuatro familias, el segundo gremio en número de especies recapturadas fue el de los nectarívoros con tres, y los frugívoros con dos especies

La abundancia relativa de las especies recapturadas va desde rara⁹ con el pico de pala crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*), especie a la cual únicamente se le registró un individuo, a común con el abanico pechinegro (*Myioborus miniatus*), el inca broncíneo (*Coeligena coeligena*), entre otros.

De las especies recapturadas, las que están en su centro de distribución altitudinal fueron las más frecuentes (*i.e.*, ocho especies), seguidas de las que se encontraron en su límite superior con cuatro especies y en el límite inferior con dos especies.

Las especies recapturadas, a pesar de haber sido halladas dentro de fragmentos de bosques, presentan asociaciones de hábitat no restringidas al interior de éste elemento y se pueden hallar también en los bordes, una es exclusiva al borde [*i.e.*, Atrapamoscas capinegro (*Myarchus tuberculifer*), y otra se encuentra preferentemente en áreas abiertas como jardines, zonas urbanas y claros enmalezados [*i.e.*, Esmeralda coliverde (*Chlorostilbon mellisugus*)] [Hilty y Brown (1986)].

Las aves que tuvieron abundancia relativa alta (*i.e.*, las que fueron comunes), estuvieron ubicadas en su centro de distribución altitudinal y su hábitat, según la literatura disponible (e.g., Hilty y Brown 1986, Ridgely y Tudor 1994, Restrepo y Gómez 1998, Renjifo 1999), está asociado tanto al interior como al borde de bosque (todos excepto el Solitario Andino (*Myadestes ralloides*), quien teóricamente está restringido al interior de bosque). Este conjunto de situaciones podría traducirse en hábitats con condiciones óptimas para tales especies.

Por otro lado y salvo algunas excepciones las especies de sotobosque recapturadas durante éste estudio y las demás registradas [e.g., Trepador gigante (*Xiphocolaptes promeropirhynchus*), Hormiguero tizado (*Dysithamnus mentalis*), Mirla ojiblanca

⁹ y probablemente errática según Hilty y Brown (1986)

(*Platycichla leucops*), entre otros (Apéndice 2)], son especies de bosque que poseen características que les permite usar más de un elemento del paisaje, por lo tanto, la práctica ausencia de recapturas se pudo haber debido a diversas situaciones y no necesariamente a que no existan movimientos entre fragmentos.

5. DISCUSIÓN

“Muchos de los grandes dominios de la naturaleza (entre ellos la cosmología, la geología y la evolución), han de estudiarse con las herramientas de la historia. Los elementos apropiados se centran en la narración y no en el experimento como generalmente se concibe”

Stephen Jay Gould
La Vida Maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia
1991

“...Often when wandering around in the countryside I stared at the silver disk, trying hard to make it appear as a hole or a glare, I didn't succeed”. (p. 141)

Paul Feyerabend
Killing Time
1995

Dada la naturaleza de los resultados obtenidos ésta discusión será abordada desde el trato de características individuales y específicas de los ejemplares de las especies recapturadas. Se tratarán primero aquellos ejemplares que fueron recapturados dentro de un mismo bosque. Luego se abordará desde diversas perspectivas el registro del individuo que se movió entre los fragmentos de bosque de la Cabuyera y Río Blanco. Para al final contrastar los tipos de evidencia obtenida, y a partir de ahí elaborar hipótesis respecto a las dinámicas espacio-horizontales de las aves de sotobosque que habitan el paisaje del nor-orient de Popayán.

Para poder realizar tal contraste se tendrán en cuenta edad y abundancia relativa como atributos de los individuos recapturados y de sus posibles poblaciones en cada fragmento¹⁰ para poder comentar la evidencia hallada a la luz de mecanismos dispersivos (*Sensu* Hamilton y May 1977).

¹⁰ Poblaciones de cada fragmento en el caso que éstas estén aisladas.

Para inferir la posibilidad y necesidad que poseen los individuos de las especies recapturadas para atravesar o usar elementos diferentes al bosque y así poder desplazarse entre fragmentos, se tendrán en cuenta atributos específicos como tipo de recurso alimenticio (el cual se tratará a manera de grupo trófico), distribución altitudinal, asociación de hábitat y abundancia relativa

Es preciso aclarar que la evidencia de movimiento interpretada a partir de un solo registro no proporciona información concluyente al respecto, pero brinda la posibilidad de analizar la capacidad potencial que ciertas especies poseen para aventurarse a elementos diferentes al bosque. Tal información es básica para aproximarse a las interacciones que pueden estar ocurriendo entre las poblaciones de aves que habitan en el elemento bosque respecto a los demás elementos de un paisaje cuya alteración y fragmentación viene ocurriendo desde hace aproximadamente 10.000 años.

5.1. ACERCA DE LAS AVES QUE NO SE MOVIERON ENTRE BOSQUES

El hecho de haber reportado durante la época de estudio un solo movimiento entre fragmentos de bosque, no implica que éstos no estén ocurriendo. En esta sección argumentaré cómo factores desde algunos ámbitos ecológicos pudieron haber influenciado la escasa detección de dispersión y movimientos entre parches de bosque.

Se analiza la evidencia disponible desde dos perspectivas diferentes, por un lado, los datos que se pueden extraer individualmente, en particular la edad de los individuos recapturados, permiten elaborar supuestos respecto al no registro de eventos dispersivos entre fragmentos de bosque. Por el otro lado, el análisis en conjunto de los atributos ecológicos tomados en consideración, permiten realizar

otra clase de supuestos que trabajan en el ámbito de la conectividad funcional de las especies de las cuales se obtuvo recaptura de individuos.

5.1.1. ¿Por qué no se registró dispersión?: Edad de las aves recapturadas

La edad de la mayoría de los individuos recapturados fue adulta (34 de 37, tablas 4 a 7). Es probable que a la luz de mecanismos dispersivos esta evidencia indique que los ejemplares recapturados pudieron haber experimentado dispersión post-natal antes de ser marcados, lo que repercute en bajas probabilidades de dispersión posterior, puesto que un animal una vez se ha dispersado y ha encontrado un sitio adecuado en donde asentarse es poco probable que vuelva a incurrir en la búsqueda un nuevo parche de hábitat, dados los altos costos que éste desplazamiento implica (Hamilton y May 1977; Horn 1983).

En el caso de los tres subadultos recapturados, dos de trepador montañoso y uno de trepador rayado (*Dendrocolaptes picumnus*), es probable que tal como lo afirman los preceptos de la dispersión animal, estos individuos no hayan estado expuestos a condiciones adversas como sobrepoblación, falta de alimento o probabilidad de incurrir en endogamia en los fragmentos que habitan (Horn 1983), por lo tanto, se puede inferir que estos animales no enfrentaron la necesidad de dispersarse.

Por otro lado, la dispersión al ser un fenómeno que demanda tanta energía e incurre en alta mortalidad, es probable que se dé de manera infrecuente (Horn 1983; Waser 1985; Krebs 1985), es posible que los individuos recapturados no hayan sido los teóricamente pocos ejemplares que hayan recurrido a la táctica de preservación poblacional mencionada.

Para poderse aproximar al problema de la dispersión post-natal de una manera complementaria en los bosques del nor-oriental de Popayán, se sugiere programar muestreos en los periodos tiempo comprendidos entre marzo y junio, época cuando se observó mayor número de aves anidando y se registró mayor número de volantes tanto en las redes como sobrevolando en el interior de los fragmentos de bosque estudiados.

5.1.2. Historia de alteración, requerimientos amplios de hábitat y el uso de elementos diferentes al bosque

Para poder discutir el escaso registro de movilidad durante éste estudio, es necesario tener en cuenta la historia de alteración del paisaje regional. Existen relatos de alteración al ambiente que se extienden por más o menos diez mil años, en donde las diferentes formas de documentar tal intervención humana (*e.g.*, restos arqueológicos, polen, cronistas de la colonia) muestran que ha habido etapas críticas en donde la cobertura vegetal de la región se ha reducido dramáticamente (Arboleda – Llorente 1966; Behling *et al.* 1998; Gnecco 1999; Wille *et al.*, 2001) .

Es probable que tal intervención y modificación al paisaje hayan alterado la composición de la avifauna regional provocando la extinción de algunas especies de aves y la expansión en la distribución de otras (Gallo-Cajiao 2004). Por otro lado es posible que el fenómeno de la alteración al paisaje haya modificado las dinámicas de las aves que han sido resilientes.

Una de las posibles respuestas al fenómeno de la fragmentación de hábitat y aislamiento estructural de fragmentos de bosque, es que la avifauna que queda en éstos fragmentos de bosque haya adquirido con el tiempo características que le permitan sortear la persistencia en paisajes fragmentados y el aislamiento que este trae. Como se puede ver en el apéndice 2, las especies de aves de sotobosque registradas durante este estudio poseen características que las configuran, a pesar de ser organismos de bosque, como especies con requerimientos amplios de hábitat, contrario a las que habían en la misma región y se extinguieron en el transcurso de la alteración y el tiempo (Gallo-Cajiao 2004)

Por otro lado, una posible explicación de la baja detección de movimiento entre fragmentos de bosque durante éste estudio pueda responder a un efecto de submuestreo, situación que se puede corregir manteniendo la misma técnica de marcaje, pero incrementando su esfuerzo e incorporando estaciones de muestreo a la matriz, ya que dadas las características de las aves recapturadas es posible que

éstas estén usando algunos elementos disponibles en la matriz no boscosa (e.g., claros enmalezados, frutos de árboles dispersos, bosques cultivados) como respuesta a la degradación de su hábitat natural (i.e., el bosque). Por ende, es posible que éstos organismos facultativamente puedan moverse a través, forrajear e inclusive anidar en la matriz que embebe tales fragmentos de bosque (Sekercioğlu *et al.* 2002).

Es probable que las especies de bosque que han sido resilientes hasta éste momento, se mantengan en el tiempo debido a la dinámicas particulares que contingentemente han desarrollado al vivir en un paisaje cuyo estado e historia de fragmentación y aislamiento ha favorecido su existencia hasta nuestros días

5.1.3. [Gremio Trófico, Abundancia Relativa, Distribución Altitudinal, Asociación de Hábitat] = ¿movimiento?

La interacción de factores ecológicos es fundamental para inferir la posible existencia de movimiento. Condiciones como el tipo de recurso alimenticio empleado, así como la asociación de hábitat dan idea de la escala de uso del paisaje para ciertas especies. Ésta escala emerge como una cualidad relativa a la capacidad del individuo para moverse más allá de un solo elemento de tal paisaje y usar los recursos distribuidos en el mismo (i.e., conectividad funcional) (Lima y Zollner 1996, With *et al.* 1997).

Por otro lado, la interacción de factores como la abundancia relativa y la distribución altitudinal dan idea de cómo están las poblaciones¹¹ en cada fragmento. Esta afirmación se hace desde el supuesto de Renjifo (1999a), quien afirma que las especies al centro de su distribución altitudinal probablemente se encuentran en habitats fuente, mientras que las que están al borde de su distribución altitudinal, probablemente se encuentran en habitats sumidero (Pulliam 1988).

¹¹ O grupos de aves que viven en cada fragmento, en el caso en que la estructura espacial poblacional sea otra [En Cale 2003, hay un ejemplo de un estudio descriptivo en donde se documenta la ocurrencia de metapoblaciones en un paisaje natural irregular]

5.1.3.1. Gremio trófico y asociación de Hábitat

De las especies cuyos individuos fueron recapturados todas excepto el solitario (*Myadestes ralloides*) andino y el hormiguerito tizado (*Dysithamnus mentalis*), presentan posibles asociaciones de hábitat a más de un elemento. Este conjunto de atributos les permite potencialmente salir del elemento bosque en la búsqueda de recursos disponibles en otros elementos del paisaje, lo que se traduce en la posibilidad de moverse de un fragmento de bosque a la matriz, y a través de ella a otro nuevo fragmento (With 1999).

El caso del grupo de los colibríes es el gremio que teóricamente tiene mayores probabilidades y posibilidades para moverse fuera del elemento bosque, configurando prácticamente todo el paisaje como su hábitat. Esta afirmación se hace con base en los requerimientos de hábitat reportados para las especies registradas durante éste estudio (Tabla 8; Hilty y Brown 1986; Ridgely y Tudor 1994), soportadas con observaciones personales de algunos colibríes como el esmeralda coliverde (*Chlorostilbon mellisugus*), el helechero común (*Haplophædia aureliæ*) y el inca bronceo (*Coeligena coeligena*), los cuales han sido registrados fuera del elemento bosque, en rastrojos, crecimientos secundarios, áreas abiertas y urbanizadas de la región, además de acuerdo con algunos autores quienes afirman que la familia en general (*i.e.*, Trochilidæ), es particularmente tolerante a los efectos de la fragmentación, dado que estos animales van tras el recurso néctar, indistintamente del lugar donde lo puedan hallar (Kattan *et al.* 1994; Stouffer y Bierregaard 1995b; Renjifo 1999a; Kattan y Murcia 2003).

5.1.3.2. Abundancia Relativa y Distribución Altitudinal

Las aves cuya abundancia relativa fue común, estuvieron en su centro de distribución altitudinal [*i.e.*, inca bronceo (*Coeligena coeligena*), solitario andino (*Myadestes ralloides*), abanico pechinegro (*Myioborus miniatus*); Tabla 8]. Esta situación se interpreta como hábitats que ofrecen condiciones óptimas (Renjifo 1999a), en donde factores específicos como la asociación de hábitat no restringida al interior de bosque, aparentemente han sido favorecidos por el proceso de

intervención antrópica para estas especies de aves y hasta este momento de intervención.

Especies con abundancia relativa medianamente común, se encuentran algunas en su centro de distribución altitudinal [*i.e.*, colibrí pechipunteado (*Adelomyia melanogenys*), mionectes estriado (*Mionectes striaticollis*)] o en su límite superior de distribución altitudinal (*i.e.*, *Chlorostilbon mellisugus*).

La especies de aves de sotobosque no comunes se hallaron en los tres rangos de distribución posibles: en su centro de distribución se encontraron el trepador rayado (*Dendrocolaptes picumnus*) y el araño coronado (*Basileuterus coronatus*), quienes son reportados por Renjifo (1999a) y, Hilty y Brown (1986) respectivamente como especies no comunes y moderadamente comunes en éste rango de distribución.

En el límite inferior de distribución altitudinal se encontró al helechero común (*Haplophædia aureliæ*), quien también es reportado como raro por Renjifo (1999a) y al trepador montaño (*Lepidocolaptes affinis*). La especies con abundancia relativa no común halladas en su límite superior de distribución altitudinal [*i.e.*, hormiguerito tizado (*Dysithamnus mentalis*), atrapamoscas carinegro (*Myarchus tuberculifer*)], debido a que como la mayoría de aves tratadas en ésta sección, sus requerimientos primarios de hábitat son amplios, es posible que al hallarse fuera de su centro de distribución el número de estos animales tienda a disminuir independientemente de la fragmentación de sus hábitats.

La única especie de las recapturadas que se reporta como rara es el pico de pala crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*), que además de encontrarse en su hipotético límite superior de distribución altitudinal, tiene asociación de hábitat restringida al elemento bosque (Hilty y Brown 1986 y Ridgely y Tudor 1994). Cabe anotar que dados sus hábitos esta especie es ubicada en el grupo de los insectívoros de sotobosque, un gremio que ha sido ampliamente reconocido como renuente a atravesar áreas abiertas debido a su aparente naturaleza sedentaria y a los limitantes fisiológicos que enfrentan a las condiciones halladas fuera del bosque

(Karr 1982; Kattan *et al.* 1994, Stouffer y Bierregaard 1995a, Sieving *et al.* 1996, Stratford y Stouffer 1999, Renjifo 1999a Sekercioğlu *et al.* 2002; Sekercioğlu 2002).

En la siguiente sección se discute en extensión los detalles de la recaptura entre bosque del pico de pala crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*) y las implicaciones locales que trae reportar movimiento entre fragmentos de bosque a éste ejemplar.

5.2. ACERCA DEL PICO DE PALA CRESTIAMARILLO: SU HISTORIA NATURAL Y SU RECAPTURACIÓN (implicaciones prácticas)

El individuo al cual se le detectó movimiento entre dos fragmentos de bosque fue un ejemplar adulto del pico de pala crestiamarillo (*Platyrinchus mystaceus*), éste tiránido de tamaño pequeño (9,4 cm de longitud) es un insectívoro que forrajea muy bajo en el sotobosque haciendo vuelos cortos hacia el envés de las hojas para luego posarse en ramas cercanas (Hilty y Brown 1986).

El pico de pala crestiamarillo es un pájaro de hábitos no gregarios encontrándose usualmente solitario o en pareja (Hilty y Brown 1986; Ridgely y Tudor 1994). En el nor-occidente de los Andes colombianos, en bosques con áreas de más de 1000 ha y en donde ésta especie es relativamente abundante, se ha reportado que sus machos muestran territorialidad (Cuervo 2002).

La abundancia del pico de pala crestiamarillo va de relativamente común a bastante común en selvas húmedas y monte secundario alto con áreas grandes, siendo una de las especies capturadas con mayor frecuencia mediante el uso de redes de niebla (Hilty y Brown 1986; Ridgely y Tudor 1994).

Dado que únicamente se registró un individuo del pico de pala crestiamarillo durante toda la época de estudio, que la técnica de campo usada fueron redes de niebla, la cual según Hilty y Brown (1986) y Ridgely y Tudor (1994), es la que mejor revela la abundancia de ésta especie, es posible suponer que la captura de un solo individuo

y su posterior recaptura no responde a efectos de submuestreo o de borde de la técnica de campo empleada (Coddington 2001).

La rareza del pico de pala crestiamarillo en la dimensión espacio-temporal de éste estudio se puede entender desde el hecho que la presencia de ejemplares de ésta especie a la elevación de Popayán (*i.e.*, la captura se dio a 1880 msnm y la recaptura a 1960 msnm), ocurre en su límite superior de distribución altitudinal, puesto que según Hilty y Brown (1986), ésta especie se distribuye en Colombia entre los 900 msnm y 2000 msnm¹² (ver Renjifo 1999a).

Otro factor involucrado en la rareza del pico de pala crestiamarillo en este estudio, es el hecho que gran parte de su hábitat en la región ha sido devastado (Hilty y Brown 1986), pues Sekercioğlu y colegas (2002) encontraron en los bosques de Las Cruces (Costa Rica) que el número de individuos de ésta especie disminuye significativamente en fragmentos de bosque respecto al número hallado en bloques de bosque continuo, es posible que en ésta región de los Andes centrales colombianos haya ocurrido algo similar.

Es posible que el(los) hábitat(s) del pico de pala crestiamarillo en las localidades muestreadas, debido a la integración de los dos factores previamente enunciados, se configuren de acuerdo a lo propuesto por Renjifo (1999a) como sumidero(s) (Pulliam 1988) o por lo menos como falso(s) sumidero(s) (Pulliam 1996)¹³. Teniendo en cuenta que los parches de bosques estudiados aparentemente no poseen conexión estructural alguna con hábitats hallados en el centro de distribución altitudinal del pico de pala crestiamarillo (*i.e.*, bosques a elevaciones entre 1267 msnm y 1633 msnm aproximadamente: los cuales siguiendo el cañón del río Cauca

¹² Lo que está de acuerdo con Ridgely y Tudor (1994), quienes reportan una distribución altitudinal entre 600 msnm y 2000 msnm para ésta misma especie en el resto Suramérica.

¹³ Un falso sumidero (traducción del término *pseudo-sink*) por definición no es un sumidero verdadero, porque un sumidero no puede mantener su tamaño poblacional en la ausencia de inmigración. Tanto las poblaciones de un verdadero como de un falso sumidero son mantenidas artificialmente debido al flujo de inmigrantes de áreas más productivas. La diferencia entre ellos es que un verdadero sumidero desaparecerá completamente en la ausencia de inmigración continua, pero un falso sumidero, solamente declinará a un tamaño poblacional más pequeño, el cual puede ser mantenido sin ninguna inmigración (Pulliam 1996).

estaría hipotéticamente localizados en las regiones de los municipios caucanos de Morales, Buenos Aires, Villa Rica y Santander del Quilichao), sería suponer que los bosques muestreados representan falsos sumideros para ésta especie.

Otra manera de entender por qué el pico de pala crestiamarillo fue un individuo único para este estudio, es asumir que el individuo recapturado es un caso de “muerto vivo”, es decir, éste ejemplar se desplazó por fuera del rango de distribución de su especie, y por lo tanto no tiene oportunidad de reproducirse (Coddington 2001), en este caso la importancia de la recaptura estaría limitada a discutir los supuestos limitantes fisiológicos de éste grupo de aves para aventurarse a áreas abiertas (Stouffer y Bierregaard 1995).

5.2.1. Acerca de la conectividad del paisaje para el pico de pala crestiamarillo recapturado y su significado

Los puntos en donde fue capturado y recapturado el individuo en cuestión, se encuentran separados por una distancia de 2,73 Km en línea recta (ver Figura 8). En la figura 9 se muestran algunos de los posibles recorridos empleando las estrategias propuestas por Zollner y Lima (1999).

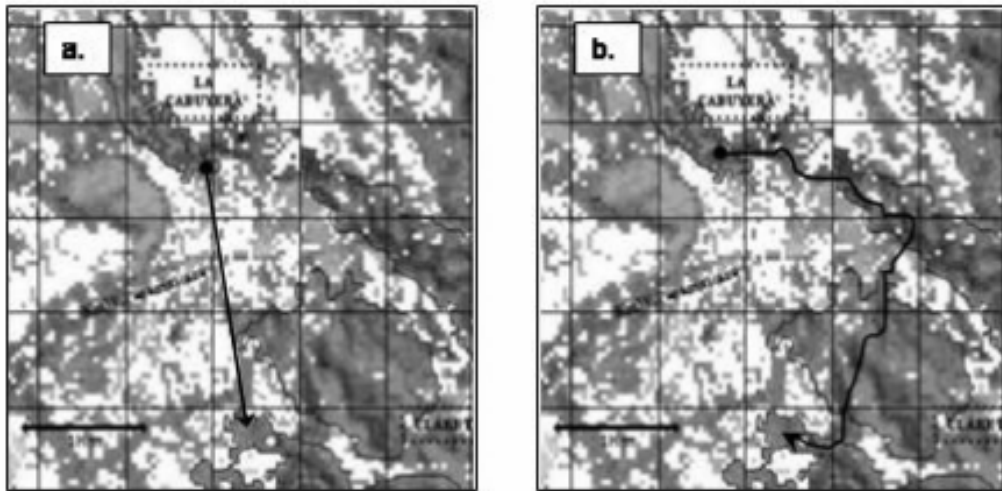


Figura 9. Posibles recorridos realizados por el individuo recapturado según las estrategias propuestas por Zollner y Lima (1999): (a) búsqueda sistemática en línea recta (d: 2.73 Km); (b) caminata aleatoria condicionada (≈ 5.62 Km).

A continuación se expone por que razones es posible descartar una estrategia (*i.e.*, búsqueda sistemática en línea recta) y respaldar la ocurrencia de la otra (*i.e.*, caminata aleatoria condicionada)

Según las predicciones de Zollner y Lima (1999), para emplear la estrategia de búsqueda sistemática (Figura 9a), se requiere de un rango de percepción alto, rasgo que probablemente el pico de pala crestiamarillo, dado su tamaño no tiene (Mech y Zollner 2002). A pesar que en la búsqueda sistemática en línea recta la distancia recorrida es menor, el empleo de ésta estrategia obliga a atravesar una porción significativa de matriz inhóspita, donde el pico de pala crestiamarillo pudo haber enfrentado factores como altas probabilidades de depredación y/o morir de hambre dada la ausencia de recurso alimenticio disponible en áreas abiertas (Zollner y Lima 1999, Bélisle *et al* 2001, Sekercioğlu *et al.* 2002).

Por otro lado en los supuestos de Zollner y Lima (1999), las caminatas aleatorias son exitosas cuando el paisaje posee una matriz no boscosa benigna en donde los individuos que se mueven pueden seguir recorridos sinuosos. En el posible empleo de una caminata aleatoria condicionada por el pico de pala crestiamarillo (Figura

9b), este atraviesa además de la cobertura de dos bosques (*i.e.*, Palacé y Clarete) por otros elementos que aumentan su conectividad funcional (*e.g.*, matorrales y crecimientos secundarios), disminuyendo la porción de matriz inhóspita recorrida (*i.e.*, potreros y áreas abiertas). Además dado el recurso que posiblemente obligó al individuo en cuestión a incurrir en movimiento, el paso por dos bosques incrementa la probabilidad de hallarlo.

5.2.1.1. ¿Por qué ocurrió?: Dispersión o movimiento

De las dos estrategias existentes por las cuales se puede suponer que un animal dejaría su hábitat natal con fines dispersivos, es decir, buscando un nuevo hábitat en donde dejar descendencia. Se incluye la dispersión post-natal y la post-reproductiva (*Sensu* Hamilton y May 1977).

En el caso del pico de pala crestiamarillo, sí se trata de explicar el movimiento que se le registró al individuo recapturado a la luz de mecánicas dispersivas, es necesario tener en cuenta que fue el único individuo de la especie registrado durante todo el estudio y que la edad éste según la osificación de su cráneo corresponde a la de un adulto; por ende, se descarta que lo que motivó a desplazarse a éste individuo fue la dispersión (Hamilton y May 1977).

No fue dispersión post-natal, debido a no era un juvenil o volantón. Por otro lado, se descarta un caso de dispersión post-reproductiva debido a que al encontrarse solamente un individuo de tal especie no se puede afirmar, categóricamente, que éste hubiese dejado tal parche de hábitat “lleno” de su descendencia para desplazarse en busca de un nuevo parche de hábitat.

Como ya se han expuesto los argumentos por los cuales se descarta que éste movimiento haya obedecido a una estrategia de dispersión post-natal, desglosaré motivos que sirven como base para entender la salida del pico de pala crestiamarillo del hábitat de bosque donde fue originalmente capturado, estos son cobijados bajo el hecho de la búsqueda de dos tipos de recursos básicos: el alimenticio y la pareja.

Recurso alimenticio: Aunque ésta investigación no se centró en probar las diferencias en la abundancia del recurso que los insectívoros de sotobosque explotan, información proveniente de investigaciones en localidades neotrópicas, muestran que la estabilidad de los insectos que viven tanto en el sotobosque como en el suelo presentan abundancias constantes a lo largo del año (Martin y Karr 1986), así como abundancias muy similares entre bosques continuos como en fragmentos de los mismos (Sekercioğlu *et al.* 2002). Por lo tanto, la hipótesis que éste pico de pala se halla movido entre parches de hábitat buscando alimento resulta débil, pero no completamente descartable.

Recurso reproductivo: una vez descartadas la razón anterior recurro a la búsqueda de pareja, como la razón, por la cual el pico de pala crestiamarillo se pudo haber desplazado entre parches. Acudo a esta afirmación, basándome en el argumento que la reproducción es básica para la persistencia de cualquier organismo en el tiempo y el espacio (Darwin 1859).

Asumir ésta posible razón de movimiento, por su parte, soporta la estrategia de caminata aleatoria que se propone previamente.

Implicaciones de lo ocurrido para los Insectívoros de Sotobosque

El pico de pala crestiamarillo debido a sus hábitos alimenticios y al estrato del bosque en donde se halla, pertenece al gremio de los insectívoros de sotobosque (Ridgely y Tudor 1994; Sekercioğlu *et al.* 2002), de donde se esperaría que su respuesta a las condiciones ambientales halladas fuera del bosque sea la misma que se ha generalizado para los demás de su gremio y por ende sus capacidades

de movimiento a través de una matriz inhóspita pueden ser limitadas (Stouffer y Bierregaard 1995a, Sieving *et al.* 1996; Sekercioğlu *et al.* 2002, Sekercioğlu 2002).

El reportar el movimiento de un insectívoro de sotobosque entre cuatro parches de hábitat estructuralmente discontinuos sugiere que la condición sedentaria de los insectívoros de sotobosque se puede entender, más allá del los límites fisiológicos para el desplazamiento fuera del elemento bosque, desde otras dimensiones como se explica a continuación.

Es posible que en el caso en que insectívoros de sotobosque “confinados”¹⁴ en fragmentos posean los recursos para vivir y perpetuarse además del alimento (*i.e.*, pareja, sitios de anidación, resguardo a la depredación), no les sea necesario desplazarse de su hábitat actual para enfrentar costos y riesgos que trae salir a áreas abiertas en busca de tales recursos (Waser 1985, Bélisle *et al.* 2001).

El hallazgo aquí presentado cuestiona la afirmación generalizada en donde se propone a los insectívoros de sotobosque como un gremio renuente a atravesar áreas abiertas, debido a sus limitantes fisiológicos al ambiente existente fuera del elemento bosque (Stouffer y Bierregaard 1995a; Sekercioğlu *et al.* 2002, Sekercioğlu 2002), hecho tratado como el factor más importante en su sensibilidad a la fragmentación de hábitat (Sekercioğlu *et al.* 2002, Sekercioğlu 2002).

5.3. LAS AVES QUE NO SE MOVIERON *versus* EL AVE QUE SE MOVIÓ

El contraste de características y factores tomados en cuenta en ésta discusión, muestra cómo aves con requerimientos de hábitat amplios que teóricamente les permitiría moverse a través de un paisaje, cuya fragmentación no es reciente, no se les reporta movimiento entre los fragmentos de bosque que configuran el área de estudio de ésta investigación. Mientras que al improbable individuo único, al margen

¹⁴ Las comillas son mías.

hipotético de su distribución altitudinal y con supuestos limitantes fisiológicos a las condiciones ambientales halladas fuera del bosque, se le reporta movimiento desde el fragmento de bosque que limita al Norte el área de estudio hasta el fragmento que limita la misma al sur y que por inferencia supone desplazamiento en búsqueda de pareja.

Lo hallado aquí supone que este paisaje, dada su contingencia, exhibe complejas distribuciones espaciales de las aves que viven en él que aún son difíciles de entender y explicar. Es probable que la persistencia de las especies aquí reportadas responda a la interacción de características que configuran una sola población para cada una de éstas, a pesar que estructuralmente sus hábitats no sean continuos (i.e., Metapoblación *sensu* Hanski 1996, 1998) y por lo tanto, la composición de especies en éste paisaje y en éste momento, tenga asegurada su persistencia en el tiempo.

Al reportar el movimiento de un integrante del gremio insectívoros de sotobosque entre fragmentos de bosque inmersos en una matriz con elementos que proveen conectividades estructurales diferentes (Gascon *et al.* 1999). Es posible que las especies incluidas dentro de éste grupo funcional, puedan tener niveles de respuesta diferentes a las condiciones ambientales halladas por fuera del bosque o a otros limitantes inherentes a la movilidad, y por lo tanto, es posible que el gremio como tal no sea absolutamente renuente a atravesar áreas abiertas (Sekercioğlu *et al.* 2002).

A pesar que lo afirmado aquí se soporta solamente con supuestos obtenidos por un dato producto del registro del movimiento de un ejemplar que está casi al límite de su distribución, y por lo tanto, puede construirse en un animal errático (Coddington 2001). Se trata de un individuo de una especie que comparte supuestos limitantes fisiológicos a las condiciones ambientales halladas fuera del bosque que atraviesa áreas abiertas.

5.4. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

Conocer que individuos de especies con requerimientos estrechos de hábitat, pueden moverse a través de un paisaje que viene siendo antropogénicamente intervenido, modificado y fragmentado desde hace aproximadamente diez mil años (Gnecco 1999), y que cuenta con variedad de elementos en él (Ver Martínez 2003). Permite suponer que en éste paisaje se han venido entretejiendo complejas dinámicas e interacciones, que dependen de alguna manera de los organismos que en él persisten.

Para concebir la persistencia en el tiempo de los bosques como la de otros elementos hallados en el paisaje del nor-orienté de Popayán y el resto del Valle de Pubenza, es necesario indagar acerca de las interacciones existentes entre ellos. Es posible que la ausencia de especies que estén involucradas en procesos de dispersión, polinización, entre otros, alteren las dinámicas de funcionamiento de elementos particulares, dificultando que se lleven a cabo procesos naturales de regeneración y mantenimiento, acelerando la desaparición de ecosistemas regionales los cuales constituyen el patrimonio natural ambiental de Popayán en donde diferentes comunidades humanas obtienen bienes y servicios básicos (Ver Gallo-Cajio e Idrobo-Medina 2004).

6. CONCLUSIONES

Se registra el movimiento entre el bosque de La Cabuyera y Río Blanco de un ejemplar de *Platyrinchus mystaceus*, un insectívoro de sotobosque, además de 36 recapturas locales de aves sotobosque.

El hecho haber obtenido un sólo registro acerca del movimiento de aves entre fragmentos de bosque en el paisaje que contiene el área de estudio, si bien es muy significativo con respecto a la pregunta planteada, no permite darle solución de manera contundente. Este hecho abre la posibilidad de realización de nuevas investigaciones.

Las mayoría de las aves registradas en este estudio tienen requerimientos de hábitat amplio, hecho que les permitiría utilizar elementos del paisaje adicionales al bosque. Por lo anterior, tales especies no se encontrarían confinadas a cada fragmento de bosque, sino que habrían tenido la posibilidad de utilizar otros elementos del paisaje, entre ellos pastizales, matorrales y arbustos ubicados en las áreas abiertas.

La persistencia en el tiempo de las aves reportadas, dada la historia particular como se han alterado y fragmentado los remanentes de bosque del área de estudio, representa un argumento a favor de la idea que las poblaciones de aves de sotobosque no se encuentran totalmente aisladas en los fragmentos de bosque en el nor-orient del Valle de Pubenza, puesto que de lo contrario tales poblaciones ya se habrían enfrentado a los efectos que el confinamiento conlleva.

7. RECOMENDACIONES

Los resultados que arroja esta investigación pueden abrir la posibilidad para desarrollar un experimento crucial que falsee la hipótesis que propone a la limitada capacidad de dispersión de los insectívoros de Sotobosque cómo factor de vulnerabilidad que favorece su desaparición en paisajes fragmentados (Popper 1983; Sekercioğlu *et al.* 2002, Sekercioğlu 2002).

Es necesario seguir investigando el paisaje del Valle de Pubenza incluyendo elementos diferentes al bosque e incrementando el esfuerzo de muestreo y marcaje de individuos, además de incorporar técnicas como la telemetría, que darían información puntual acerca de los desplazamientos y uso de elementos del paisaje por los individuos objeto de estudio.

Es posible abordar el estudio de la estructura de las poblaciones de las especies halladas y con la realización de estudios a mediano y largo plazo, se puede llegar a conocer, sí aquí, existen en realidad dinámicas metapoblacionales (Hanski 1998) y, de fuentes y sumideros (Pulliam 1988).

Por otro lado, trabajar para que cese la reducción del área de los fragmentos de bosque que existen al nor-oriental de Popayán constituye un aporte, no sólo para la conservación de la diversidad local y regional, asegurando la existencia a futuro de fuentes de agua que pueden teóricamente abastecer a las poblaciones humanas de Popayán y sus alrededores.

LITERATURA CITADA

- ALCAZAR, C. 2003. ***Evaluación de la vegetación y análisis multi-temporal de dos fragmentos de bosque Subandino en el valle interandino del Río Cauca, Municipio de Popayán, Colombia.*** Tesis. Departamento de Biología. Universidad del Cauca, Popayán.
- ADLER, F. A. Y B. NUERNBERGER. 1994. ***Persistence in patchy irregular landscapes.*** Theoretical Population Biology 45: 41 – 75.
- ANDREN, H. 1992. ***Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective.*** Ecology 73: 794 – 804.
- ARBOLEDA – LLORENTE, J. M. 1966. ***Popayán a través del arte y de la historia.*** Universidad del Cauca. Popayán.
- BEHLING, H., A.J. NEGRET, Y H. HOOGHIEMSTRA. 1998. ***Late Quaternary vegetational and climatic change in the Popayán region, southern Colombian Andes.*** Journal of Quaternary Science 13:43 – 53.
- BÉLISLE, M., A. DESROCHERS, Y M-J. FORTIN. 2001. ***Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment.*** Ecology 82:1893 – 1904.
- BLAKE, J. G. Y B. A. LOISELLE. 2001. ***Bird assemblages in second growth and old forest, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts.*** The Auk 118: 301 – 326.
- BRAY, W. 1991. ***¿A dónde han ido los bosques?, el hombre y el medio ambiente en la Colombia Prehispánica.*** Boletín del Museo del Oro 30: 43 – 65.
- BREUNER, C. W. Y T. P. HAHN. 2003. ***Integrating stress physiology, environmental change, and behaviour in free-living sparrows.*** Hormones and Behavior 43: 115–123
- BROWN, J. H. Y A. KODRIC-BROWN. 1977. ***Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction.*** Ecology 58: 445–449.
- CADENASSO, M. L. Y S. T. A. PICKETT. 2001. ***Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors.*** Conservation Biology. 15: 91 – 97.
- CALE, P. 2003. ***The influence of social behaviour, dispersal and landscape fragmentation on population structure in a sedentary bird.*** Biological Conservation 109 : 237 – 248.

- CHAPMAN, F. M. 1917. ***The distribution of bird life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America***. Bulletin of the American Museum of Natural History 1: 1-169.
- CODDINGTON, J. 2001. ***Estimación de la biodiversidad desde las escala local a la filogenética***. En: P. Muñoz de Hoyos (Ed). *Memorias. Primer Congreso Colombiano de Zoología – año 2000*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- COLINVAUX, P. A. 1973. ***Introduction to ecology***. John Wiley & Sons, New York.
- COMINS, H. N., W. D. HAMILTON, Y R. M. MAY. 1980. ***Evolutionary stable dispersal strategies***. Journal of Theoretical Biology 82: 205 – 230.
- CUATRECASAS, J. 1958. ***Aspectos de la vegetación natural de Colombia***. Revista de la Academia Colombiana Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 10:221-268.
- CUERVO, A. 2002. ***Efecto de la fragmentación de hábitat sobre aves de bosque subandino en los municipios de Amalfi y Anorí, Antioquia***. Informe Final. Programa biodiversidad para el desarrollo - proyecto manejo y conservación de la fauna. Informe interno de Corantioquia, Medellín.
- DARWIN, C. 1859. ***On the origins of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life***. John Murray, London, UK. [Edición 1992, Grijalbo, Barcelona]
- DEVELEY, P. F. Y P. C. STOUFFER. 2001. ***Effects of roads on movements of understory birds in mixed-species flocks in central Amazonian Brazil***. Conservation Biology 15: 1416 – 1422.
- ERDAS IMAGINE Versión 8.4**. 1999. Geographic Imagine Made Simple. Washington.
- FAHRIG, L., Y J. PALOHEIMO. 1988. ***Determinants of local population size in patchy habitats***. Theoretical Population Biology 34: 194 – 213.
- FEINSINGER, P. 1976. ***Organization of a tropical guild of nectarivorous birds***. Ecological Monographs 46: 257 – 291.
- FEYERABEND, P. 1995. ***Killing Time***. Chicago University Press. Chicago – London.
- FJELDSÅ, J., N. KRABBE. 1990. ***Birds of the high Andes; a manual to the birds temperate zone of the Andes and Patagonia, South America***. Zoological Museum, University of Copenhagen, Apollo Books, Svendborg, Denmark.

- FORMAN, R. T. T. 1995. ***Some general principles of landscape and regional ecology***. *Landscape Ecology* 10: 133 – 142.
- FRANK, S. A. 1998. ***Foundations on social evolution***. Princeton University Press. Chichester, West Sussex, UK.
- GALLO-CAJIAO, E. 2004. ***Efectos de la fragmentación de hábitat en la composición en la avifauna de bosque en la región de Popayán, Andes centrales de Colombia***. Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad del Valle.
- GALLO-CAJIAO, E. Y C. J. IDROBO-MEDINA. 2004. ***Una interpretación de nuestro patrimonio ambiental natural, a partir de los bosques de Popayán***. En: S. D. Hernández, Z. Díaz (Eds). *Visiones alternativas de patrimonio: Popayán una ciudad en construcción*. Serie Lecturas de Ciudad, Universidad del Cauca, Popayán.
- GASCON, C., T.E. LOVEJOY, R.O. BIERREGAARD Jr., J.R. MALCOM, P.C. STOUFFER, H.L. VASCONCELOS, W.F. LAURANCE, B. ZIMMERMAN, M. TOCHER, Y S. BORGES. 1999. ***Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants***. *Biological Conservation* 91:223-229.
- GENTRY, A. H. 1993. ***A field guide to the families and genera of woody plants of North – West South America***, Chicago Press. Chicago.
- GNECCO, C. 2000. ***Ocupación temprana de bosques tropicales de montaña***. Serie Estudios Sociales – Universidad del Cauca, Popayán.
- GNECCO, C. 1999. ***An archæological perspective of the Pleistocene/Holocene boundary in northern South America***. *Quaternary International* 53/54: 3 – 9.
- GNECCO, C. 1998. ***Paisajes antropogénicos en el Pleistoceno final y Holoceno temprano en Colombia***. *Revista de Antropología y Arqueología* 10: 45 – 61.
- GNECCO, C. 1995. ***Paleoambientes, modelos individualistas y modelos colectivos en el norte de Sudamérica***. *Gaceta de arqueología Andina*. No 24, julio 5 – 11.
- GNECCO, C. 1991. ***Los habitantes más antiguos del valle de Popayán***. *Novedades Colombianas, Nueva Época* 3: 47 – 53.
- GOULD, S. J. 1991. ***La Vida Maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia***. Crítica. Barcelona, España.
- GRUBB, T. C. Y P. F. DOHERTY. 1999. ***On home-range gap crossing***. *The Auk*: 618 – 628.
- GUTZWILLER, K. J. Y S. H. ANDERSON. 1992. ***Interception of moving organisms: influences of patch shape, size, and orientation on community structure***. *Landscape Ecology* 6: 293 – 303.

- HAMILTON, W. D. Y R. M. May. 1977 ***Dispersal in stable habitats***. Nature, London. 269: 578 – 581
- HANSKI, I. 1998. ***Metapopulation dynamics***. Nature, London. 396: 41 – 49.
- HANSKI, I. 1996. ***Metapopulation ecology***. En: RHODES Jr., O.E., R.K. CHESSER, Y M.H. SMITH (Eds.). *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press. Chicago. Pp. 13-43
- HARRIS, R. J. Y J. M. REED. 2001. ***Territorial movements of Black-throated Blue Warblers in a landscape fragmented by forestry***. The Auk 118: 544 – 549.
- HILTY, S. L. Y W. L. BROWN. 1986. ***A guide to the birds of Colombia***. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- HOLDRIDGE, L. R. 1978. ***Ecología basada en zonas de vida***. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA). San José de Costa Rica
- HORN, H. S. 1983. ***Some theories about dispersal***. En: I. R. SWINGLAND Y P. J. GREENWOOD. *The ecology of animal movement*. Oxford University Press. London, UK. 55 – 62 Pp.
- IDROBO-MEDINA, C. J. Y E. GALLO-CAJIAO. (En Preparación). ***Anillos de cubierta de cable: una propuesta para marcar aves***.
- JOHST, K. & R. BRANDL. 1997. ***Evolution of dispersal : the importance of the temporal order of reproduction and dispersal***. Proceedings of the Real Society of London. 264: 23 – 30.
- KAREIVA, P. Y U. WENNERGREN. 1995. ***Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes***. Nature, London 373: 299 – 302.
- KARR, J. R. 1986. ***Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: a reassessment***. American Naturalist 119: 220 – 239.
- KATTAN, G. H. Y C. MURCIA. 2003. ***A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation***. En: G. A. Bradshaw Y P. A. Marquez (Eds.). *How landscapes change: Ecological Studies*, Vol. 162. Springer – Verlag. Berlin, Deutschland. Pp. 183 – 200.
- KATTAN, G. H. Y H. ALVAREZ-LOPEZ. 1996. ***Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes***. En: J. Schelhas Y R. Greenberg (Eds.) *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C. Pp. 3 – 18.
- KATTAN, G. H., H. ALVAREZ-LOPEZ Y M. GIRALDO. 1994, ***Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later***. Conservation Biology 8: 138 – 146.

KATTAN, G. 1992. **Rarity and vulnerability: the birds of the Cordillera Central of Colombia**. Conservation Biology 6: 64 – 70.

KOENING, W. D., D. VAN VUREN Y P. N. HOOGE. 1996. **Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates**. Trends in Ecology and Evolution 11: 514 – 517.

KOTLIAR, N. B. Y J. A. WIENS. 1990. **Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity**. Oikos, Copenhagen 59: 253 – 260.

KREBS, C. J. 1985. **Ecología: estudio de la distribución y la abundancia**. Harla. México D. F., México.

LIMA, S. L. Y P. A. ZOLLNER. 1996a. **Towards a behavioral ecology of ecological landscapes**. Trends in Ecology and Evolution 11: 131-135.

LIMA, S. L. Y P. A. ZOLLNER. 1996b. **Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: visual and spatial separation between foragers**. Behavioral Ecology and Sociobiology. 38: 355–363

LEHMANN, F.C. 1957. **Contribuciones al estudio de la fauna en Colombia XII**. Novedades Colombianas 3: 101-156.

LEVEY, D.J. 1988. **Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants**. Ecology 69:1076-1089.

LOISELLE, B. A. Y J. G. BLAKE. 1991. **Temporal variation in birds and fruits along an altitudinal gradient in Costa Rica**. Ecology 72:180 – 193.

MARSDEN, S. J. 1998. **Counting single – species**. En: C. BIBBY, M. JONES, S. J. MARSDEN (Eds.). *Expedition field techniques*. Expedition Advisory Centre, Royal Geographical Society, London, UK. Pp. 56 – 79.

MARTIN, T. E. Y J. R. KARR. 1986. **Temporal dynamics of neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods**. Wilson Bulletin 98: 38 – 60.

MARTINEZ, W. A. 2003. **Diversidad y distribución horizontal de Calliphoridae (Insecta: Diptera) en un valle interandino con diferentes grados de antropización (Popayán - Colombia)**. Tesis. Departamento de Biología. Universidad del Cauca. Popayán, Colombia.

MECH, S. G. Y P. A. ZOLLNER. 2002. **Using body size to predict perceptual range**. Oikos, Copenhagen 98: 47–52.

MELVILLE, D. S., P. J. LEADER Y G. J. CAREY. 2000. **Movements and biometrics of Black-faced Spoonbills Platalea minor at Mai Po, Hong Kong in**

spring 1998. En: M. Ueta, R. Kurosawa Y D. Allen (Eds.). *Conservation and research of Black-faced Spoonbills and their habitats*. Second edition. Wild Bird Society of Japan, Tokyo, Japan. pp. 19-26.

MORRISON, M. L., W. M. BLOCK, M. D. STRICKLAND, W. L. KENDALL. 2001. ***Wildlife Study Design***. Springer – Verlag . New York.

ODUM, E. P. 1977. ***Ecología: estructura y función de la naturaleza. Los modernos principios de flujo de energía y ciclos biogeoquímicos***. Continental. México D. F.

O'NEILL, R. V., B. T. MILNE, M. G. TURNER Y R. H. GARDNER. 1988. ***Resource utilization scales and landscape pattern***. *Landscape Ecology* 2: 63 – 69.

OREJUOLA, J. E. 1985. ***Tropical forest birds of Colombia: a survey of problems and a plan for their conservation***. Pages 95-115. In A. W. DIAMOND Y T.E. LOVEJOY. Eds. *Conservation of tropical forest birds*. ICBP Technical Publication No.4. Paston Press, Norwich, Connecticut.

PICKETT, S. T. A. Y M. L. CADENASSO. 1995. ***Landscape Ecology: spatial heterogeneity in ecological systems***. *Science* 269: 331 – 334.

POPPER, K. R., 1983. ***Realism and the aim of science***. Routledge. London.

PULLIAM, H. R. 1996. ***Sources and sinks: empirical evidence and population consequences***. En: O. E. RODEES, Jr., R. K. CHESSER., M. H. SMITH. (Eds.). *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press. Chicago.

PULLIAM, H. R. 1988. ***Sources, sinks and population regulation***. *The American Naturalist* 132: 652-661.

RALPH, C.J., G.R. GEUPEL, P. PYLE, T.E. MARTIN, Y D.F. DeSANTE. 1993. ***Handbook of field methods for monitoring landbirds***. General Technical Report. PSW-GTR-144. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. 41pp.

RENJIFO, L. M. 2001. ***Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species***. *Ecological Applications* 11: 14 – 31.

RENJIFO, L. M. 1999a. ***Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation***. *Conservation Biology* 13:1124-1139.

RENJIFO, L. M. 1999b. ***The effect of the landscape matrix on the composition and conservation of forest bird communities***. University of Missouri – St. Louis. Doctoral Dissertation.

- RESTREPO, C. Y N. GOMEZ. 1998. **Responses of understory birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest.** *Ecological Applications* 8: 170 – 183.
- RESTREPO, C., N. GOMEZ, S. HEREDIA. 1999. **Anthropogenic edges, treefall gaps and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest.** *Ecology* 80: 668 – 685.
- RICKETTS, T. H. 2001. **Matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes.** *The American Naturalist* 158: 87 – 99.
- RODEWALD, A. D. Y R. H. YAHNER. 2001. **Influence of landscape composition on avian community structure and associated mechanism.** *Ecology* 82: 3493 – 3504.
- RIDGELY, R. S. Y G. TUDOR. 1994. **The birds of South America. Vol II: The suboscine passerines.** University of Texas Press. Austin, TX.
- SALAMAN, P., T. CUADROS, J. G. JARAMILLO Y W. H. WEBER. 2001. **Lista de chequeo de las aves de Colombia.** Sociedad Antioquia de Ornitología. Medellín, Colombia
- SEKERCIOĞLU, C. H. 2002. **Forest fragmentation hits insectivorous birds hard.** *Directions in Science* 1: 62 – 64.
- SEKERCIOĞLU, C. H., P. R. EHRLICH., G. C. DAILY., D. AYGEN. D. GOEHRING., Y R. SANDI. 2002. **Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments.** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 263 – 267.
- SIEVING, K. E., M. F. WILLSON Y T. L. DeSANTO. 1996. **Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest.** *The Auk* 113: 944 – 949.
- SIH, A., B. G. JONSSON Y G. LUIKART. 2000. **Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences.** *Trends in Ecology and Evolution* 15: 132 – 134.
- STILES, F. G. Y L. ROSELLI. 1998. **Inventario de las aves de un bosque Altoandino: comparación de dos métodos.** *Caldasia* 20: 29 – 43.
- STOUFFER, P. C. Y R. O. BIERREGAARD, Jr. 1995a. **Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds.** *Ecology* 76: 2429 – 2445.
- STOUFFER, P. C. Y R. O. BIERREGAARD, Jr. 1995b. **Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil.** *Conservation Biology* 9: 1085 – 1094.

- STRATFORD, J. A. Y P. C. STOUFFER. 1999. **Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil.** Conservation Biology 13: 1416 – 1423.
- SUAREZ, SERGIO (q.e.p.d.) Habitante de la Vereda Clarete.
- SWINGLAND, I. R. 1983. **Intraspecific differences in movement** En: I. R. SWINGLAND Y P. J. GREENWOOD. *The ecology of animal movement.* Oxford University Press. London. Pp. 102-115
- TORRES, M. P. 1997. **Aportes al conocimiento de la geología y la estratigrafía de la formación Popayán, Departamento del Cauca.** Novedades Colombianas, Nueva Época 7:4-28.
- TURCHIN, P. 1996. **Fractal analyses of animal movements: a critique.** Ecology 77: 2086 – 2090.
- TURNER, I. M. 1996. **Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence.** Journal of Applied Ecology 33:200 – 209.
- VAN VELZEN, H. P. 1992. **Prioridades para la conservación de la biodiversidad en los Andes colombianos.** Novedades Colombianas, Nueva Época 4:1 – 47.
- VEGA RIVERA, J. H., J. H. RAPPOLE Y W. J. McSHEA, C. A. HAAS. 1998. **Wood thrush postfledging movements and habitat use in Northern Virginia.** The Condor 100: 69 – 78.
- WASER, P. M. 1985. **Does competition drive dispersal?** Ecology 66: 1170 – 1775
- WIENS, J. A. 1994. **Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation.** Ibis 137 (Suppl. 1): 97 – 104.
- WIENS, J. A. 1989. **Spatial scaling in ecology.** Functional Ecology 3: 385 – 397.
- WILLE, M., H. HOOGHMIESTRA, H. BEHLING, K. van der BORG Y A. J. NEGRET. 2001. **Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 Kyr.** Vegetation History and Archaeobotany 10: 61 – 77.
- WITH, K. A. Y T. O. CRIST. 1995. **Critical thresholds in species' responses to landscape structure.** Ecology: 2446 – 2459.
- WITH, K. A., R. H. GARDNER Y M. G. TURNER. 1997. **Landscape connectivity and population distribution in heterogeneous landscapes.** Oikos, Copenhagen 78: 151 – 169.
- WITH, K. A. 2002. **The Landscape ecology of invasive spread.** Conservation Biology 16: 1192 – 1203.

WITH, K. A. 1999. ***Is landscape connectivity necessary and sufficient for wildlife management?*** En: J. A. Rochelle, L. A. Lehmann, J. Wisniewski (Eds). *Forest Fragmentation: wildlife and management implications*. Brill. Leiden, Netherlands. Pp. 97 – 115.

YOCCOZ, N. G., J. D. NICHOLS Y T. BOULINIER. 2001. ***Monitoring of biological diversity in space and time***. Trends in Ecology and Evolution 16: 446 – 453.

ZOLLNER, P. A. Y S. L. LIMA. 1999. ***Search strategies for landscape-level interpatch movements***. Ecology 80: 1019 – 1030.

Anexo 1.

ANEXO 1. Tabla de general de colección de datos

PROYECTO CHLOROSTILBON Tabla General de Datos													
Regl	Nº Anillo	Especie	Hora	Edad	L. Total	L. Ala	L. Tarsio	L. Pico	Enver.	L. Cola	Comis	Masa	Muda
	- Clorite - Camino - 8.J. 2005 - 19.35 KM Ap-05304												
148	ES	<i>L. lili</i>	11:04	Ad	-	45.98	34.32	49.35	-	27.0	19.54	-	-
149	ES	<i>L. lili</i>	11:04	Ad	-	48.66	35.12	51.34	-	27.04	19.65	-	-
150	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	25.59	20.92	14.10	-	6.93	5.98	12-X	-
151	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	24.10	20.30	16.30	-	28.35	3.64	12-X	-
152	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	23.85	23.81	16.80	-	25.86	5.63	21-X	-
153	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	23.83	23.81	14.40	-	28.52	3.25	10-X	-
154	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	23.73	23.55	14.35	-	20.36	6.14	24-X	GH
155	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	22.79	22.40	14.70	-	22.43	5.11	20-X	-
156	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	22.68	22.26	13.82	-	22.43	5.11	20-X	-
157	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	22.36	22.24	13.45	-	22.43	5.62	20-X	-
158	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	22.03	21.80	13.21	-	22.43	7.10	20-X	-
159	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	20.60	21.32	14.80	-	20.34	1.65	9-X	-
160	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	20.31	21.88	13.91	-	20.34	3.11	20-X	-
161	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	19.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
162	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	18.60	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
163	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	18.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
164	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	17.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
165	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	16.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
166	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	16.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
167	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	15.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
168	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	15.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
169	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	14.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
170	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	13.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
171	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	13.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
172	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	12.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
173	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	12.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
174	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	11.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
175	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	10.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
176	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	10.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
177	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	9.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
178	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	9.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
179	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	8.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
180	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	7.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
181	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	7.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
182	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	6.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
183	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	6.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
184	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	5.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
185	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	4.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
186	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	4.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
187	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	3.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
188	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	3.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
189	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	2.45	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
190	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	1.85	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
191	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	1.25	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
192	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	0.65	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
193	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	0.05	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
194	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
195	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
196	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
197	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
198	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
199	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-
200	GH	<i>D. uchiatus</i>	02:04	Ad	-	-	20.96	13.92	-	20.34	5.05	14-X	-

Al inicio de cada jornada se registra fecha, localidad y ubicación.
 Todas las medidas se registran en milímetros (mm) y los cálculos de masa en gramos (g).

Observaciones:

ANEXO 2. Listado de especies de aves de sotobosque registradas con redes de niebla durante el estudio

FAMILIA	Nº	Especie	Localidad			
			Clarete	Río Blanco	Palacé	La Cabuyera
COLUMBIDÆ	1	<i>Leptotila verreauxi</i>				X
	2	<i>Geotrygon montana</i>	X	X		
TROCHILIDÆ	3	<i>Doryfera ludoviciæ</i>	X	X	X	X
	4	<i>Colibri delphinæ</i>		X	X	
	5	<i>Colibri thalassinus</i>		X		
	6	<i>Colibri coruscans</i>		X		
	7	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	X	X	X	X
	8	<i>Hylocharis grayi</i>	X	X	X	X
	9	<i>Saucerottia saucerrottei</i>		X	X	X
	10	<i>Adelomyia melanogenys</i>	X	X	X	
	11	<i>Coeligena Coeligena</i>	X	X	X	X
	12	<i>Haplophædia aureliæ</i>	X	X	X	
	13	<i>Ocreatus underwoodii</i>	X	X	X	X
	14	<i>Agelaiocercus kingi</i>		X	X	
	15	<i>Acestrura mulsant</i>		X		
TROGONIDÆ	16	<i>Trogon collares</i>	X	X		
MOMOTIDÆ	17	<i>Momotus aequatorialis</i>	X	X	X	X
PICIDÆ	18	<i>Dryocopus lineatus</i>				X
	19	<i>Veniliornis fumigatus</i>			X	
DENDROCOLAPTIDÆ	20	<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	X			
	21	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	X	X	X	X
	22	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	X	X	X	
FURNARIDÆ	23	<i>Synallaxis azaræ</i>		X		
	24	<i>Schizoeca fuliginosa</i>		X		
	25	<i>Anabacerthia striaticollis</i>		X		
	26	<i>Xenops rutilans</i>			X	X
THAMNOPHILIDÆ	27	<i>Dysithamnus mentales</i>		X	X	
TYRANNIDÆ	28	<i>Mionectes striaticollis</i>	X	X	X	
	29	<i>Platyrinchus mystaceus</i>		X		X
	30	<i>Octhoeca cinnamomeiventris</i>			X	
	31	<i>Myarchus cephalotes</i>	X			
	32	<i>Myarchus tuberculifer</i>	X	X	X	
CORVIDÆ	33	<i>Cyanocorax yncas</i>	X	X	X	X
TROGLODYTIDÆ	33	<i>Henicorhina leucophrys</i>	X		X	X
TURDIDÆ	34	<i>Myadestes ralloides</i>	X	X	X	X
	35	<i>Platycichla leucops</i>	X	X		
	36	<i>Turdus serranus</i>			X	
PARULIDÆ	37	<i>Myioborus miniatus</i>	X	X	X	X
	38	<i>Basileuterus coronatus</i>	X	X	X	
FRINGILIDÆ	39	<i>Atlapetes gutturalis</i>	X	X	X	X
	40	<i>Buarremon brunneinuchus</i>	X	X	X	X