

**ECOMORFOLOGÍA DE LAS AVES DE PERCHA (AVES: PASSERIFORMES) QUE HABITAN LOS
FRAGMENTOS DE BOSQUE SUBANDINO AL NORTE DE POPAYÁN**

JUAN PABLO LÓPEZ ORDOÑEZ

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

Director:

Luis German Gómez Bernal

M.Sc. Manejo y Conservación de Vida Silvestre

UNIVERSIDAD DEL CAUCA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

POPAYÁN

2005

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCION	11
1. JUSTIFICACION	13
2. OBJETIVOS	15
2.1 OBJETIVO GENERAL _____	15
2.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS _____	15
3. MARCO TEÓRICO	16
3.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS AVES _____	16
3.2 LA CLASE AVES _____	16
3.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ORDEN PASSERIFORMES	17
3.4 MORFOLOGÍA EXTERNA DE UN PASSERIFORME _____	21
3.4.2 <i>Vibrisas</i>	24
3.4.3 <i>Alas</i>	25
3.4.4 <i>Rémiges</i>	26
3.4.5. <i>Rémiges primarias</i>	26
3.4.6 <i>Rémiges secundarias</i>	26
3.4.7 <i>Alula</i>	27
3.4.8 <i>Terciarias</i>	27
3.4.9 <i>Coberteras del ala</i>	27
3.4.10 <i>Plumas escapulares del ala</i>	28
3.4.11 <i>Plumas auxiliares del ala</i>	29
3.4.12 <i>Cola</i>	30
3.4.14 <i>Plumas coberteras de la cola</i>	30
3.4.15 <i>Características de la pata de un Paseriforme</i>	31
3.4.16 <i>Composición del pié</i>	32
3.4.17 <i>Pié anisodáctilo</i>	33
3.5 ECOMORFOLOGÍA _____	34
3.6 GRUPOS ECOLÓGICOS _____	35
4. ANTECEDENTES	37
4.1 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA _____	46
4.2 HIPÓTESIS _____	47
5. ÁREA DE ESTUDIO	48
5.1 LA REGIÓN DE VIDA SUBANDINA EN COLOMBIA _____	48
5.2 LOCALIZACIÓN _____	49
5.3 GEOLOGÍA _____	51

5.4	CONDICIONES CLIMATICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO	51
5.5	COMPOSICIÓN FLORISTICA	52
5.6	FAUNA	53
5.7	LOCALIZACION DE LOS FRAGMENTOS DE BOSQUE	54
6.	METODOLOGÍA	56
6.1	DETERMINACIÓN DE CARACTERES MORFOMÉTRICOS	56
6.2	UBICACIÓN Y ADECUACIÓN DE ESTACIONES DE MUESTREO	57
6.3	CAPTURA DE EJEMPLARES Y REGISTRO DE VARIABLES MORFOMÉTRICAS	58
6.4	DEFINICIÓN DE LOS PATRONES MORFOLÓGICOS	62
6.4.1.	GREMIOS TROFICOS	62
6.4.2.	COMPLEJOS FUNCIONALES	63
6.4.3.	ESTANDARIZACION DE LAS VARIABLES MORFOMETRICAS	64
6.4.4.	PATRONES MORFOLÓGICOS	65
7.	RESULTADOS	68
7.1	CONOCIMIENTO Y EVALUACION DE LOS CARACTERES MORFOMÉTRICOS	71
7.2	ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS VARIABLES MORFOMETRICAS EN LOS SEIS GREMIOS TROFICOS	72
7.2	SIMILARIDAD ENTRE GREMIOS TROFICOS CON BASE EN LAS VARIABLES MORFOMETRICAS	80
7.3	PATRÓN MORFOLÓGICO EN EL GREMIO I: REBUSCADORES DE INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL SUELO Y VEGETACIÓN BAJA	82
7.4	PATRÓN MORFOLÓGICO EN EL GREMIO II: INSECTÍVOROS AÉREOS (VUELAN DESDE LA PERCHA, ATRAPAN EL INSECTO Y REGRESAN DE NUEVO A LA MISMA PERCHA), ATRAPADORES DE FRUTOS AL VUELO (TOMAN LOS FRUTOS EN UNA PERCHA EXPUESTA DURANTE UN VUELO SOSTENIDO, REGRESANDO A LA PERCHA PARA DIGERIR SU ALIMENTO)	85
7.4	PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO III: REBUSCADORES DE FRUTOS E INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL ESTRATO MEDIO Y DOSEL (SE DESPLAZAN POR MEDIO DE VARIOS SALTOS PARA TOMAR EL FRUTO O INSECTO).	88
7.5	PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO IV: REBUSCADORES DE INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL SOTOBOSQUE Y DOSEL.	91
7.6	PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO V: BUSCADORES DE INSECTOS EN CORTEZAS DE LOS ÁRBOLES.	94
7.7	PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO VI: OMNÍVOROS.	97
8.	DISCUSIÓN	100
8.1	CARACTERES MORFOLÓGICOS	101

8.2 ECOMORFOLOGÍA DE LAS AVES DE PERCHA	102
8.2.1 GREMIO I Rebuscadores de insectos en el follaje del suelo y vegetación baja.....	102
8.2.2 GREMIO II: Insectívoros aéreos, atrapadores de frutos al vuelo.....	103
8.2.3 GREMIO III: Rebuscadores de frutas e insectos en el follaje del estrato medio y dosel.....	104
8.2.4 GREMIO IV: Rebuscadores de insectos en el follaje del sotobosque y dosel.....	105
8.2.5 GREMIO V: Buscadores de insectos en cortezas de los árboles.....	106
8.2.6 Gremio VI: Omnívoros	107
9. CONCLUSIONES	108
10. RECOMENDACIONES.....	112
BIBLIOGRAFÍA	113
ANEXOS.....	125

LISTA DE TABLAS

	PÁG.
TABLA 1 DISTRIBUCIÓN GENERAL DE LAS FAMILIAS, GÉNEROS Y ESPECIES DEL ORDEN PASSERIFORMES. _____	19
TABLA 2. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LOS FRAGMENTOS DE BOSQUE SECUNDARIO LOCALIZADOS AL NORTE DE POPAYÁN. _____	54
TABLA 3. FECHAS DE MUESTREO POR FRAGMENTO DE BOSQUE Y ESTACIÓN, MOSTRANDO EL NÚMERO DE REDES UTILIZADAS Y EL ESFUERZO DE MUESTREO (H/RED). _____	57
TABLA 4. VARIABLES MORFOMÉTRICAS EVALUADAS EN CAMPO. _____	59
TABLA 5. GREMIOS TRÓFICOS ESTABLECIDOS PARA LAS PASERIFORMES EN LOS FRAGMENTOS DE BOSQUE SUBANDINO . _____	63
TABLA 6 COMPLEJOS FUNCIONALES Y VARIABLES MORFOMÉTRICAS QUE HACEN PARTE DE CADA COMPLEJO. _____	63
TABLA 7. ESPECIES DE PASERIFORMES (EN ORDEN ALFABÉTICO POR FAMILIAS) CAPTURADAS EN EL ÁREA DE ESTUDIO Y GREMIOS TRÓFICOS (Gr) EN LOS CUALES FUERON UBICADAS. _____	69
TABLA 8. ESTADÍSTICOS DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS ESTANDARIZADAS PARA CADA GREMIO TRÓFICO. EN LA ULTIMA COLUMNA, A REPRESENTA LA MAGNITUD MÁS BAJA. _____	73
TABLA 9. MATRIZ DE SIMILARIDAD ENTRE GREMIOS TRÓFICOS _____	80
TABLA 10. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO I. _____	82
TABLA 11. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO II. _____	85
TABLA 12. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO III. _____	88
TABLA 13. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO IV. _____	91
TABLA 14. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO V. _____	94
TABLA 15. NÚMERO DE COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ANÁLISIS EN EL GREMIO VI _____	97

LISTA DE FIGURAS

	PÁG.
FIGURA 1. CARACTERÍSTICAS EXTERNAS GENERALES DE UN AVE DE PERCHA (GILL, 1995). _____	21
FIGURA 2. RASGOS EXTERNOS DE LA CABEZA Y PICO DE UN SEMILLERO (FRINGILLIDAE) (GILL, 1995). _____	23
FIGURA 3. GRUPO DE VIBRISAS DEL RICTUS DE UN ATRAPAMOSCAS (<i>EMPIDONAX TRAILLII</i>), (LEDERER, 1972). _____	25
FIGURA 4. CARACTERÍSTICAS EXTERNAS E INTERNAS DEL ALA DE UN AVE PASERIFORME (GILL, 1995). _____	29
FIGURA 5. DISTINTOS TIPOS DE COLAS DE AVES Y ALGUNOS TIPOS DE MODIFICACIONES (GILL, 1995). _____	31
FIGURA 6. DIFERENTES TIPOS DE PATAS Y DEDOS DE AVES (GILL, 1995). _____	32
FIGURA 7. COMPOSICIÓN DEL PIÉ EN ALGUNOS GRUPOS DE AVES (GILL, 1995). _____	33
FIGURA 8 IMAGEN SATELITAL EN DONDE SE MUESTRAN LOS CUATRO BOSQUES OBJETO DE ESTUDIO, CON SU MATRIZ CIRCUNDANTE. _____	50
FIGURA 9. MEDIDAS MORFOLÓGICAS TOMADAS EN EL PICO DE LAS AVES: _____	61
FIGURA 10. MEDIDAS MORFOLÓGICAS TOMADAS EN LAS ALAS DE LAS AVES CAPTURADAS: _____	61
FIGURA 11. MEDIDAS MORFOLÓGICAS TOMADAS EN LAS PATAS DE LAS AVES CAPTURADAS: . _____	62
FIGURA 12. DIAGRAMA DE SIMILARIDAD ENTRE GREMIOS TRÓFICOS. _____	80
FIGURA 13. DIAGRAMA DE SIMILARIDAD ENTRE GREMIOS TRÓFICOS PARA EL COMPLEJO FUNCIONAL DE LAS PATAS. _____	82
FIGURA 14. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO I. _____	84
FIGURA 15. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO II. _____	87
FIGURA 16. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO III. _____	90
FIGURA 17. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO IV. _____	93
FIGURA 18. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO V. _____	96
FIGURA 19. UBICACIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS EN LOS COMPONENTES PRINCIPALES APORTADOS POR EL ACP PARA EL GREMIO VI. _____	98

ANEXOS

	PÁG
ANEXO A. CARACTERES MORFOLÓGICOS UTILIZADOS CON MAYOR FRECUENCIA EN INVESTIGACIONES EN ECOMORFOLOGÍA.	125
ANEXO B. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO I.	126
ANEXO C. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO I EN (%) DE VARIANZA.	128
ANEXO D. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO II.	129
ANEXO E. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO II EN (%) DE VARIANZA.	131
ANEXO F. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO III	132
ANEXO G. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO III EN (%) DE VARIANZA.	134
ANEXO H. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO IV.	135
ANEXO I. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO IV EN (%) DE VARIANZA	137
ANEXO J. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO V	138
ANEXO K. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO V EN (%) DE VARIANZA.	140
ANEXO L. MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL GREMIO VI.	141
ANEXO M. APORTE DE LAS VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LAS AVES DEL GREMIO VI EN (%) DE VARIANZA.	143

INTRODUCCION

La adaptación de las especies de animales a los diferentes hábitats solo fue posible a través de la selección de los caracteres morfológicos adecuados y a la evolución de comportamientos ecológicos acordes con las oportunidades ofrecidas por el ambiente. Las aves de los bosques neotropicales, por ejemplo, debieron haber experimentado cambios en su morfología externa (pico, alas, cola, patas, dedos, garras, entre otros), para poder usar de manera adecuada los recursos que hoy utilizan.

¿Qué le ocurriría a las aves de bosque si de repente y en un corto periodo de tiempo las características del bosque cambiaran?

La pregunta no tiene una respuesta inmediata, porque se sabe cuales son las características que les permiten a las aves sobrevivir de manera exitosa en esos ambientes.

La ecomorfología procura explicar la relación entre el comportamiento y la morfología de los animales en relación con su ecología (Winkler y Leisler, 1985) y podría ayudar a entender y a predecir los efectos que la pérdida en complejidad de los sistemas naturales causaría sobre los organismos, como por ejemplo las aves.

En este trabajo se pretende dar un primer paso estableciendo los caracteres y tipos morfológicos de aves que habitan los fragmentos de bosque ubicados al norte de la ciudad de Popayán.

1. JUSTIFICACION

Los fragmentos de bosque que prevalecen en toda la meseta de Popayán, constituyen la base para el mantenimiento, entre otros aspectos, de la cobertura edáfica de la meseta y de la red hídrica que abastece la ciudad de Popayán, su área rural y algunos municipios aledaños. De igual manera, esos fragmentos de bosque son el refugio de un importante grupo de aves propias de la fauna andina.

Las aves, a su vez, son vitales para la permanencia del bosque, pues sin ellas la polinización, dispersión de semillas y el control de las plagas que las aquejan, se verían suspendidos y el bosque resultaría muy perjudicado.

Pero los bosques proveen más que alimento para las aves, ofrecen también sitios para el descanso, refugio, apareamiento, anidamiento y es medio para el movimiento y la dispersión.

La vida de las aves en los bosques depende de su grado de adaptación a esos ambientes, pero también del mantenimiento de las estructuras del bosque a las cuales las aves están adaptadas. Pero ¿cuales son las estructuras de las aves que les han permitido sobrevivir allí exitosamente?

Una de las razones fundamentales que justifican abordar el enfoque ecomorfológico es que éste permite entender con mayor plenitud el rol de un

organismo dentro de un hábitat determinado. Una segunda razón, es recordar que un gran porcentaje de los estudios ecomorfológicos han sido adelantados en laboratorio, requiriéndose con urgencia la realización de investigaciones en campo que validen los hallazgos allí establecidos (Bock, 1977 en Winkler y Leisler, 1985).

Muchos relictos de bosques neotropicales deberán ser incluidos, en el corto plazo, en programas de protección, recuperación o restauración y estas iniciativas no podrán tener éxito si no involucran los diferentes grupos de fauna que allí habitan, si no se conocen las relaciones de interdependencia entre vegetación y fauna, no se puede predecir cómo la pérdida de elementos del bosque podría afectar a los animales que allí viven.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar los caracteres morfológicos y definir los principales patrones morfológicos que presenta cada gremio trófico de aves de percha (Aves: Passeriformes) encontrados en cuatro fragmentos de bosque subandino localizados en el municipio de Popayán (Cauca-Colombia).

2.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

Conocer y evaluar los caracteres morfológicos que presentan las especies de aves de percha por gremio trófico, en cuatro fragmentos de bosque subandino localizados en el municipio de Popayán (Cauca-Colombia).

Definir en cada gremio trófico de las aves canoras, los principales patrones morfológicos en los relictos de bosque estudiados.

3. MARCO TEÓRICO

3.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS AVES

A pesar de su diversidad de formas, las aves son un grupo bien definido de vertebrados bípedos. Ellas se distinguen de otros vertebrados por las plumas. No hay estructuras comparables existentes en otros vertebrados, las plumas tienen la función de aislar y mantener una alta temperatura corporal, siendo las primeras relacionadas con la generación del empuje hacia arriba para poder volar (Gill, 1995).

Todas las aves tienen pico, atributo distintivo que facilita al instante su reconocimiento. El pico de cada ave varía considerablemente en forma y función y no tiene un paralelo exacto entre otros vertebrados existentes, con excepción del hocico del ornitorrinco (Gill, 1995).

3.2 LA CLASE AVES

La actual clasificación de las aves existentes es un arreglo jerárquico de aproximadamente 29 órdenes, 187 familias, más de 2000 géneros y más de 9600 especies. La organización de especies no es fija, debido a que una clasificación es más que una base autoritaria que forman un conjunto de hipótesis trabajadas

acerca de las relaciones, similitudes y diferencias entre las aves. Diferentes conceptos taxonómicos y nueva información sugiere cambios regulares en la clasificación oficial de las aves (Gill, 1995).

La clase Aves comprende dos superórdenes (1) superorden Palaeognathae que incluye ratites y tinamúes y (2) superorden Neognathae, el cual incluye todas las aves modernas. Dentro de este superorden se encuentra el Orden Passeriformes, también llamadas passerinas, aves canoras o aves de percha, a causa de su melodioso canto y la habilidad para percharse en la rama de un árbol. El orden Passeriformes posee 83 familias, 1161 géneros y 5712 especies (Gill, 1995).

3.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ORDEN PASSERIFORMES

El orden Passeriformes es el clado más grande y diverso de aves que existe en la actualidad, el cual contiene la mayor radiación conocida como aves canoras (oscine passerines o passeri). De 10,000 o más especies existentes de aves, más de la mitad son aves de percha. Las aves de percha tienen una distribución mundial, con representantes en todos los continentes excepto en la Antártica, el tamaño del cuerpo de los passerinos varía desde 1,4 Kg. hasta unos 8 gr. (Gill, 1995).

Las aves de percha incluyen aves coloridas y misteriosas, como el Ave del Paraíso de Nueva Guinea y el Gallito de Roca en Sur América tropical. Debido a su alta diversidad, generalmente un tamaño de cuerpo pequeño y relativa facilidad

de observación, colección y estudios de campo, las aves de percha históricamente han atraído la atención de un amplio rango de biólogos experimentales y descriptivos, incluyendo sistemáticos, etólogos y expertos en teorías relacionadas con la evolución de las aves (filogenia, sistemática y biogeografía) (Gill, 1995).

Las aves de percha constituyen más de la mitad de las especies de aves del mundo, tienen caracteres definidos que incluyen una estructura paladar ósea diferente a otros órdenes, glándula uropigial que produce secreciones como ceras, ácidos grasos, grasas y agua con la función de cuidar las plumas, glándula productora de espermatozoides, músculos en los miembros anteriores y posteriores. Las aves de percha tienen tres (3) dedos del pié que apuntan hacia delante y uno (1) hacia atrás, el hallux, llamado también pié anisodáctilo (Gill, 1995).

Es un orden monofilético el que comprende la mayoría de pequeñas aves de tierra firme. El metabolismo de aves de percha tiende a ser más alto que las otras aves de tamaño comparable. También tienen cerebros relativamente más grandes y habilidades de aprendizaje superior, particularmente con respecto a vocalizaciones (Gill, 1995).

3.3.1 Origen y biogeografía de Passeriformes

El origen temporal y geográfico de las aves paseriformes permanece oculto. Tradicionalmente se pensó que el grupo se originó en el terciario, al mismo tiempo que los órdenes existentes de mamíferos, algunos trabajos están a favor de un

origen más reciente (Feduccia, 1995; Wilson, 1989), junto con los datos de hibridización de ADN-ADN realizados por Sibley y Ahlquist (1990) sugieren que los Passeriformes tuvieron su origen en épocas superiores al terciario. En la actualidad algunos de los fósiles de Oscines más antiguos han sido descubiertos en Queensland, Australia (Boles, 1995), éste y otros datos paleobiogeográficos sugieren que los passerinos pueden, de hecho, haberse originado en el hemisferio sur (Olson, 1989).

Tabla 1 Distribución general de las familias, géneros y especies del orden Passeriformes.

Localidad	Familias	Géneros	Especies
Tierra	83	1161	5712
Colombia	29	363	1030
Popayán	18	94	134

3.3.2 Diversidad de comportamientos

Es difícil generalizar acerca de los comportamientos y hábitos de reproducción en passerinos, debido a su gran diversidad de formas y especies. Las aves de percha exhiben una serie desconcertante de plumajes y colores generados a partir estructuras de queratina que pueden ser pigmentos ingeridos en su dieta, como carotenoides (Gray, 1996). Algunos atrapamoscas del viejo mundo (Muscicapidae) y las Aves Viudas de África (Viduinæ) poseen largas plumas en la cola modificadas, siendo usadas en los despliegues de cortejos nupciales (Gill, 1995).

Varios grupos como las Aves Tejedoras de Nueva Zelanda (Callaeidae) y Mieleros (Meliphagidae) tienen carnosidades de color azul brillante, rojo o amarillo sobre la cara y el cuello. Las aves de percha generalmente construyen sus propios nidos con ramas o pastos sobre la tierra, en árboles y en el caso de los mirlos acuáticos (Cinclidae) en los bancos de corrientes sobre los ríos. Muchos passerinos migran de sus tierras de reproducción en el Neártico y Paleártico a regiones más ecuatoriales, o desde regiones templadas del sur a los trópicos (Gill, 1995).

El cuidado parental por ambos sexos es común en los passerinos, aunque en algunos se presenta dimorfismo ya sea por plumaje o tamaño. También ciertas familias presentan grupos de leks, como los Saltarines (Pipridae), Gallito de roca (Rupicolidae) (Prum, 1994) y Aves de Paraíso (Paradisaeidae) (Diamond, 1986), las hembras exclusivamente construyen el nido y crían a los recién nacidos. Las cooperativas de crianza, en las cuales las aves jóvenes se retrazan en la crianza o asisten a otros individuos (frecuentemente parientes) en la crianza de los jóvenes y defendiendo el territorio, es común en varios grupos de passerinos, como los cucaracheros australianos (Maluridae) y cuervos (Corvidae) (Brown, 1987; Edwards y Naeem, 1993). Algunas de las especies de aves passerinas son venenosas y son evitadas como presa por algunos grupos indígenas (Dumbacher *et. al.*, 1992).

3.4 Morfología externa de un Passeriforme

A continuación se presenta una revisión detallada de las características fenotípicas externas de un ave, presentando los principales rasgos como: el pico, la cola, las patas y las alas (Figura 1).

Figura 1. Características externas generales de un ave de percha (Gill, 1995).



Original art by John P. O'Neil

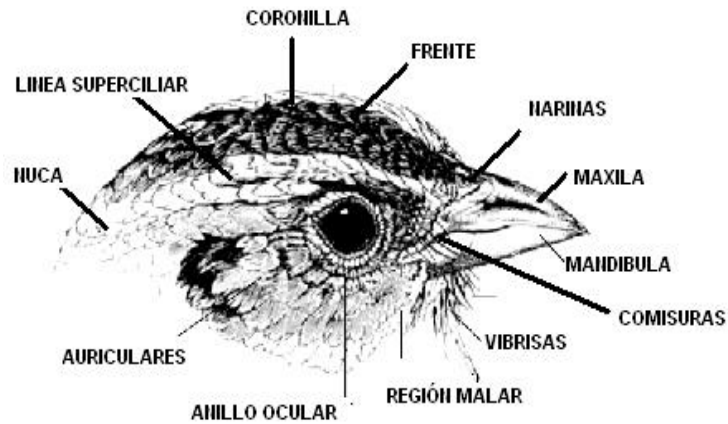
3.4.1 Morfología del pico

Debido a que las aves gastan energía a una tasa extremadamente alta, deben alimentarse frecuentemente para recuperar la energía gastada. Las aves se posan, caminan, saltan, vuelan y se zambullen en busca de alimento. Las adaptaciones en la alimentación es una de las características propias en la evolución de las aves. Estas adaptaciones no solo incluyen los modos de locomoción de las aves que usan mientras se alimentan si no también especializaciones anatómicas del pico y la lengua, patas, pies, buche, estómago e intestino (Gill, 1995).

El pico de un ave es la adaptación clave para alimentarse. El tamaño, la forma y fuerza del pico prescribe la dieta potencial. Los carnívoros terrestres como las águilas, halcones y búhos tienen un pico fuerte y curvado con el cual rasgan la carne y los nervios, mientras que otros tipos de pico rompen semillas y frutos (Gill, 1995).

Cuatro características mayores hacen la morfología general del pico de las aves, la mandíbula superior-maxilar-sujetada al cráneo por una lámina delgada, flexible, de hueso, llamada la visagra naso-frontal. La mandíbula inferior articula con el cuadrado, un hueso complejo, grande, ubicado en la parte posterior de la mandíbula inferior. Los músculos de la mandíbula están sujetos a la superficie posterior de la mandíbula y son los que contribuyen con el picoteo. Cubriendo ambas mandíbulas se encuentra una envoltura cornea - o ranfoteca- la cual tiene su función en mantener los bordes del pico afilados (Figura. 2) (Gill, 1995).

Figura 2. Rasgos externos de la cabeza y pico de un semillero (Fringillidae) (Gill, 1995).



El pico de las aves no es rígido, las aves pueden flexionarlo o doblar la parte superior del pico, una habilidad llamada quinesis craneal. La maxila de la mayoría de las aves se flexiona únicamente con la visagra naso-frontal. En algunas aves, la cresta dorsal se dobla por si misma hacia la base del pico, cerca de la punta del pico o a ambos lados. Proceso llamado - rincokinesis- (Gill, 1995).

La configuración de los huesos que forman el pico, mandíbulas y región palatal se relacionan directamente con la cantidad de fuerza causada cuando el ave utiliza su pico (Bock, 1966).

3.4.2 Vibrisas

Por mucho tiempo se ha asumido por parte de investigadores que las vibrisas son características de aves insectívoras y son empleadas como estructuras accesorias para capturar su alimento (Welty, 1962; Van Tyne y Berger, 1965). Otros han afirmado que tienen una función táctil (Kuster, 1905; Chandler, 1914; Stresemann, 1934; Wallace, 1955; Pettingill, 1970). Hasta la fecha no se ha expuesto evidencia convincente para demostrar la función actual de las vibrisas. Las vibrisas faciales son plumas modificadas semejantes a un cabello, las cuales se presentan a lo largo de la región del rictus en muchos grupos de aves como los Gavilanes, Aguilillas (Accipitridae), Guardacaminos (Aegothelidae), Dormilones (Caprimulgidae), Kiwis (Apterygidae), Sinsontes (Mimidae), Atrapamoscas (Tyrannidae) y Reinitas (Parulidae) (Lederer, 1972).

Las vibrisas también pueden encerrar los ojos como pestañas y ubicarse sobre la punta del pico como vibrisas locales en numerosas especies. Las vibrisas faciales comúnmente son suaves, cubriendo desde la base hasta la punta de cada vibrisa se presentan muchas barbas sobre el raquis (Figura 3). La distribución, longitud y número de vibrisas varía frecuentemente entre las especies. Una de las funciones propuestas para estas estructuras es la sensorial, análogas a las vibrisas en los mamíferos (Lederer, 1972).

Al parecer la aplicación más obvia de las vibrisas es como una ayuda para alimentarse en el vuelo para facilitar la captura de presas. Teóricamente, un ave, la cual captura insectos al vuelo debería estar beneficiada por estructuras tiesas parecidas a un cabello ubicadas alrededor del pico para formar un embudo y así

darle al ave un efectivo ancho del pico, proveyendo un mecanismo más eficiente de captura de alimento.

Figura 3. Grupo de vibrisas del rictus de un atrapamoscas (*Empidonax traillii*), (Lederer, 1972).



3.4.3 Alas

El ala de un ave consta de un conjunto de plumas de vuelo (las rémiges) que a su vez consta de tres grupos: las primarias, secundarias y terciarias. Otro grupo son las plumas coberteras, como su nombre lo indica cubren las rémiges evitando la salida del aire durante el vuelo. La velocidad del vuelo, el consumo de energía, la agilidad aérea, el levantamiento y la fuerza de arrastre dependen del tamaño y la forma del ala (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.4 Rémiges

Colectivamente llamadas rémiges o plumas de vuelo están sujetas a los huesos del ala (*Radio* y *Ulna*). Estas tiesas y largas plumas se concentran en dos grandes grupos, las primarias y las secundarias, determinadas según en su punto de sujeción (Figura 4).

3.4.5. Rémiges primarias

Las primarias están sujetas a los huesos de la mano y son numeradas desde la más interna a la más externa. Estas proveen la principal fuerza de propulsión del ala extendida durante el vuelo y son asimétricas (comparadas con las secundarias), cada una actúa como una lámina de aire individual. La mayoría de las aves presentan once primarias (la undécima, la rémige frecuentemente es rudimentaria o ausente), generalmente la mayoría de Passeriformes tienen nueve primarias (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.6 Rémiges secundarias

Las secundarias están sujetas al borde de la *ulna* y son numeradas desde la más externa a la más interna, formando el borde de arrastre de las láminas de vuelo de las alas. El área superficial de las alas, de grandes aves voladoras consta principalmente de rémiges secundarias. El número de rémiges secundarias varía

en longitud y número, desde nueve en la mayoría de Passeriformes a veinticinco en los grandes cóndores y buitres (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.7 Alula

Es un grupo de tres pequeñas plumas tiesas (la pluma alular), surgen desde el primer dígito de la mano (*pollex*). El Alula actúa como una hendidura aerodinámica, controlando el flujo de aire sobre el ala durante el vuelo (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.8 Terciarias

Las terciarias son un grupo de tres o cuatro plumas próximas a las secundarias más internas. Estas plumas son las que complementan el sistema de rémiges, generalmente son plumas pequeñas que en ocasiones se confunden con las plumas coberteras en la parte superior del ala (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.9 Coberteras del ala

Ubicadas sobre el alula y las rémiges de la superficie ventral y dorsal del ala se encuentran filas pequeñas de plumas sobrepuestas llamadas coberteras. Se nombran dependiendo de su localización, tamaño y rémiges que cubren. Las coberteras marginales son pequeñas plumas en dos o más filas que cubre una

porción de la superficie dorsal del ala. Las grandes coberteras están formando una fila sencilla adyacente, cubriendo la base de las rémiges primarias y secundarias. Las coberteras del medio son una fila sencilla de plumas próximas a las coberteras grandes. En aves grandes las últimas filas están entre las coberteras marginales y grandes (grandes y medianas) y son llamadas las coberteras menores (Figura 4) (Gill, 1995).

Las coberteras pueden ser definidas como dorsales o ventrales y coberteras secundarias (cuando ellas cubren las secundarias) o coberteras primarias (cuando ellas cubren las primarias): Las coberteras marginales debajo del ala algunas veces son colectivamente llamadas la cubierta del ala y a su vez estas plumas forman filas individuales que son difíciles de distinguir (Figura 4) (Gill, 1995).

En algunos grupos de aves como en la familia Tyrannidae, las coberteras presentan unas coloraciones que en conjunto forman barras alares las cuales se notan cuando el ala está plegada o en vuelo. Estas barras frecuentemente son útiles para propósitos de identificación (Gill, 1995).

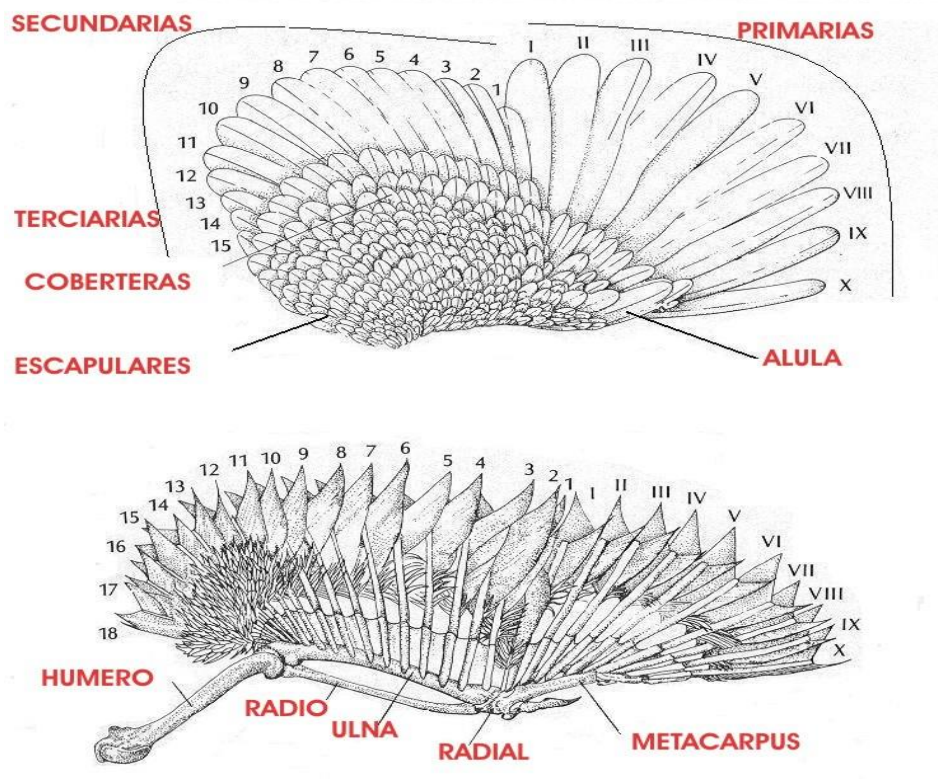
3.4.10 Plumas escapulares del ala

Las escapulares inician en el hombro del ave y la escápula en la base de la parte dorsal del ala. Estas plumas frecuentemente cubren bastante al ala plegada de un ave de percha sirviendo de protección contra condiciones adversas como exceso de sol o de lluvia (Figura 4) (Gill, 1995).

3.4.11 Plumas auxiliares del ala

Las auxiliares son la contraparte ventral de las escapulares y se encuentran en la base ventral del ala. En muchas especies estas plumas son descoloridas, pero en unas pocas, por ejemplo el chorlito pico negro (Charadriidae) son oscuras y sirven como una buena marca de campo para la identificación en vuelo (Figura 4) (Gill, 1995).

Figura 4. Características externas e internas del ala de un ave Paseriforme (Gill, 1995).



3.4.12 Cola

Las plumas de vuelo de la cola (rectrices) ayudan al ave a timonear durante el vuelo y proveen cierta cantidad de elevación, además en algunas especies les sirven de soporte sobre la corteza de los árboles presentando extensiones al final del raquis (Figura 5).

3.4.13 Rectrices

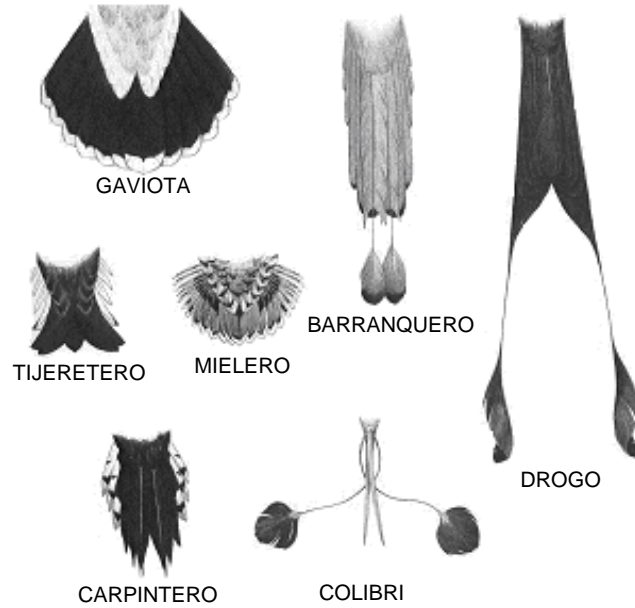
Las plumas de la cola o rectrices (singular, rectrix) son las plumas de vuelo de la cola, usualmente son doce. Mientras que las rectrices son largas y duras, frecuentemente son más simétricas que las rémiges, por esto son fáciles de identificar a simple vista. Las rectrices proveen el levante y actúan como un “timón” para conducir al ave mientras vuela. Algunas aves, notablemente los Carpinteros (Picidae), Vencejos (Apodidae), Trepatroncos (Dendrocolaptidae) Horneros (Furnaridae) han modificado notablemente las rectrices que funcionan como apoyo cuando el ave trepa sobre una superficie vertical (Figura 5).

3.4.14 Plumas coberteras de la cola

La base de las rectrices está cubierta por las plumas coberteras. Las que están ubicadas en la parte superior de la cola son generalmente indistinguibles que las encontradas en la parte inferior. Las coberteras de la parte de debajo de la cola

terminan colectivamente y están marcadas distintivamente en algunas especies, por ejemplo en el Pájaro gato *Mimus gilvus* (Mimidae) (Figura 5).

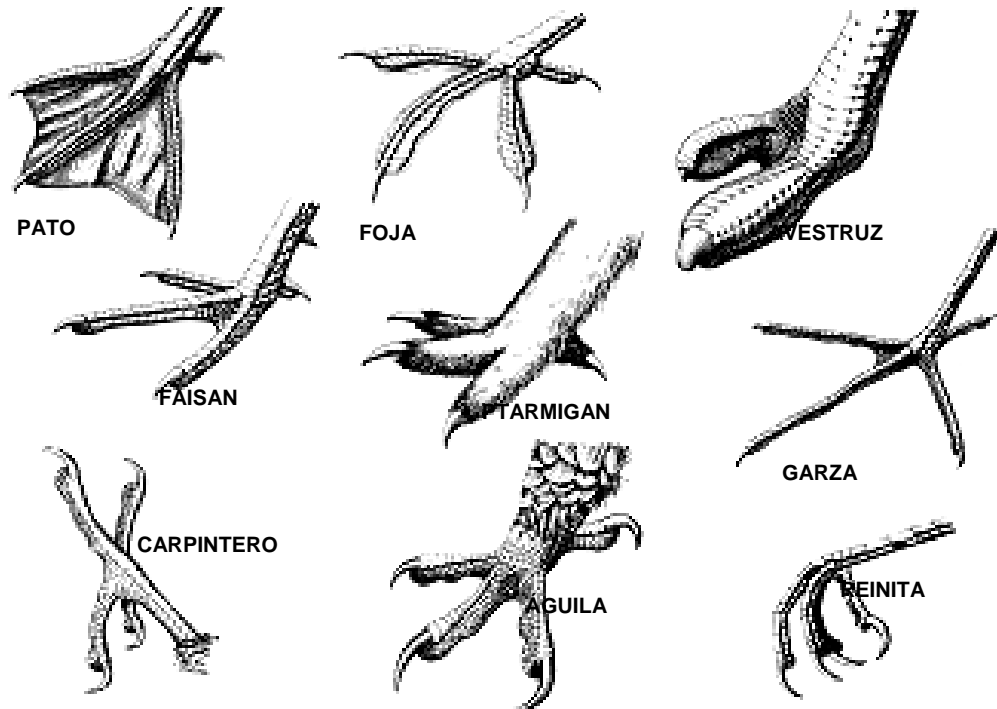
Figura 5. Distintos tipos de colas de aves y algunos tipos de modificaciones (Gill, 1995).



3.4.15 Características de la pata de un Paseriforme

Las patas de los pájaros están conformadas por el fémur, el tibiotarso, el tarsometatarsus o tarso y cuatro dígitos (Figura 6). Las diferencias en tamaño, forma y composición del pie depende en gran parte de los hábitos (alimenticios, forrajeo, cortejo, entre otros) en que desarrollen sus actividades para satisfacer sus necesidades de sobrevivencia.

Figura 6. Diferentes tipos de patas y dedos de aves (Gill, 1995).



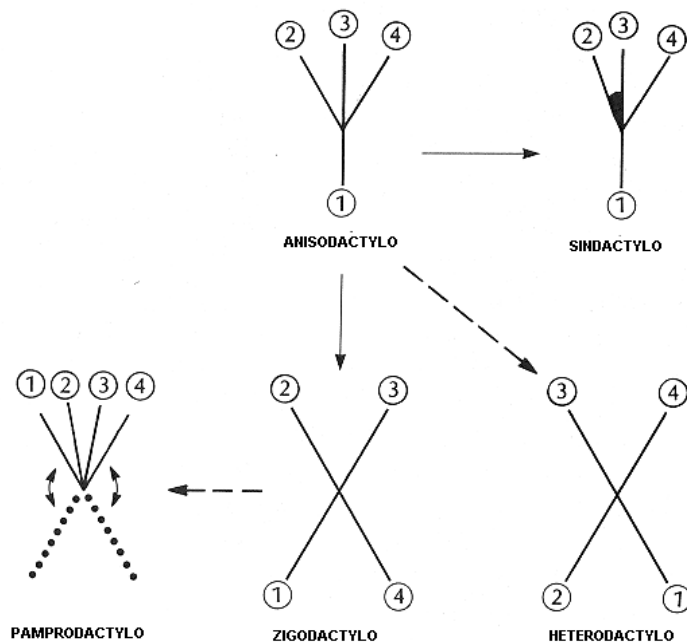
3.4.16 Composición del pié

El pié de las aves se ha caracterizado en varias formas: pié anisodáctilo, zigodáctilo, heterodáctilo, pamprodáctilo y sindáctilo. Estos términos aplican para la posición de los dedos (usualmente cuatro, pero pueden ser menos en algunos casos excepcionales), los dedos son numerados iniciando desde el Hallux (digito uno, o dedo pulgar), luego el dedo interno (digito dos), el dedo del medio (digito tres) y el dedo exterior (digito cuatro) (Figura 7).

3.4.17 Pié anisodáctilo

El pié anisodáctilo está caracterizado por tres dedos que dirigidos hacia adelante (dígitos 2, 3 y 4) y un dedo hacia atrás (digito1 o *hallux*) dirigido hacia atrás. Este pié es el arreglo más común de las aves canoras (Orden: Passeriformes) y la mayoría de las aves que regularmente se perchan presentan el pié anisodáctilo (Figura 7) (Gill, 1995).

Figura 7. Composición del pié en algunos grupos de aves (Gill, 1995).



3.5 ECOMORFOLOGÍA

La ecomorfología propone una explicación para referirse a las complejas relaciones entre el comportamiento y la morfología de los organismos y cómo estos caracteres se relacionan con la ecología. Ecológicamente los cambios morfológicos relevantes en los rasgos externos pueden ser sutiles y diversos, además sólo pueden revelarse las relaciones del comportamiento y ecología cuando se consideran grupos filogenéticamente cercanos de especies que han sido bien estudiadas en campo (Winkler y Preleuthner, 1999).

Para definir un conjunto de organismos en un estudio ecomorfológico en principio puede ser definido por el investigador con respecto a la importancia que el grupo tenga dentro de un hábitat determinado (Leisler *et. al.*, 1989). El peligro de estudiar grupos filogenéticamente de origen muy diferente, consiste en que al realizar una comparación sencilla entre los grupos de origen distinto, la respuesta puede estar enfocada a diferentes problemas ecológicos, es por esto que la morfología provee información para solucionar determinado problema involucrando caracteres morfométricos e información sobre su ecología (Leisler *et. al.*, 1989).

Los estudios morfológicos normalmente proporcionan importantes perspectivas de la relación entre los organismos y su ecología, porque las estructuras morfológicas están íntimamente entrelazadas con su funcionamiento y el funcionamiento determina una serie de estrategias ecológicas disponibles para cada especie. Las variaciones interespecíficas en la morfología indican las diferentes funciones que

cumple cada especie dentro de una comunidad, sin embargo el éxito de la caracterización de esas funciones depende: en la selección de los rasgos morfológicos apropiados que estén relacionados con el o los caracteres de funcionamiento en interés (Hertel y Ballance, 1999).

La morfología es determinante en las diversas técnicas para capturar el alimento en determinada especie de ave, su costo relativo y la eficiencia con las cuales esas técnicas de forrajeo y alimentación son usadas (Moermond y Denslow, 1985).

3.6 GRUPOS ECOLÓGICOS

El concepto más popular concerniente a grupos ecológicos, a partir de su reavivamiento por Root (1967), es el de gremio trófico, este es definido como un grupo de especies que utilizan la misma clase de recursos en una manera similar. Las relaciones taxonómicas entre los miembros de un gremio no son concernientes en la definición de este, por esto, su determinación es algo arbitraria y produce algunas analogías con el género en taxonomía. Las comparaciones entre gremios son de importancia puesto que revelan reglas generales para solucionar determinados problemas ecológicos (Winkler, 1971). Si la diversidad taxonómica no es demasiado grande, es probable que una demanda ecológica en particular se agrupe con una misma tendencia morfológica, en lugar de ser completamente diferente. Es verdad, especialmente para una aproximación

morfológica en la cual las medidas se refieren a estructuras homólogas (Leisler y Winkler, 1985).

4. ANTECEDENTES

Darwin (1859) describió a los Pinzones de las Islas Galápagos y discutió casos de evolución convergente: animales o plantas con una ecología muy similar desarrollaron una morfología muy similar a pesar de diferentes filogenias.

Thompson (1917), pionera en el análisis gráfico de adaptaciones morfológicas alométricas en relación a la función y evolución de determinado conjunto de caracteres morfológicos. Bock (1966) y Frazzetta (1962,1970) enfatizaron en la importancia de la precisión adaptativa en las características morfológicas de los organismos.

Muchos biólogos notan que dentro de algunas familias hay relaciones predecibles entre morfología y ecología. Lack (1947) mostró que la estructura del pico varía entre algunas especies de pinzones, los insectívoros presentan un pico más largo y delgado mientras que algunos semilleros poseen un pico corto y fuerte. De hecho Lack demostró que la presencia o ausencia de especies relacionadas en islas específicas afecta la dimensión del pico y el alimento de ciertos pinzones en las Islas Galápagos (Karr y James 1975).

Otra forma de mirar la evolución convergente es considerar especies ecológicamente equivalentes que habiten en ambientes similares en continentes diferentes. Por ejemplo, en algunos pares de mamíferos se tienen en cuenta, como los antílopes de África y el Agutí de los bosques de Suramérica, el

Falangero volador y Ardillas voladoras, Pangolines y Armadillos, la Musaraña elefante y musaraña de árbol, distinguiendo ejemplos de aves son los Tucanes y los Picocornudos, o los colibríes, aves del sol y Melifagidos (Karr y James, 1975).

Claramente las complejas interacciones forman el patrón morfológico observado dentro y entre especies (Karr y James, 1975). Los estudios ecomorfológicos inician usualmente con una descripción de las correlaciones entre rasgos ecológicos y morfológicos (Leisler *et. al.*, 1989).

El próximo paso es formular una hipótesis que explique estas correlaciones (Leisler *et. al.*, 1989) debido a la naturaleza de las relaciones ecomorfológicas, tal hipótesis tiene que incluir afirmaciones acerca del comportamiento. La razón para esto es que cada rasgo morfológico tiene una multitud de propiedades físicas y químicas que provienen a partir de su representación fenotípica (Bock y von Wahlert 1965, en Leisler *et. al.*, 1989), de la utilización de estos por medio de su comportamiento, es por esto que la mayoría de los rasgos morfológicos pueden involucrarse en muchos contextos funcionales completamente diferentes (Leisler *et. al.*, 1989).

Una meta importante en el análisis ecomorfológico es predecir diferencias ecológicas entre organismos con base en rasgos morfológicos (Leisler *et. al.*, 1989). Un claro ejemplo se presenta en el diverso conjunto de especies que regularmente toman frutos, puesto que no existe un patrón morfológico común en los frugívoros para tomar los frutos (Karr y James, 1975), como se observa cuando se examinan la diversidad de formas de picos entre las Tangaras (Thraupidae) y Tyrannidos frugívoros (Tyrannidae) (Storer, 1969). Sin embargo, si son

consideradas la variedad y las diferencias en los métodos de tomar y manejar los frutos, pocas características adaptativas generales de la forma del pico pueden hallarse (Moermond y Denslow, 1985).

Las Tangaras y Pinzones, también picotean y trituran la mayoría de los frutos desde la percha. Estas aves tienen un pico corto a relativamente largo y son marcadamente estrechos, profundos y frecuentemente mucho más fuertes que aquellos que se alimentan de frutos al aire. Sus picos han desarrollado crestas laterales sobre el paladar corneo (Beecher, 1951), lo cual facilita la ingestión de la pulpa y el jugo cuando digieren los frutos. Algunas especies, como las Tangaras del género *Ramphocelus*, tiene una ranfoteca expandida, la cual puede prevenir que el jugo de los frutos ensucie las plumas de la cabeza (Storer, 1969; Moermond y Denslow, 1985).

La ventaja de un frugívoro de poseer un pico ancho es clara, comenzando porque el tamaño del ancho del pico limita el tamaño del fruto que puede ser tragado, pero la fuerza y la longitud del pico pueden estar asociadas con otros aspectos para manejar el fruto (Moermond y Denslow, 1985). Por esto, el tipo de fruto manejado y consumido por especies con pico largo y profundo, parece depender de otras características estructurales, ventajosas para buscar frutos desde una percha (Moermond y Denslow, 1985).

Además de las adaptaciones encontradas en el pico, Kuster (1905) reportó hallazgos de corpúsculos lamelares en la base de las vibrisas en algunos búhos. Sugiriendo que las vibrisas pueden reaccionar a ondas de sonido y que son similares a los cabellos táctiles en los mamíferos. Schildmacher (1931) reportó

hallazgos de corpúsculos de presión sensitivos en la base de muchos tipos de plumas. Chandler (1914) propuso que tanto las vibrisas del rictus como otras vibrisas faciales cubren la cara donde las plumas ordinarias deberían estar sujetas a un excesivo desgaste. Un examen superficial de varias familias de aves indica que hay poca o ninguna relación entre la presencia, dimensiones o número de vibrisas y una tendencia hacia la alimentación aérea o en hábitats donde hay presencia de insectívoros con presencia de vibrisas (Lederer, 1972).

También se ha encontrado que entre los atrapamoscas (Tyrannidae), que cazan insectos al aire, utilizan perchas para apoyarse, presentando un tarso corto, mientras aquellos que se alimentan atrapando su alimento desde las perchas tienen un tarso largo (Fitzpatrick, 1978).

Se presume que las patas largas de los recogedores de espigas las utilizan para incrementar el área de visión y para facilitar agarrarse a perchas ladeadas (Fitzpatrick, 1978). Pocos Tyrannidos, sin embargo, buscan niveles bajos desde su percha (Moermond y Denslow, 1985).

Entre los frugívoros, las especies que tienen el tipo de patas adaptado para el “suelo” son capaces de buscar fuera o bajo sus perchas con cierto grado de dificultad. Las especies con patas fuertes del tipo “percha” usualmente son ágiles en perchas de diámetro pequeño y son capaces de buscar bajo sus perchas para arrancar frutos. Muchas de las Tangaras pequeñas y mieleros parecen estar capacitados para buscar alimento bajo su percha, puesto que el poseer un tamaño pequeño facilita tal comportamiento; sin embargo, no todas las aves pequeñas lo hacen igualmente bien (Moermond y Denslow, 1985).

Una investigación filogenética de frugívoros muestra que los miembros de cada familia son similares en cuanto a morfología se refiere y similares en técnicas o estrategias de forrajeo que utilizan para tomar frutos (Moermond y Denslow, 1985).

Cualquier variación importante en la morfología de la locomoción existente en frugívoros, está asociada frecuentemente con diferentes técnicas de capturar frutos. Los valores adaptativos de estos patrones son aparentes si se asume que los frutos presentados en diferentes formas constituyen los recursos actuales. Si ciertas características morfológicas le permiten a un ave tomar algunos de esos frutos de manera más fácil que otros, entonces la selección en cada adaptación morfológica puede estar en aumento sobre otro carácter morfológico dependiendo en la disponibilidad de alimento (Moermond y Denslow, 1985).

Uno de los caracteres importantes en morfología es la longitud del pico, puesto que se relaciona directamente con estudios de dieta. Hay tres principales alternativas de medidas en el pico que han sido propuestas: (1) longitud del pico desde los orificios nasales (2) Culmen total medido desde la punta del pico hasta el cráneo y (3) Culmen expuesto, medido desde la punta del pico hasta las plumas de la frente (usado en este estudio). La primera y segunda medida son las más frecuentemente usadas, curiosamente en América la medida tradicional ha sido la longitud del pico desde los orificios nasales (Baldwin *et. al.*, 1931, Pyle *et. al.*, 1987 en Borrás *et. al.*, 2000).

Además del pico, las características de las patas conforman la otra particularidad morfológica que influyen la manera de capturar y seleccionar los frutos. Las

especies con patas fuertes se agrupan prácticamente en dos grupos funcionales distintos. Aves que se alimentan en el suelo como los tordos (Ej. *Catharus* spp. *Turdus* spp.) y Emberizines (Ej. *Buarremon* spp. *Arremonops* spp.) y aves de percha, como muchas Tangaras y mieleros, que buscan comida desde las perchas o estrechas ramas (Moermond y Denslow, 1985).

Las especializaciones en la morfología del pico, alas y patas que afectan los métodos de extracción de frutos puede ser identificado en varias especies como los tradicionalmente llamados: especialistas y generalistas (Moermond y Denslow, 1985).

Las diferencias en la toma de los frutos por diferentes frugívoros que permanecen en el mismo hábitat puede estar atribuido a diferencias en las habilidades morfológicas y fisiológicas de las aves, requerimientos que se transforman en diferencias de su beneficio: costo del balanceo (movilidad entre ramas) asociado con determinada elección (escogencia de frutos) (Moermond y Denslow, 1985).

La longitud del tarso difiere en los dos grupos de las especies de patas fuertes. Aquellas aves que se perchan frecuentemente o se alimentan en el suelo presentan un tarso largo a diferencia de algunas especies similares que se alimentan principalmente sobre el suelo, este patrón ha sido observado dentro de diversos grupos de aves (Dilger, 1956). El tarso de las aves que se perchan principalmente en las ramas varía en longitud y diámetro dependiendo de su comportamiento de alimentación. Las especies que buscan bajo su percha tienden a tener tarsos cortos y gruesos (Moermond y Denslow 1985).

Se ha observado que la geometría de la cola y de las alas determina el aparato de vuelo de un ave. Tradicionalmente, la morfología del vuelo (entendida únicamente como la morfología externa) ha sido estudiada usando directamente ambas medidas como: la longitud del ala, envergadura y la longitud de la cola) e incluyen la carga y el área alar, relacionando así registros o estimando valores en la capacidad de vuelo. Este tipo de estudios ha revelado la existencia de un patrón ecomorfológico en Passeriformes, concernientes a un comportamiento migratorio (Calmaestra y Moreno, 2001).

Los principios básicos de aerodinámica señalan que el tamaño de un ave, el tamaño y forma de sus alas influencia fuertemente las alternativas y características de su vuelo (Moermond y Denslow, 1985). Pocas predicciones generales se pueden hacer cuando se consideran medidas como: longitud de las alas, carga alar y grado de hendidura de las alas. Para un ave de determinado peso, el poseer alas largas reduce el costo de vuelo (Pennycuick, 1969,1975; Hails, 1979 en Moermond y Denslow, 1985) y se mantienen largo tiempo en vuelo sin batir sus alas (Norberg, 1979). Mientras que alas cortas incrementan la estabilidad y maniobrabilidad (Savile, 1957; Kokshaysky, 1973 en Moermond y Denslow, 1985), aumentando la aceleración, debido, en parte como un resultado de la alta frecuencia del batido de las alas (Kokshaysky, 1973; Norberg, 1979) y reduce las fuerzas de inercia sobre el esqueleto del ala (Norberg, 1979).

Una baja carga alar reduce el costo de vuelo (Pennycuick, 1969, 1975; Greenewalt, 1975) y como consecuencia ayuda al batido y maniobrabilidad de las alas (Norberg, 1979). Una hendidura incrementada de las primarias permite un alto ángulo de ataque del ala la cual puede incrementar el empuje hacia arriba

(Savile, 1957; Kokshaysky, 1973). Todas estas predicciones están restringidas por el peso del cuerpo del ave.

Entre formas de cuerpo similarmente geométricas, una disminución del tamaño está asociada con el incremento en el margen entre el poder requerido y el poder disponible (Pennycuick, 1969, 1975; Greenewalt, 1975) y el mejoramiento en la mayoría de los aspectos de funcionamiento aéreo como tasa de aceleración, rango de velocidad y maniobrabilidad (Norberg, 1979).

Se ha analizado que los patrones ecomorfológicos entre grupos de aves restringidas a un hábitat, comparadas con la selección del hábitat de las especies y el comportamiento de forrajeo con su morfología resultan a partir de la identificación de un conjunto de rasgos apropiados junto con estrategias de forrajeo, técnicas de alimentación, medios de locomoción (técnicas de vuelo) (Karr y James 1975, Norberg, 1979, Leisler, 1980, Schulenberg, 1983, Miles y Ricklefs, 1984, Niemi 1985, Winkler y Leisler, 1985, Bairlein et al., 1986). James (1982) y Leisler y Winkler (1985) mencionan que la teoría ecomorfológica no necesita futuras sofisticaciones en los análisis de los datos, más bien el incremento de los estudios que examinen la validez y universalidad de aquellos patrones previamente encontrados. Cada una de las aproximaciones debería resultar en un profundo entendimiento del concepto auto ecológico de nicho (Carrascal *et. al.*, 1990).

Hay pocos estudios que traten las relaciones entre diferencias morfométricas y segregación ecológica, o entre el nicho ecológico y la especialización morfológica,

puesto que los resultados obtenidos hasta ahora no son claros (Ricklefs y Cox, 1977; Ricklefs y Travis, 1980; Carrascal, 1985).

La mayoría de las especies de aves han sido intensamente estudiadas a partir de puntos de vista competitivos mientras que las relaciones ecomorfológicas han sido usualmente ignoradas (Norberg, 1979; Carrascal *et. al.*, 1990).

Por lo tanto, La tarea de un análisis ecomorfológico detallado es despejar la trayectoria por la cual se producen las correlaciones de las variables morfológicas con las que el estudio empezó (Leisler *et. al.*, 1989).

Tradicionalmente cuando los biólogos notan correlaciones entre características morfológicas particulares y ciertos hábitats o estilos de vida de un organismo, se refieren a tales características como adaptaciones, sin embargo desde que Gould y Lewontin (1979) lograron identificar cuales rasgos son adaptaciones, desde entonces el tópico de adaptación ha sido mantenido. Hoy en día una característica morfológica puede estrictamente ser llamada como una adaptación únicamente si esta promueve el éxito de un organismo y si esta surge en forma de selección natural. A su vez estos requerimientos son difíciles de satisfacer, varias metodologías de investigación para identificar adaptaciones han sido propuestas y muchos de esos esquemas lo señalan así: “morfología-¡funcionamiento-! éxito” (Koehl, 1996).

Arnold (1983) formalizó un ejemplo conceptual para el estudio de características morfológicas avanzadas: la morfología de un organismo puede determinar su

funcionamiento el cual a su vez puede afectar el éxito. Esta aproximación ha sido el paradigma central de la ecomorfología. Huey y Bennett (1986), usaron variaciones naturales en poblaciones para ver correlaciones entre morfología y funcionamiento y entre funcionamiento y éxito (James y McCulloch, 1990; Lauder *et. al.*, 1989; Lauder, 1995). Cuando se sigue este paradigma, la principal meta de estudiar el funcionamiento es identificar cómo las características morfológicas interactúan entre si y cómo el medio ambiente afecta el éxito. La aproximación cuantitativa realizada por Huey y Bennett (1986) es una valiosa herramienta para demostrar la selección natural en campo y para revelar patrones que sugieren cuales caracteres morfológicos pueden ser adaptaciones en cualquier contexto ecológico (Koehl, 1996).

4.1 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los fragmentos de bosque que prevalecen en la meseta de Popayán, son areas estratégicas para llevar a cabo estudios relacionados con la ecología, etología, fisiología, morfología etc. de los organismos presentes en estos parches de bosque, debido a que estas areas constituyen el refugio ideal para sobrevivir. En especial, los gremios troficos de las aves, un grupo muy importante en el equilibrio (polinización, dispersión de semillas y el control de las plagas) de estos bosques.

Una de las características que presentan algunos grupos de aves, es que poseen rasgos propios o adaptaciones morfológicas, las cuales son el conjunto de caracteres vitales en la sobrevivencia dentro de un hábitat. Pero ¿cuáles son las

estructuras morfológicas de las aves passeriformes que les han permitido sobrevivir en los fragmentos de bosque que están localizados al norte de Popayán?

Es fundamental entender todo un conjunto de rasgos morfológicos, puesto que permite entender con mayor plenitud el rol de un organismo dentro de un hábitat determinado. Una segunda razón es, recordar que un gran porcentaje de los estudios ecomorfológicos han sido adelantados en laboratorio. Por esto, los fragmentos de bosque existentes, junto con las aves allí establecidas, son el sitio ideal para entender la dinámica entre la ecología y su morfología.

4.2 HIPÓTESIS

Todo organismo posee rasgos o caracteres morfológicos propios de la especie y particulares a cada individuo que aumentan sus posibilidades de sobrevivencia en un hábitat determinado. De manera adicional, los passeriformes estudiados en los fragmentos de bosque subandino en Popayán se pueden agrupar en gremios tróficos según lo demostrado por Lozano (1993). Si lo anterior es cierto, las aves que pertenecen a un mismo gremio deben poseer caracteres morfológicos propios que deben poderse diferenciar claramente de los exhibidos por individuos de otros gremios y que permitirían definir los principales patrones morfológicos de las aves canoras en los fragmentos estudiados.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1 LA REGIÓN DE VIDA SUBANDINA EN COLOMBIA

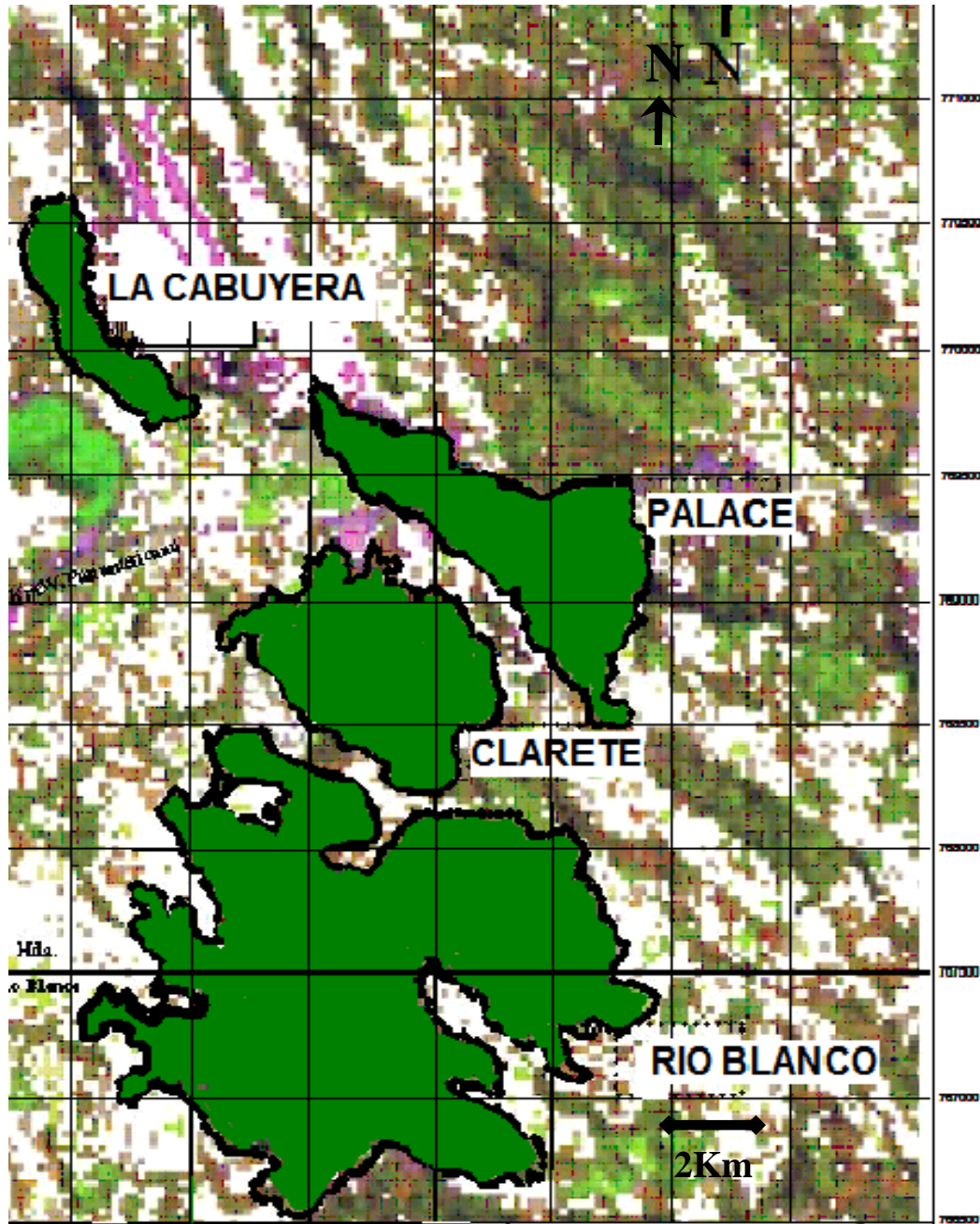
Según la caracterización fitogeográfica de Colombia realizada por Cuatrecasas (1986), la región de vida subandina o selva subandina se extiende desde los 1000 a 2400 metros de altitud por las faldas de las cordilleras, con temperatura media entre 16 y 23 grados centígrados y una precipitación entre 1000 y 4000 mm. En la fisonomía de estos bosques se destacan las lianas, epífitas, especies arbóreas con raíces estribos y poca presencia de palmas (Alcázar, 2003).

En esta unidad ecológica existe una confluencia de la biota de la selva basal de las diferentes regiones incluyendo el pie de monte amazónico y orinocense, con la biota de la selva andina y los bosques altoandinos, presentándose algunas especies y formaciones particulares de esta zona. Desde los 1000 msnm, se suele desarrollar una “selva subandina alta” donde el porte arbóreo se reduce y las formas tabulares en las raíces (típicas de la selva basal) tienden a desaparecer; además, empiezan a surgir varios elementos florísticos típicos de la selva andina, tampoco el límite inferior se puede establecer de manera rígida en los 2000 msnm (Alcázar, 2003).

5.2 LOCALIZACIÓN

El área de estudio está situada al sur de Colombia sobre la planicie de Popayán con coordenadas geográficas: 02° 30' 02" N / 76° 31' 46" W; con una altitud sobre el nivel del mar de 1773 m. la cual forma un paso conectando el valle seco del río Patía (1000-1500 mm de precipitación anual) en el sur y el valle muy húmedo del río Cauca (1000- 2000 mm de precipitación anual) hacia el norte. (Behlilng *et. al.*, 1998). El área de estudio comprende cuatro fragmentos de bosque secundario altoandino localizados al norte de la ciudad de Popayán (Cauca) (Figura 8).

Figura 8 Imagen satelital en donde se muestran los cuatro bosques objeto de estudio, con su matriz circundante. Los tonos verde oscuro, indican cobertura de bosque nativo. Verde claro, bosque plantado. Blanco, pastizales, Café, zonas con poca cobertura. Púrpura y fucsia, zonas intervenidas como caseríos, carreteras, puentes. [Imagen LANDSAT 2003 facilitada por el SIG de la Corporación Regional Autónoma del Cauca (CRC), procesada con ERDAS IMAGINE 8.4 (1999).



5.3 GEOLOGÍA

De acuerdo a Torres *et. al.*, (1992,1997) la estructura geológica subyacente del área de estudio está formada por depósitos volcánicos- sedimentarios los cuales tienen cientos de metros de espesor. También es llamada formación Popayán, la cual forma las ondulaciones de la planicie Popayán, localizada entre los valles interandinos del río Cauca y río Patía en la parte central de la provincia Cauca. La formación Popayán tiene un rango de edad a partir del Plioceno al Holoceno y está encima de las rocas del paleozoico y del terciario (Behliling *et. al.*, 1998).

5.4 CONDICIONES CLIMATICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

La estación metereológica más cercana al área de estudio es el aeropuerto de Popayán -Guillermo León Valencia-, posee registros climáticos desde 1982 hasta 1995; estos muestran lluvias entre 1580 y 3160 mm (promedio anual de 2142 mm). La media anual de temperatura es de 18°C. El promedio anual de mínima temperatura está entre 12,2 y 13,9°C y la máxima temperatura anual está entre 23 y 25,1°C. El promedio anual de humedad relativa varía desde 67,7 a 75,2% (Behliling *et. al.*, 1998).

5.5 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

La composición general de estos remanentes de bosque se caracteriza por una abundancia de roble (*Quercus humboldtii*) en los estratos medio y superior de los cuatro bosques (Idrobo, 2004).

El sotobosque o estrato arbustivo, está representado por la flora típica de la franja de bosque secundario (Gentry, 1982), donde se puede resaltar la presencia de varios integrantes de las familias Rubiaceae (Ej. *Cinchona pubescens*, *Psychotria* sp. *Palicourea thyrsoflora*, *Palicourea heterochroma*), Papaveraceae (*Bunchosia ameniaca*), Melastomataceae (*Miconia coriacea*), Clusiaceae, (*Clusea* spp.), Piperaceae (*Piper hartwegianum*) y Moraceae (*Ficus* spp.), entre otras. 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.) (Alcázar 2003).

La vegetación natural del área de estudio ha sido en su mayoría destruida por actividades, entre las cuales se destacan la agricultura, el pastoreo, cultivo de café y silvicultura comercial, probablemente el bosque secundario permanece a lo largo de los ríos y son indicadores de la composición de la vegetación original con árboles por encima de 25 m (Behliling *et. al.*, 1998).

El dosel o estrato arbóreo se caracteriza, además del roble, por la presencia de especies de Lauráceas con gran tamaño (entre 20 y 25 m de altura) como Laureles o Jiguas (*Nectandra acutifolia*, *Nectandra lineada*, *Nectandra umbrosa*) y Canelos (*Cinnsmomun triplenerve*) el resto de la flora de este estrato, consta de otras especies como Escobos (*Alchornea latifolia*), (*Clethra fagifolia*), Higuerones (*Ficus cuatrecasana*), entre otros (Alcázar, 2003).

Dentro del área de estudio se encuentran varias familias que se han establecido mucho tiempo atrás, por lo tanto para disponer de recursos se ven en la necesidad de talar el bosque para tener pequeñas parcelas para realizar cultivos agrícolas, siembran plátano, yuca, frijol, café, entre otros. Otras de las actividades que realizan es la de ganadería y la quema de Roble para la extracción de carbón de Roble para la venta en las plazas de mercado en Popayán. Gran parte de estas actividades son las que han permitido acrecentar el efecto de la fragmentación de los bosques causando extinciones locales, o que algunas especies pierdan su hábitat natural.

5.6 FAUNA

A pesar de la intervención antrópica y las consecuencias que dejan estas actividades, ciertos grupos de fauna aún permanecen en esta área. A continuación se presenta un listado de diferentes grupos que están registrados para los fragmentos ubicados al norte de Popayán. En el grupo de mamíferos se encuentran: Erizo (*Choendu* sp.), Venado (*Mazama* sp.), Ardilla (*Sciurus granatensis*) y Perro de monte (*Potos flavus*). En cuanto a herpetofauna se

encuentran especies de serpientes como: Talla x (*Bothrops* sp.), Yaruma (*Bothriechis schlegelii*), Cazadora (*Clelia clelia*) y Falsa coral (*Lampropeltis triangulum*).

5.7 LOCALIZACION DE LOS FRAGMENTOS DE BOSQUE

Los cuatro fragmentos de bosque estudiados están localizados en el municipio de Popayán en la vereda Clarete a lo largo del Río Cauca, en áreas muy cercanas a la zona urbana. A 12Km al noreste del casco urbano está localizado el bosque de río blanco (2° 29' N/ 76° 32' W); el cual se extiende sobre una superficie suavemente ondulada en las partes más bajas a una altura de 1800 metros, hasta zonas de pendientes altas y escarpadas a los 2000 metros, que hacen parte de los cañones originados por la disertación de corrientes fluviales como el Río Palacé (limite norte) y el Cauca en el valle interandino (Alcázar, 2003).

Tabla 2. Descripción general de los fragmentos de bosque secundario localizados al norte de Popayán.

Bosque	Coordenadas	Área Ha
Río Blanco	N 2° 29'10'' / W 76° 32' 26'' 1856 msnm	145
Clarete	N 2° 30'22'' / W 76° 32' 01'' 1930 msnm	32.5
Palacé	N 2° 30'39'' / W 76° 31' 36'' 1848 msnm	20
La Cabuyera	N 2° 30'41'' / W 76° 32' 29'' 1851 msnm	17.5

Es de mencionar que de los cuatro fragmentos, el de Río Blanco y el de la Cabuyera son los únicos que se encuentran protegidos, ya que hacen parte de la hacienda Río Blanco y La Cabuyera respectivamente. Los otros dos se encuentran a merced de saqueadores de madera, carbón, casería, pesca, tala, entre otras actividades que afectan el hábitat de todos los organismos establecidos en estos fragmentos.

6. METODOLOGÍA

6.1 DETERMINACIÓN DE CARACTERES MORFOMÉTRICOS

La investigación se inició con la búsqueda exhaustiva de información en revistas de ornitología, publicaciones en Internet y solicitando información a especialistas en ecomorfología de aves con el objetivo de conocer los caracteres morfológicos utilizados y aceptados por la comunidad científica.

De esa búsqueda se estableció que 51 caracteres morfológicos son los más utilizados en la mayoría de estudios ecomorfológicos (Leisler y Winkler, 1985) (Anexo A).

Es de mencionar que no se tomaron todas las medidas anotadas anteriormente debido a que el ejemplar capturado podría morir a causa del estrés o a la manipulación o porque algunas medidas requieren secciones osteológicas del ave. Las variables morfométricas seleccionadas que se tomaron en la fase de campo son las que aparecen en la Tabla 4.

6.2 UBICACIÓN Y ADECUACIÓN DE ESTACIONES DE MUESTREO

Quince días antes de la realización del primer muestreo se construyeron las trochas para la instalación de las redes de captura (aprox. 250 metros de longitud) (Tabla 3), con el fin de evitar perturbación antes del muestreo; en cada muestreo se utilizaron 20 redes de niebla, de las cuales 19 eran del tipo estándar de acuerdo a Ralph *et. al.*, (1996) (Tipo ATX 70/2, 36 mm de diámetro de abertura, 12 metros de largo, 2,5 metros de alto, nylon, 4 bolsas) y una de nueve metros. Cada muestreo se efectuó cada vez en un sitio diferente con la finalidad de abarcar el mayor número de microhábitats. Las redes permanecieron abiertas entre las 5:30 y las 18:00 horas, excepto cuando las condiciones climáticas como la lluvia, vientos fuertes etc. afectaban el muestreo y manipulación de las aves capturadas.

Tabla 3. Fechas de muestreo por Fragmento de Bosque y Estación, mostrando el número de redes utilizadas y el esfuerzo de muestreo (H/red).

Fecha (d/m/a)	Bosque	Estación	Redes	H/red
22/09/02	Río Blanco	<i>Dysithamnus</i>	20	160
29-30/09/02	Clarete	Carboneros	20	500
6-7/10/02	Palacé	<i>Chamaepetes</i>	20	470
29-30/10/02	Río Blanco	Camino	20	500
4-5/12/02	Palacé	Trocha 1	20	500
11-12/12/02	Cabuyera	La Sequía	20	510
15-16/01/03	Río Blanco	Camino	20	490
22-23/01/03	Palacé	Trocha 2	20	480
5-6/02/03	Cabuyera	Estación Vampiro	20	480
4-5-6/06/03	Río Blanco	Camino	20	720

6.3 CAPTURA DE EJEMPLARES Y REGISTRO DE VARIABLES MORFOMÉTRICAS

Cada individuo capturado se identificó a especie con base en la guía de las aves de Colombia (Hilty y Brown, 2001) y el listado actualizado de aves de Colombia (Salaman *et. al.*, 2001). Una vez identificado el individuo se procedió a marcarlo con una banda metálica o un anillo de color, evitando así repetir las mediciones en aves previamente capturadas.

Con base en Leisler y Winkler (1985), se midieron los caracteres morfométricos externos en cada individuo perteneciente al Orden: Passeriformes (Tabla 4). Todas las medidas fueron tomadas con un calibrador digital marca Marathón de 200 mm con 0.01 mm de precisión y el peso fue registrado con pesolas Spring-Scale marca Cole-Palmer de 10, 60, 100 y 500 gr.

Teniendo en cuenta a Norberg (1979) las especies estudiadas aquí se trataron juntas debido a que ellas (1) son simpátricas, (2) están en el mismo hábitat, de este modo ellas están influenciadas entre sí por medio de la competencia interespecífica en una escala de tiempo ecológico corto y por lo tanto, también en una perspectiva evolutiva.

Tabla 4. Variables morfométricas evaluadas en campo. Todas las medidas están expresadas en milímetros, con excepción del área alar (mm²), el número de primarias con hendidura (n) y el peso (g). El registro de las variables se realizó con base en Leisler y Winkler (1985), Hertel y Ballance (1999) y Amadon (1943).

Variables	Definición
1. Longitud del pico	Distancia desde la punta del pico hasta las primeras plumas de la frente en donde el pico de encuentra con el cráneo (mm).
2. Ancho del pico	Distancia que hay entre las comisuras del pico generalmente se le conoce como “gape” (mm).
3. Profundidad del pico	Distancia existente ente la parte superior del pico y la parte inferior del pico (mm).
4. Longitud de las vibrisas	Longitud de la vibrisa facial más larga (mm).
5. Área alar	Área de las alas y la porción del cuerpo que está entre ellas (llamada root box por Pennycuick, 1989 en Hertel y Ballance 1999); para su medición se extendió moderadamente la parte ventral de un ala sobre una base plana y se graficó la silueta, luego con un planímetro digital (Planix Tamaya 7, resolución de 0.1 cm ² ; 0.001 pulgadas ² por dígito, sensibilidad ±0.2%) se obtuvo el valor del área en mm ² para esa ala (a). La mitad del área del cuerpo que se encuentra entre las alas (root box), fue cuantificada multiplicando el ancho del ala en su unión con el cuerpo por ½ de la envergadura (b). El área alar esta dada entonces por la expresión $\frac{1}{2}b(a+b)$ (Hertel y Ballance 1999).
6. Envergadura	Distancia entre las dos puntas de las rémiges primarias más largas cuando son moderadamente extendidas sobre una base plana (mm).
7. Longitud del ala:	Distancia desde la articulación húmero-escapular a la punta del ala (punta de la pluma primaria más larga) cuando el ala es moderadamente extendida (mm).
8. Punta del ala primaria	Longitud de la rémige primaria más larga (mm).
9. Muesca interna de la IX rémige primaria	Longitud de la muesca interna que se presenta en las rémiges primarias, principalmente se mide la de la novena primaria (mm).
10. Distancia entre las rémiges primarias a las secundarias	Distancia existente entre la rémige primaria más larga y la rémige secundaria más larga (mm).

Variables	Definición
11. Última terciaria	Longitud de la rémige terciaria más larga (generalmente se presentan de dos a tres terciarias que en ocasiones tienden a confundirse con rémiges secundarias (mm)).
12. Número de primarias con hendidura o muesca interna	Número de rémiges primarias que presentan muesca interna.
13. Longitud cola	Distancia desde donde terminan las infracaudales ventrales hasta la rectrix más larga (mm).
14. Graduación de la cola	Distancia entre la rectrix más larga y la rectrix más corta (mm).
15. Rectrix más larga de la cola	Longitud de la rectrix más larga de la cola (mm), tomada desde la inserción de esta en el cuerpo, hasta el ápice de la misma (mm).
16. Longitud tarso	Medida tomada desde la articulación con el fémur hasta la articulación con los dígitos del pie (mm).
17. Envergadura del pie con garras	Distancia entre la punta de la garra del dedo posterior y la punta de la garra del dedo del medio cuando son moderadamente extendidos (mm).
18. Envergadura del pie	Distancia entre la base de la garra del dedo posterior hasta la base de la garra del dedo del medio (mm).
19. Longitud del dedo posterior (hallux)	Distancia desde la base del hallux hasta la base de la garra posterior (mm).
20. Longitud del dedo del medio	Distancia desde la base del dedo III hasta la base de la garra del dedo medio (mm).
21. Longitud del dedo externo	Distancia desde la base del dedo IV hasta la base de la garra del dedo externo (mm).
22. Longitud del dedo interno	Distancia desde la base del dedo II hasta la base de la garra del dedo interno (mm).
23. Longitud de la garra del dedo posterior	Distancia entre la base de la garra del hallux I, hasta la punta (mm).
24. Longitud de la garra del dedo interno	Distancia entre la base de la garra del dedo II, hasta la punta (mm).

Variables	Definición
25. Longitud de la garra del dedo medio	Distancia entre la base de la garra del dedo III, hasta la punta (mm).
26. Longitud de la garra del dedo externo	Distancia entre la base de la garra del dedo IV, hasta la punta (mm).
Peso	Se utiliza como un índice, puesto que cada ave es un objeto tridimensional, el peso es un índice de la masa de un ave y un índice indirecto de su volumen (gr.) (Amadon, 1943).

Figura 9. Medidas morfológicas tomadas en el pico de las aves: 1. longitud del pico, 2. ancho del pico, 3. profundidad del pico, 4. longitud de las vibrisas (Leisler y Winkler, 1985).

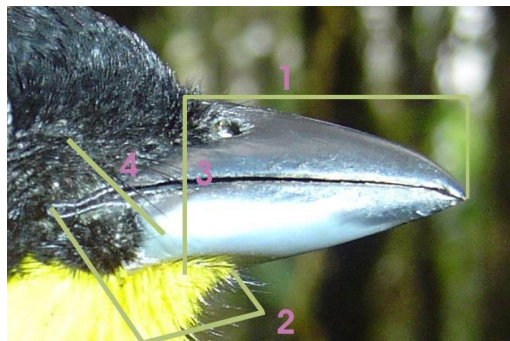
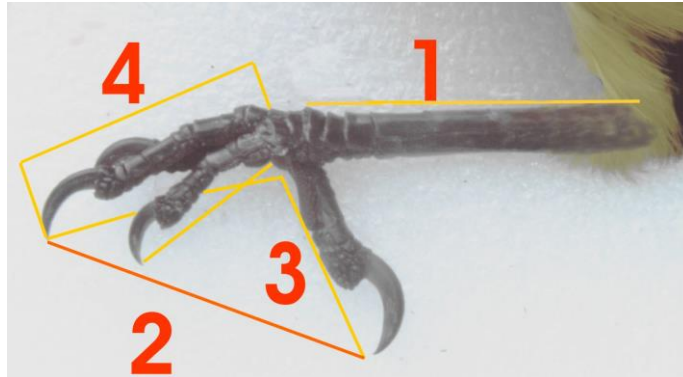


Figura 10. Medidas morfológicas tomadas en las alas de las aves capturadas: 1. área alar. 13 Longitud de la cola 14. Graduación de la cola 15. Rectrix más larga de la cola.



Figura 11. Medidas morfológicas tomadas en las patas de las aves capturadas: 1.Longitud del tarso 2 Envergadura del pié 3. Longitud dedo posterior 4. Longitud dedo medio.



6.4 DEFINICIÓN DE LOS PATRONES MORFOLÓGICOS

La definición de los patrones morfológicos de las passeriformes registradas en los fragmentos de bosques se hizo con base en el análisis de los gremios tróficos y tres complejos funcionales, como se describe a continuación.

6.4.1. GREMIOS TROFICOS

Las especies de passeriformes encontradas en los relictos de bosque se distribuyeron en seis gremios tróficos (Tabla 5), de acuerdo a lo definido por Lozano (1993). En campo se realizaron observaciones directas a las especies de aves, con el fin de complementar y verificar la ubicación de cada individuo dentro de los gremios ya establecidos.

Tabla 5. Gremios tróficos establecidos para las passeriformes en los fragmentos de bosque subandino de acuerdo a las definiciones dadas por Lozano (1993) y verificación en campo.

Gremio	Descripción
Gremio I	Rebuscadores de insectos en el follaje del suelo y vegetación baja.
Gremio II	Insectívoros aéreos (vuelan desde la percha, atrapan la presa y regresan de nuevo a la misma percha), atrapadores de frutos al vuelo (toman los frutos durante vuelo sostenido, regresando a la percha para digerirlo).
Gremio III	Rebuscadores de frutos e insectos en el follaje del estrato medio y dosel.
Gremio IV	Rebuscadores de insectos en el follaje del sotobosque y dosel.
Gremio V	Buscadores de insectos en cortezas de árboles.
Gremio VI	Omnívoros.

6.4.2. COMPLEJOS FUNCIONALES

Los rasgos morfológicos evaluados fueron agrupados en los complejos funcionales pico, ala-cola y patas, con base en Leisler y Winkler (1985) (Tabla 6, Figura 9, 10 y 11 respectivamente).

Tabla 6 Complejos funcionales y variables morfométricas que hacen parte de cada complejo.

Complejo funcional	Carácter morfométrico
Ala-cola	Área alar Distancia de las primarias a secundarias

Complejo funcional	Carácter morfométrico
	Envergadura
	Graduación de la cola
	Longitud de la cola
	Longitud de la última terciaria
	Longitud de la novena primaria
	Longitud del ala
	Muesca interna de la novena primaria
	Número de primarias con hendidura
	Rectrix más larga de la cola
	Patas
Dedo externo	
Dedo interno	
Dedo posterior (hallux)	
Envergadura del pie	
Envergadura del pie con garras	
Garra del dedo externo	
Garra del dedo interno	
Garra del dedo medio	
Garra del dedo posterior	
Pico	Longitud del tarso
	Ancho del pico
	Longitud de las vibrisas
	Longitud del pico
	Profundidad del pico

6.4.3. ESTANDARIZACION DE LAS VARIABLES MORFOMETRICAS

Con el objetivo de comparar las variables morfológicas entre gremios evitando el sesgo que produce el tamaño diferente de los individuos, las variables fueron estandarizadas con relación a la longitud del tarso, teniendo en cuenta que ésta

última presenta un comportamiento estable (no varía con la dieta, hábitat, clima). Las variables estandarizadas fueron comparadas mediante un análisis de varianza de una vía determinando los grupos homogéneos con una prueba de Duncan. Las diferencias entre las variables originales (no estandarizadas) se evaluaron mediante una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, Todos los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico SPSS, Versión 11 (SPSS, 2002).

Los estadísticos obtenidos se presentan en la tabla 8. En la última columna se incluyó el promedio de las variables estandarizadas seguida por una letra (a, b, c, d, e), que indican los grupos homogéneos y la magnitud de la variable (a representa siempre el valor más bajo).

Para sintetizar los resultados se realizaron 4 análisis de similitud entre gremios utilizando los promedios de las variables estandarizadas. En el primero se incluyeron todas las variables y se tomó como punto inicial de discusión; los otros análisis se realizaron por complejo funcional. Estos análisis se realizaron con el programa estadístico Biodiversity (McAleece, 1997).

6.4.4. PATRONES MORFOLÓGICOS

Para obtener los patrones morfológicos para cada uno de los seis gremios encontrados, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) (Pla, 1986), procediendo de la siguiente manera:

- Para lograr una distribución normal de los valores, los datos obtenidos de cada una de las variables morfométricas se transformaron utilizando la función logaritmo (logaritmizaron) de acuerdo con lo recomendado por Leisler y Winkler (2001).

- A los datos de la variable peso se les extrajo la raíz cúbica como un estándar de comparación entre medidas lineales, así las medidas transformadas por medio del logaritmo pueden ser comparadas con seguridad, ya que las diferencias observadas son independientes de un tamaño en general.

- A continuación, cada registro se dividió por la raíz cúbica del peso de acuerdo a lo recomendado por Amadon (1943), con el fin de que las dimensiones transformadas puedan compararse con la certeza de que las diferencias observadas fueran independientes del tamaño en general.

- Las características morfológicas de cada gremio trófico fueron analizadas por medio de un Análisis de Componentes Principales (ACP), partiendo de la matriz de correlación, para lo cual se utilizó el programa estadístico XLSTAT-Pro 6.1.8 (XL STAT, 2004).

- Los resultados se presentan en una tabla indicando el número de componentes principales presentados por el análisis, el valor propio de cada componente (Eigenvalue), la varianza (%) y el acumulado (%) (Tablas 9, 10, 11, 12, 13,14). Además se presenta una figura en tres dimensiones, que ilustra el aporte de las variables morfométricas con respecto al componente principal en que fue

seleccionada. Dentro de esta se han realizado unos óvalos o trazados de líneas irregulares de color amarillo, azul y rojo, estas con el fin de mostrar en cada componente el conjunto de variables morfológicas agrupadas por el ACP (Figuras 12, 13, 14, 15, 16, 17).

Como información adicional en los anexos se presentan:

- Los registros de las variables, incluyendo algunas osteológicas (Anexo A)
- La matriz de correlación para cada uno de los gremios estudiados (Anexo B, D, F, H, J, L).
- Para cada uno de los gremios, el aporte (%) a la varianza en cada componente dado por cada variable (Anexo C, E, G, I, K, M).

7. RESULTADOS

Entre septiembre del 2002 y junio del 2003 se realizaron once salidas de campo a cuatro fragmentos de bosque localizados al norte de Popayán, se totalizó un esfuerzo de muestreo de 3420 horas/red, mediante el cual se capturaron 171 aves pertenecientes al orden Passeriformes, distribuidas en 11 familias y 38 especies (Tabla 7). En la misma tabla se indica el gremio trófico en el que se ubicó cada una de las especies.

Las series de redes de niebla montadas en los fragmentos de bosque fueron las ideales para capturar aves, aclarando que estas redes son las propicias para aves de sotobosque y vegetación baja, esto se refleja en que la mayoría de aves passeriformes se observan la mayor parte del tiempo en estos estratos. Aunque hay grupos de aves que se encuentran principalmente en el dosel, siendo necesario instalar redes en sitios estratégicos para poder capturarlas, pero no siempre es exitosa esta técnica. Las 38 especies capturadas en esta investigación son las más comunes y las que se capturan con más facilidad. En este grupo se incluyen desde aves residentes, hasta aves migratorias boreales, de las cuales se observan a principio del mes de octubre hasta finales de abril, tiempo durante el cual utilizan los fragmentos de bosque como sitios estratégicos para alimentarse y descansar durante su paso por el Neotrópico.

Es todo un reto el tomar datos morfológicos en campo, si se tiene en cuenta que son aves que sufren stress durante la manipulación, comenzando desde la

captura, identificación, anillamiento y finalmente la toma de 26 datos morfométricos, por esto se requiere destreza para evitar lastimar el ave.

El anillamiento de las aves fue importante porque evitó repetir las mediciones a un mismo individuo, además porque es muy valioso anillar un individuo, ya que se puede conocer datos de vida como: la edad, muda, reproducción, movimientos altitudinales, tamaño poblacional etc. cuando se realizan estudios a largo plazo.

Tabla 7. Especies de passeriformes (en orden alfabético por familias) capturadas en el área de estudio y gremios tróficos (Gr) en los cuales fueron ubicadas.

Familia	Especie	Nombre común	Gr
Corvidae	<i>Cyanocorax yncas</i>	Carriqui verdiamarillo Green Jay	VI
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	Trepatroncos rayado Black-banded Woodcreeper	V
	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Trepatroncos montañoero Spot-crowned Woodcreeper	V
	<i>Xiphocolaptes promeropyrhynchus</i>	Trepatroncos gigante Strong-billed Woodcreeper	V
Fringillidae	<i>Atlapetes gutturalis</i>	Gorrión montes gorgiamarillo Yellow-throated Brush-Finch	III
	<i>Buarremon brunneinuchus</i>	Gorrión montes collarejo Chestnut-capped Brush-Finch	I
	<i>Saltator atripennis</i>	Saltador alinegro Black-winged Saltator	III
Furnariidae	<i>Anabacerthia striaticollis</i>	Hojarasquero montañoero Montane Foliage-gleaner	IV
	<i>Xenops rutilans</i>	Xenops estriado Streaked Xenops	IV
Parulidae	<i>Basileuterus coronatus</i>	Arañoero coronado Russet-crowned Warbler	IV
	<i>Dendroica fusca</i>	Reinita gorginaranja Blackburnian Warbler	IV
	<i>Mniotilta varia</i>	Cebritra trepadora Black-and-white Warbler	IV

Familia	Especie	Nombre común	Gr
	<i>Myioborus miniatus</i>	Candelita pechinegra Slate-throated Whitestart	IV
	<i>Oporornis Philadelphia</i>	Reinita enlutada Mourning Warbler	IV
	<i>Wilsonia canadensis</i>	Reinita de Canadá Canada Warbler	IV
Trogloditidae	<i>Henicorhina leucophrys</i>	Cucarachero pechigris Gray-breasted Wood-Wren	I
Thamnophilidae	<i>Disythamnus mentalis</i>	Hormiguero tizado Plain Antvireo	I
Thraupidae	<i>Anisognathus somptuosus</i>	Tangara primavera Blue-winged Mountain-Tanager	III
	<i>Piranga flava</i>	Piranga bermeja Hepatic Tanager	III
	<i>Piranga rubra</i>	Piranga abejera Summer Tanager	III
	<i>Tangara heinei</i>	Tangara capirotada Black-capped Tanager	III
	<i>Tangara labradorides</i>	Tangara verdiplata Metallic-green Tanager	III
	<i>Tangara ruficervix</i>	Tangara nuquidorada Golden-naped Tanager	III
	<i>Tangara vitriolina</i>	Tangara rastrojera Scrub Tanager	III
Turdidae	<i>Catharus minimus</i>	Zorzal carigris Gray-cheeked Thrush	III
	<i>Catharus ustulatus</i>	Zorzal buchipecoso Swainson's Thrush	III
	<i>Myadestes ralloides</i>	Solitario andino Andean Solitaire	II
	<i>Platycichla leucops</i>	Mirla ojiblanca Pale-eyed Thrush	III
	<i>Turdus ignobilis</i>	Mayo embarrador Black-billed Thrush	VI
	<i>Turdus serranus</i>	Mirla serrana Glossy-black Thrush	VI
Tyrannidae	<i>Empidonax virescens</i>	Atrapamoscas verdoso Acadian Flycatcher	IV
	<i>Knipolegus poecilurus</i>	Atrapamoscas ojirrojo Rufous-tailed Tyrant	II

Familia	Especie	Nombre común	Gr
	<i>Mionectes striaticollis</i>	Atrapamoscas estriado Streak-necked Flycatcher	II
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Atrapamoscas cabecinegro Dusky-capped Flycatcher	III
	<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	Atrapamoscas lagartero Golden-crowned Flycatcher	II
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Siriri común Tropical Kingbird	II
Vireonidae	<i>Vireo philadelphicus</i>	Verderon de philadelphia Philadelphia Vireo	IV
	<i>Vireo leucophrys</i>	Verderon montañero Brown-capped Vireo	IV

7.1 CONOCIMIENTO Y EVALUACION DE LOS CARACTERES MORFOMÉTRICOS

Los 26 caracteres morfométricos utilizados en esta investigación fueron adecuados para evaluar la morfometría externa de un ave de percha en los fragmentos estudiados. Estos caracteres permitieron realizar de manera satisfactoria, solo con un poco de destreza y cuidado para no estresar demasiado a los individuos, los análisis propuestos a la luz de los complejos funcionales establecidos (ala-cola, pico y patas), con el fin de encontrar un patrón ecomorfológico en cada uno de los seis gremios tróficos estudiados.

La única variable que no se utilizó como tal fue el peso, ya que se usó como un índice para la estandarización del resto de variables.

7.2 ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS VARIABLES MORFOMETRICAS EN LOS SEIS GREMIOS TROFICOS

En la Tabla 8 se muestra los estadísticos de las 26 variables morfométricas tomadas en campo por gremio trófico. La tendencia general muestra que las aves del gremio V poseen los valores de variables morfométricas más altos, con excepción de la longitud del tarso, por ejemplo. Los gremios I, II, III, IV y VI formaron grupos homogéneos en la mayoría de las variables del complejo patas, por ejemplo en la longitud de los dedos y longitud de las garras.

Tabla 8. Estadísticos de las variables morfométricas estandarizadas para cada gremio trófico. En la última columna, a representa la magnitud más baja.

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior	
Longitud ala	I	23	55,49	86,78	72,4635	2,2544	67,7881	77,1388	3,2169 a
	II	23	61,88	108,20	82,0470	2,6186	76,6162	87,4777	4,6064 c
	III	48	67,20	108,44	89,1685	1,7905	85,5665	92,7706	4,0976 b
	IV	53	57,00	78,23	66,3125	0,6437	65,0207	67,6042	3,9229 b
	V	17	101,48	137,70	112,6841	2,4248	107,5437	117,8245	5,7733 d
	VI	6	106,75	122,65	115,9283	2,1551	110,3884	121,4683	3,4785 a
<i>P</i>					0,00				
Longitud cola	I	23	16,47	51,19	33,8009	2,7911	28,0125	39,5892	1,4258 a
	II	23	21,14	57,01	37,1400	1,9812	33,0312	41,2488	2,0977 b
	III	48	15,29	63,79	31,3200	1,7187	27,8624	34,7776	1,4594 a
	IV	53	13,18	45,11	28,8181	1,2381	26,3338	31,3025	1,685 a
	V	17	53,14	89,22	67,3812	3,1238	60,7590	74,0033	3,4011 d
	VI	6	46,30	108,73	83,3583	9,8840	57,9506	108,7660	2,4584 c
<i>P</i>					0,00				
Rectrix más larga de la cola	I	23	28,17	91,02	58,6948	4,6773	48,9946	68,3950	2,5033 a
	II	23	42,60	91,23	65,0226	2,6096	59,6105	70,4347	3,6562 c
	III	48	44,03	101,32	68,8690	1,8193	65,2091	72,5289	3,1648 b
	IV	53	33,28	71,18	52,5464	1,0856	50,3680	54,7249	3,0943 b
	V	17	85,73	124,49	102,1371	3,1104	95,5432	108,7309	5,2053 d
	VI	6	78,13	153,75	126,1000	11,5135	96,5037	155,6963	3,7378 c
<i>P</i>					0,00				
Longitud tarso	I	23	15,71	29,57	22,8987	1,0043	20,8159	24,9815	22,8987 d
	II	23	14,70	27,85	17,9135	0,5614	16,7492	19,0778	17,9135 a
	III	48	15,12	30,99	22,3565	0,6864	20,9756	23,7373	22,3565 c
	IV	53	11,94	22,57	17,2294	0,2952	16,6371	17,8218	17,2294 a
	V	17	15,61	29,87	19,9806	1,0420	17,7716	22,1896	19,9806 b
	VI	6	30,03	35,77	33,4533	1,0896	30,6524	36,2543	33,4533 e

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior	
<i>P</i>					0,00				
Longitud pico	I	23	13,26	18,11	15,8226	0,3518	15,0930	16,5522	0,7089 a
	II	23	10,05	23,73	12,2670	0,6553	10,9080	13,6259	0,6964 a
	III	48	7,90	22,38	14,0067	0,4964	13,0080	15,0053	0,6455 a
	IV	53	8,39	15,00	10,9515	0,2219	10,5063	11,3968	0,6505 a
	V	17	25,30	44,95	30,0988	1,2601	27,4276	32,7701	1,5255 b
	VI	6	19,60	28,56	23,8583	1,3048	20,5042	27,2125	0,7112 a
<i>P</i>					0,00				
Profundidad pico (gape)	I	23	4,36	10,82	7,1574	0,4315	6,2625	8,0523	0,3135 a
	II	23	3,51	12,85	5,2883	0,5526	4,1422	6,4343	0,3001 a
	III	48	3,24	13,84	7,2810	0,4229	6,4303	8,1318	0,3367 a
	IV	53	3,07	8,96	4,3987	0,1930	4,0114	4,7859	0,26 a
	V	17	4,45	17,75	7,9686	0,8280	6,2134	9,7239	0,3978 b
	VI	6	7,02	18,76	11,0750	1,7812	6,4962	15,6538	0,3259 a
<i>P</i>					0,00				
Ancho pico	I	23	3,76	13,17	10,2722	0,4986	9,2381	11,3063	0,4607 a
	II	23	3,93	16,84	10,4174	0,7640	8,8329	12,0019	0,5845 b
	III	48	4,61	16,17	11,0494	0,3600	10,3251	11,7737	0,5211 a
	IV	53	3,17	13,20	8,2138	0,2962	7,6194	8,8082	0,488 a
	V	17	6,04	16,02	12,4429	0,5859	11,2009	13,6850	0,6436 c
	VI	6	10,37	20,76	15,9583	1,6608	11,6890	20,2277	0,4767 a
<i>P</i>					0,002				
Longitud dedo posterior (hallux)	I	23	6,64	12,08	9,4278	0,3745	8,6512	10,2045	0,416 a
	II	23	4,81	8,98	7,4413	0,2426	6,9383	7,9443	0,4182 a
	III	48	4,96	12,23	8,9192	0,2365	8,4435	9,3948	0,4105 a
	IV	53	4,46	11,07	6,7511	0,1964	6,3571	7,1452	0,3983 a
	V	17	6,69	13,69	8,8206	0,4276	7,9142	9,7270	0,4472 a
	VI	6	11,72	16,27	13,7633	0,7919	11,7278	15,7989	0,4109 a
<i>P</i>					0,078				

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior	
Longitud garra posterior	I	23	4,43	10,40	7,0348	0,4082	6,1883	7,8813	0,3076 a
	II	23	4,23	7,99	5,5991	0,1667	5,2535	5,9448	0,3209 a
	III	48	3,80	8,95	6,4950	0,1925	6,1077	6,8823	0,299 a
	IV	53	3,44	7,62	5,0034	0,1302	4,7422	5,2646	0,2951 a
	V	17	6,18	12,79	8,5882	0,4381	7,6595	9,5170	0,4357 b
	VI	6	7,63	11,88	9,5233	0,6171	7,9371	11,1096	0,2847 a
<i>P</i>					0.00015				
Longitud dedo interno	I	23	6,37	11,47	9,3696	0,3545	8,6344	10,1047	0,4135 a
	II	23	5,61	9,63	7,7039	0,2322	7,2224	8,1854	0,4343 b
	III	48	5,74	16,47	8,7881	0,2721	8,2408	9,3354	0,4049 a
	IV	53	4,25	9,52	6,4968	0,1477	6,2005	6,7931	0,3819 a
	V	17	6,94	22,67	12,2929	0,9778	10,2202	14,3657	0,6196 c
	VI	6	7,76	14,74	11,9367	1,0615	9,2081	14,6652	0,3574 a
<i>P</i>					0.000045				
Longitud garra interna	I	23	3,34	5,96	4,5804	0,1522	4,2649	4,8960	0,2046 a
	II	23	2,43	4,62	3,8191	0,1019	3,6078	4,0305	0,2188 a
	III	48	2,84	7,14	4,6979	0,1524	4,3914	5,0045	0,2181 a
	IV	53	1,67	8,24	3,4702	0,1408	3,1876	3,7528	0,2056 a
	V	17	5,42	11,57	7,6835	0,3509	6,9397	8,4274	0,3924 b
	VI	6	5,18	7,38	6,7033	0,3327	5,8482	7,5585	0,2002 a
<i>P</i>					0.00000065				
Longitud dedo medio	I	23	3,96	18,08	12,4104	0,8602	10,6264	14,1945	0,5311 a
	II	23	5,67	13,00	9,9100	0,4419	8,9936	10,8264	0,5539 b
	III	48	6,82	16,87	11,7656	0,3644	11,0326	12,4987	0,5337 a
	IV	53	6,38	12,05	8,3657	0,1954	7,9736	8,7577	0,4912 a
	V	17	8,54	19,25	11,2035	0,6277	9,8728	12,5343	0,565 c
	VI	6	11,91	17,95	15,3917	0,9456	12,9608	17,8225	0,4664 a
<i>P</i>					0,005				
Longitud garra medio	I	23	3,73	7,10	5,7704	0,2087	5,3376	6,2033	0,2562 a

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa	
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior		
	II	23	3,62	7,79	5,4439	0,1770	5,0769	5,8109	0,31	b
	III	48	3,89	8,20	5,9871	0,1526	5,6801	6,2941	0,2787	a
	IV	53	2,60	10,09	4,7077	0,1471	4,4126	5,0029	0,2776	a
	V	17	6,06	13,06	7,9694	0,4101	7,0999	8,8389	0,4056	c
	VI	6	6,48	9,74	8,4050	0,4805	7,1699	9,6401	0,2507	a
<i>P</i>					0,00000066					
Longitud dedo externo	I	23	5,68	12,09	8,5539	0,4057	7,7126	9,3952	0,3741	a
	II	23	4,50	9,52	6,9435	0,2625	6,3991	7,4879	0,3902	b
	III	48	4,51	11,71	7,7663	0,2088	7,3462	8,1863	0,3588	a
	IV	53	4,02	8,14	5,8704	0,1214	5,6269	6,1139	0,3439	a
	V	17	5,81	15,69	8,0988	0,6238	6,7765	9,4211	0,4139	c
	VI	6	9,36	13,61	11,0400	0,6666	9,3264	12,7536	0,3297	a
<i>P</i>					0,009					
Longitud garra externa	I	23	3,00	6,62	4,7300	0,1970	4,3214	5,1386	0,21	a
	II	23	2,55	5,84	4,1391	0,1311	3,8673	4,4110	0,2361	a
	III	48	3,13	6,35	4,6592	0,1206	4,4166	4,9017	0,2167	a
	IV	53	2,31	5,41	3,6023	0,0855	3,4307	3,7738	0,2131	a
	V	17	5,75	10,05	7,1247	0,2647	6,5636	7,6858	0,3635	b
	VI	6	6,09	8,35	7,3283	0,3600	6,4029	8,2538	0,2186	a
<i>P</i>					0,000000002					
Envergadura pie	I	23	17,98	35,22	26,6126	1,3706	23,7701	29,4551	1,1554	a
	II	23	13,21	26,36	20,8787	0,7882	19,2441	22,5132	1,1673	a
	III	48	17,27	32,41	24,3740	0,6104	23,1461	25,6018	1,1104	a
	IV	53	13,88	25,57	18,2040	0,3732	17,4551	18,9528	1,0697	a
	V	17	19,71	35,24	25,8571	1,1127	23,4983	28,2158	1,3092	b
	VI	6	31,40	38,68	35,2817	1,1651	32,2868	38,2766	1,0577	a
<i>P</i>					0,00000055					
Envergadura pie con garras	I	23	26,58	46,08	35,8904	1,5920	32,5889	39,1920	1,5733	a
	II	23	25,21	35,41	30,4678	0,6521	29,1155	31,8201	1,7153	b

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior	
	III	48	24,16	45,19	34,2942	0,8318	32,6209	35,9675	1,569 a
	IV	53	21,17	34,75	25,9785	0,4732	25,0290	26,9280	1,5278 a
	V	17	29,67	53,38	37,9741	1,6355	34,5070	41,4412	1,9249 c
	VI	6	48,92	78,17	55,9600	4,5014	44,3888	67,5312	1,6945 a
<i>P</i>					0.00000078				
Longitud vibrisas	I	23	0,00	7,45	1,6326	0,5936	0,4016	2,8637	6,08E-02 a
	II	23	0,00	98,61	11,2791	4,0173	2,9477	19,6106	0,6416 c
	III	48	0,00	14,38	4,1340	0,5665	2,9942	5,2737	0,1749 a
	IV	53	0,00	12,41	7,4677	0,4337	6,5975	8,3380	0,4319 b
	V	17	0,00	0,37	0,0218	0,0218	-0,0244	0,0679	1,17E-03 a
	VI	6	0,00	12,68	9,1017	2,0027	3,9536	14,2498	0,2747 a
<i>P</i>					3,06976E-18				
Área alar	I	23	1.830.906,67	93.041.303,31	43.916.527,7988	5.271.484,8033	32.984.137,4374	54.848.918,1602	1920920,98 a
	II	23	11.817.334,39	199.667.736,40	59.187.038,0496	9.569.114,3151	39.341.909,5878	79.032.166,5113	3313164,26 a
	III	48	35.460,66	284.273.843,50	48.499.796,3117	6.885.190,6397	34.648.579,3571	62.351.013,2664	2199430,49 a
	IV	53	30.436,29	229.495.409,60	37.426.667,0400	5.477.317,9918	26.435.624,3914	48.417.709,6885	2256640,07 a
	V	17	14.132.470,32	347.527.124,40	129.060.905,1353	24.029.191,3629	78.121.295,0289	180.000.515,2417	6122354,13 b
	VI	6	16.341.466,68	217.154.788,80	86.161.468,8083	32.330.514,5106	3.053.235,4712	169.269.702,1455	2649924,86 a
<i>P</i>					0,000				
Longitud Ultima terciaria	I	23	0,00	39,58	22,4543	1,6966	18,9358	25,9729	0,9934 a
	II	23	9,78	38,23	21,9087	1,6269	18,5348	25,2826	1,2481 a
	III	48	10,38	44,48	26,1233	1,2451	23,6185	28,6282	1,2395 a
	IV	52	0,00	29,25	15,5833	0,8907	13,7951	17,3714	0,9367 a
	V	17	8,82	42,38	25,8612	2,1012	21,4068	30,3155	1,3362 b
	VI	6	16,06	51,12	34,8633	5,9547	19,5564	50,1703	1,0503 a
<i>P</i>					0,005				
Longitud de la novena primaria	I	23	43,67	69,38	56,7778	1,9206	52,7947	60,7610	2,5158 a
	II	23	46,66	85,38	63,3961	2,2139	58,8047	67,9874	3,558 c
	III	48	14,63	83,88	66,7279	1,7870	63,1330	70,3228	3,0622 b

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud mínima	Longitud máxima	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			(mm)	(mm)			Límite inferior	Límite superior	
	IV	52	25,39	62,92	49,4815	0,9390	47,5965	51,3666	2,9331 b
	V	17	76,10	98,24	86,9118	1,6395	83,4361	90,3874	4,4746 d
	VI	6	84,05	95,76	90,9467	1,7958	86,3304	95,5629	2,7269 a
<i>P</i>					1,42201E-14				
Distancia de las primarias a secundarias	I	23	2,17	46,57	13,7274	2,8305	7,8574	19,5974	0,5569 a
	II	23	5,60	30,01	12,6309	1,2819	9,9723	15,2894	0,689 a
	III	48	4,99	42,80	17,5106	1,3007	14,8939	20,1274	0,7785 a
	IV	52	4,52	45,07	14,6331	1,0878	12,4493	16,8169	0,8638 b
	V	17	10,35	57,50	22,1300	2,5114	16,8061	27,4539	1,131 c
	VI	6	8,20	60,48	21,3667	7,9508	0,9285	41,8049	0,6356 a
<i>P</i>					0,00005				
Graduación de la cola	I	23	0,00	27,21	9,6596	1,8023	5,9219	13,3973	0,3951 a
	II	23	0,00	22,35	7,6865	1,1799	5,2396	10,1334	0,4255 a
	III	48	0,00	16,50	7,7285	0,5377	6,6467	8,8104	0,3452 a
	IV	52	0,00	14,74	6,7840	0,4721	5,8362	7,7318	0,393 a
	V	17	7,62	34,94	25,2659	1,8488	21,3466	29,1852	1,3049 c
	VI	6	7,61	46,65	26,9333	7,0995	8,6836	45,1831	0,7916 b
<i>P</i>					0,000000009				
Muesca interna de la novena primaria	I	23	12,32	35,84	21,3078	1,1990	18,8211	23,7945	0,9378 a
	II	23	11,26	34,14	23,4391	1,3387	20,6629	26,2154	1,3112 c
	III	48	16,25	41,90	24,3285	0,7264	22,8671	25,7899	1,1315 b
	IV	52	3,14	30,04	16,8654	0,6464	15,5677	18,1630	0,9979 a
	V	16	0,00	49,07	33,1500	2,6178	27,5703	38,7297	1,738 d
	VI	6	3,34	36,26	28,2800	5,1005	15,1687	41,3913	0,8573 a
<i>P</i>					0,00000012				
Numero de primarias con hendidura	I	23	7,00	11,00	9,0000	0,1988	8,5877	9,4123	0,4128 b
	II	23	7,00	11,00	8,8261	0,2407	8,3270	9,3252	0,5012 c
	III	48	7,00	10,00	9,0208	0,1052	8,8091	9,2325	0,4243 b
	IV	52	6,00	12,00	8,5577	0,1680	8,2205	8,8949	0,5064 c

Variable morfométrica	Gr	N	Longitud	Longitud	Media	Error típico	Intervalo de confianza		Longitud relativa
			mínima	máxima			Límite inferior	Límite superior	
			(mm)	(mm)					
	V	17	7,00	11,00	9,0000	0,2425	8,4858	9,5142	0,4674 b
	VI	6	9,00	10,00	9,3333	0,2108	8,7914	9,8753	0,2816 a
<i>p</i>					0.000086				
Envergadura	I	23	181,66	273,00	229,8013	7,0776	215,1233	244,4793	10,2131 a
	II	23	193,30	337,15	255,1061	7,7378	239,0589	271,1533	14,3535 d
	III	48	210,00	353,36	276,8819	5,2230	266,3745	287,3893	12,7624 c
	IV	52	180,47	269,14	203,2250	2,3926	198,4217	208,0283	12,0319 b
	V	17	255,51	380,43	330,3612	7,4141	314,6439	346,0784	17,0435 e
	VI	6	320,00	383,93	359,3267	12,0818	328,2693	390,3840	10,7704 a
<i>p</i>					6,43258E-13				

7.2 SIMILARIDAD ENTRE GREMIOS TRÓFICOS CON BASE EN LAS VARIABLES MORFOMETRICAS

En la figura 12 se observa que, incluyendo todas las variables morfológicas estandarizadas, los Gremios III y IV presentaron la mayor afinidad morfológica (98.76%), mientras que los gremios II (88,8%) y V fueron los más disímiles (70,23%) (Tabla 9).

Figura 12. Diagrama de similitud entre gremios tróficos.

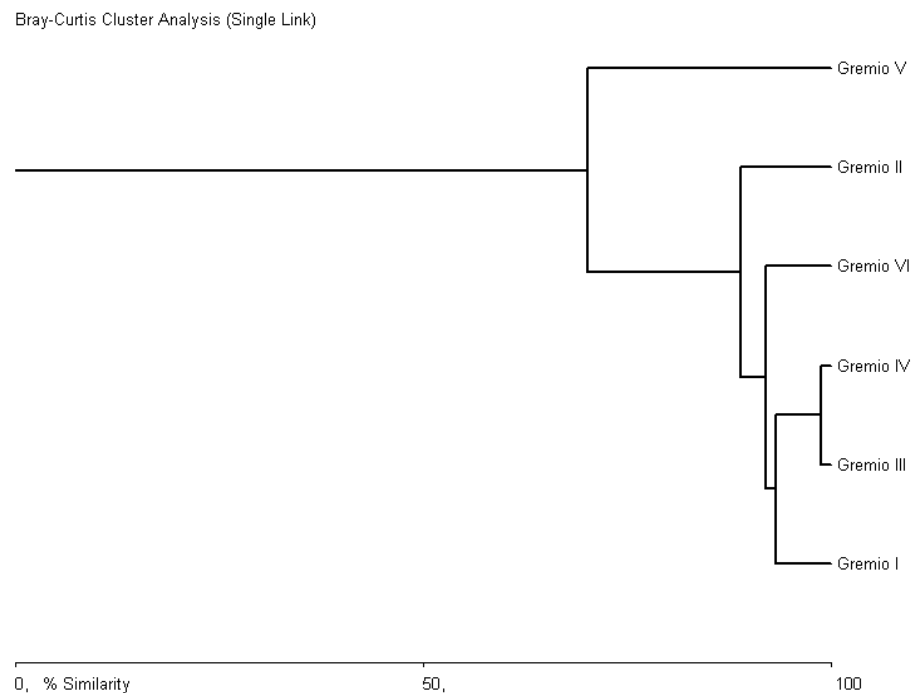


Tabla 9. Matriz de similitud entre gremios tróficos

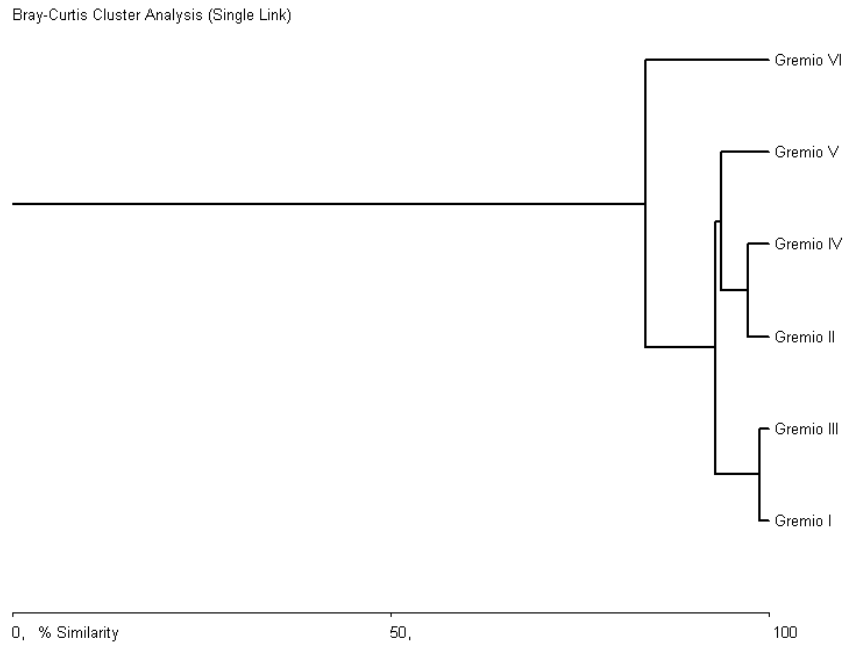
	G-I	G-II	G-III	G-IV	G-V	G-VI
Gremio I	*	73,4007	93,2407	91,9637	47,7652	84,0511

	G-I	G-II	G-III	G-IV	G-V	G-VI
Gremio II	*	*	79,7968	81,0315	70,2278	88,8774
Gremio III	*	*	*	98,716	52,8601	90,7101
Gremio IV	*	*	*	*	53,8646	91,9843
Gremio V	*	*	*	*	*	60,4162
Gremio VI	*	*	*	*	*	*

La cercanía morfológica entre los Gremios III y IV podría estar sustentada principalmente por la similitud en variables del complejo ala-cola (cuyo diagrama es semejante al de la figura 12), tales como la longitud del ala, la longitud de la cola, la rectrix mas larga de la cola. Por otro lado, las aves del gremio V tienen alas significativamente más largas, cobertura alar mas grande, el pico más largo y las vibrisas más cortas que las de las aves de los gremios nombrados (Tabla 8).

La similitud entre gremios con base en las variables del complejo patas (Figura 13) difiere de lo mostrado en la figura 12, porque son caracteres con poco diferenciados entre gremios y en general entre aves paseriformes; de acuerdo al análisis en este complejo existe gran similitud entre las aves de los gremios I y III (98,92%), II y IV (97,1%) y V (93,7%). Las aves del gremio VI, a diferencia de las de los otros gremios, se diferencian claramente de ellos por características de las patas, especialmente por la longitud del tarso.

Figura 13. Diagrama de similaridad entre gremios tróficos para el complejo funcional de las patas.



7.3 PATRÓN MORFOLÓGICO EN EL GREMIO I: REBUSCADORES DE INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL SUELO Y VEGETACIÓN BAJA

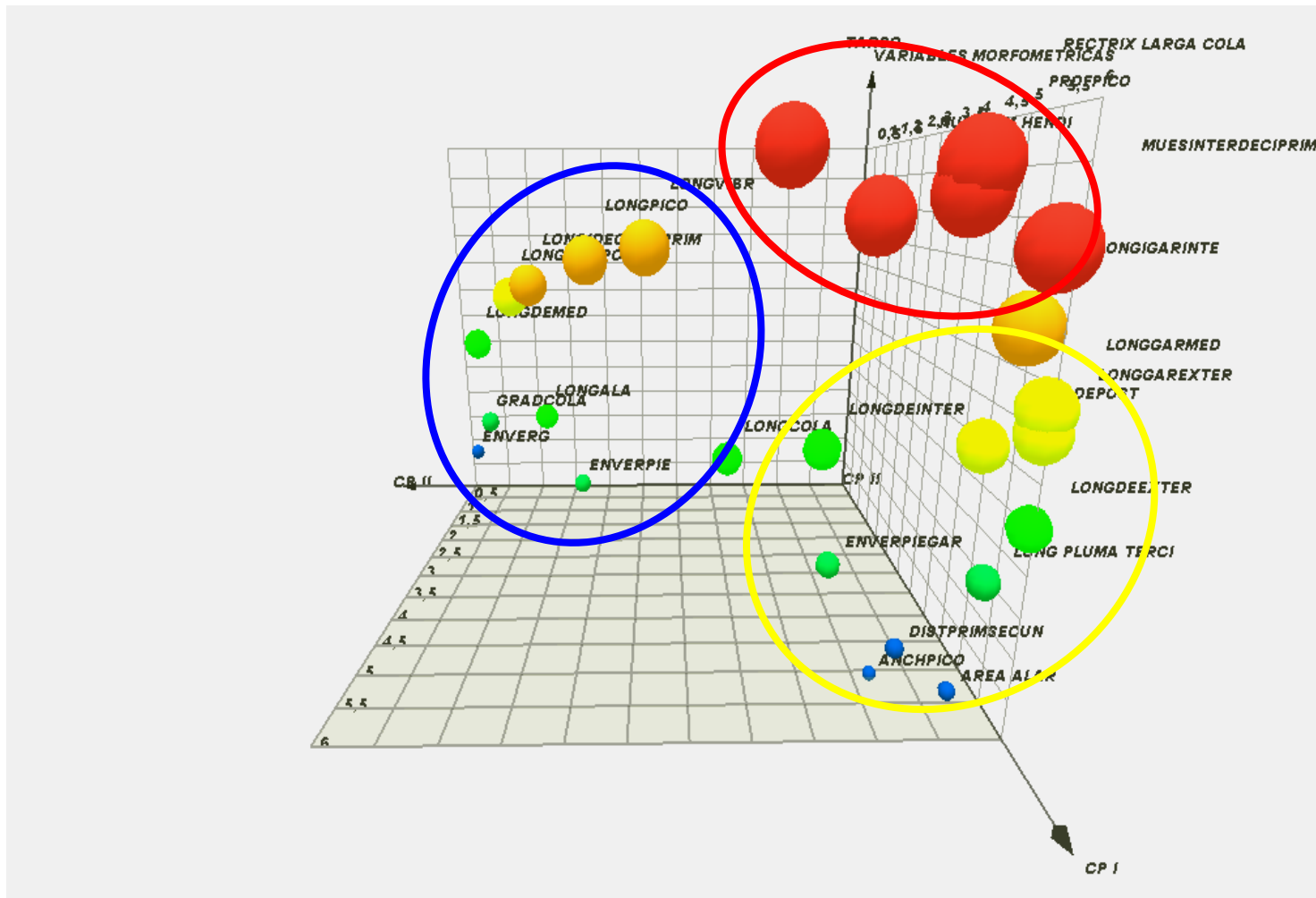
El gremio I presenta dos componentes principales, el CP I aporta el 65% de la variación y el restante (35%) fue aportado por el CP II (Tabla 10, Figura 14, Anexo C).

Tabla 10. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio I.

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% varianza	% acumulado
I	16,792	64,584	64,584
II	9,208	35,416	100,000

El gremio I, de acuerdo al CPI (Figura 14, Anexo C), está caracterizado por variables relacionadas con las patas, como longitud de los dedos externo, posterior e interno, la longitud de las garras de los dedos externo y medio, la envergadura de los dedos, la envergadura del pie con garras y la longitud del tarso (encerradas en ovalo amarillo en la Figura 14) y con las alas y la cola, como muesca interna de la novena primaria, área alar, rectrix más larga de la cola, distancia entre primarias y secundarias, y número de primarias con hendidura (encerradas en un ovalo rojo en la Figura 14). Las variables en el CP II (Figura 14, Anexo C), hacen relación a la forma de las alas y al tamaño de la cola, como envergadura, longitud del ala, graduación de la cola y longitud de la cola (encerradas en un ovalo azul en la Figura 14).

Figura 14. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio I.



7.4 PATRÓN MORFOLÓGICO EN EL GREMIO II: INSECTÍVOROS AÉREOS (VUELAN DESDE LA PERCHA, ATRAPAN EL INSECTO Y REGRESAN DE NUEVO A LA MISMA PERCHA), ATRAPADORES DE FRUTOS AL VUELO (TOMAN LOS FRUTOS EN UNA PERCHA EXPUESTA DURANTE UN VUELO SOSTENIDO, REGRESANDO A LA PERCHA PARA DIGERIR SU ALIMENTO)

En el gremio II se presentan cuatro componentes principales de interés (Tabla 11, Figura 14, Anexo E), estos componentes aportan el 100% de la variación total del análisis, el CP I contribuye 42% de la variación, el CP II 27%, el CP III 20% y el CP IV con 11%.

Tabla 11. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio II.

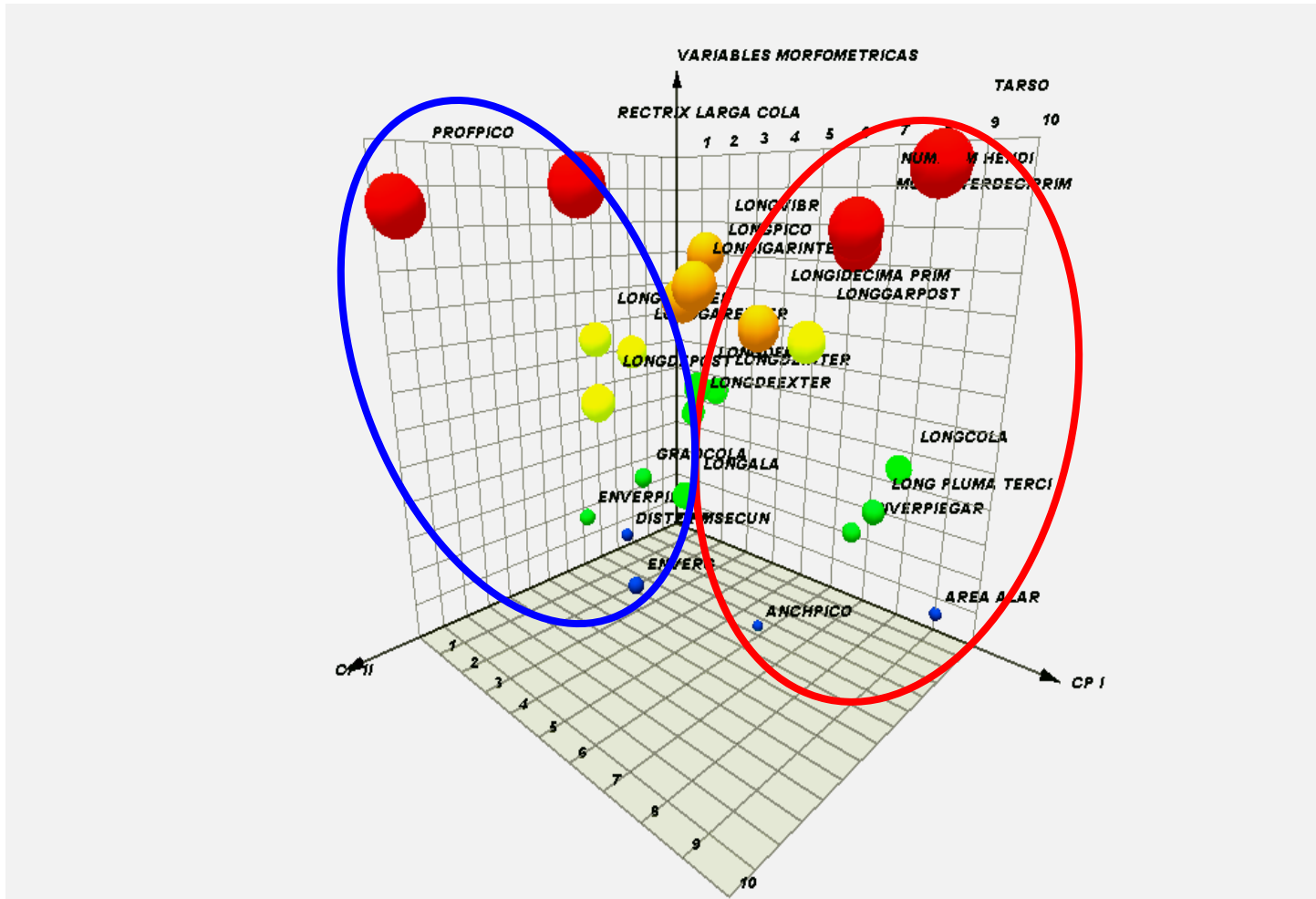
Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
I	10,912	41,969	41,969
II	7,094	27,285	69,254
III	5,204	20,016	89,270
IV	2,790	10,730	100,000

El gremio II, de acuerdo a los rasgos morfométricos dados por el análisis, el CP I (Figura 13, Anexo E) presenta las siguientes variables: área alar, longitud del tarso, longitud de la cola, longitud de la pluma terciaria, número de primarias con hendidura, envergadura del pie con garras, muesca interna de la novena primaria, longitud de la garra posterior, ancho del pico, longitud de la novena primaria, el CP II (Figura 13, Anexo E) muestra las siguientes variables: profundidad del pico,

rectrix más larga de la cola, longitud del dedo posterior, envergadura, longitud del ala, longitud del pico. También el CP III (Anexo E): longitud de las vibrisas, longitud del dedo externo, distancia entre primarias y secundarias, envergadura del pie, longitud del dedo medio, longitud de la garra interna y por último el aporte del CP IV (Anexo E) está dado por las siguientes variables: longitud de la garra media, longitud de la garra externa, longitud del dedo interno y graduación de la cola.

La Figura 14 muestra la posición de las variables en los dos componentes principales proyectados por el análisis. Las aves encontradas en este gremio presentan un patrón relacionado con el tamaño del ala, la longitud de la cola, el tamaño del tarso, el tamaño de los dedos y las garras (CP I) (círculo rojo dentro de la Figura 14). Para el CP II, se encerraron dentro de un círculo azul dentro de la Figura 14 las variables que presentan mayor varianza dentro de este componente. De las cuatro variables que hacen parte del complejo funcional del pico la profundidad del pico sobresale de otras variables dentro de este componente II, las otras variables están relacionadas con el complejo funcional del vuelo (ala-cola): envergadura, longitud del ala, tamaño de la cola: longitud de la rectrix más larga.

Figura 15. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio II.



7.4 PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO III: REBUSCADORES DE FRUTOS E INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL ESTRATO MEDIO Y DOSEL (SE DESPLAZAN POR MEDIO DE VARIOS SALTOS PARA TOMAR EL FRUTO O INSECTO).

El ACP realizado en el gremio III presentó cinco componentes principales de interés, aportando así el 94% de la variación original del análisis, el CP I contribuye el 42%, el CP II con 25%, el CP III con 12%, el CP IV con 8%; y por ultimo el CP V aporta el 6%. El restante 6% de la variación faltante no se incluye, puesto que está representado por otros componentes de los cuales su aporte está por debajo del valor representativo (Tabla 12, Figura 16, Anexo G).

Tabla 12. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio III.

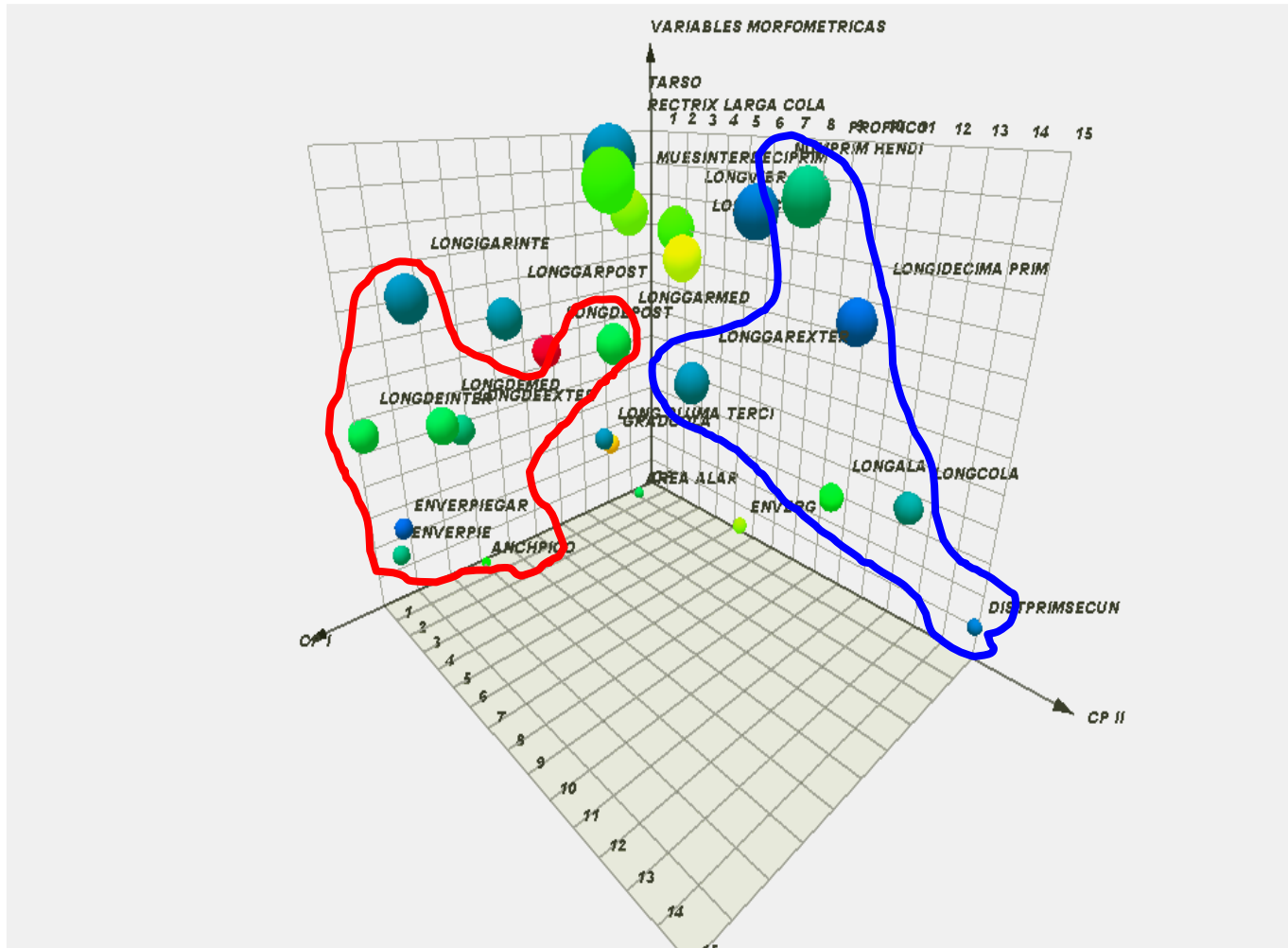
Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
I	10,979	42,229	42,229
II	6,548	25,185	67,413
III	3,251	12,503	79,916
IV	2,087	8,029	87,945
V	1,649	6,341	94,286

El gremio III, está caracterizado en el CP I (Figura 16, Anexo G) por las siguientes variables: longitud del dedo interno, envergadura del pie, envergadura del pie con garras, longitud del dedo medio, longitud de la garra interna, longitud del dedo externo, ancho del pico y la longitud de la garra del dedo medio, el aporte de los rasgos en el CP II (Figura 14, Anexo G) fueron: distancia entre primarias y

secundarias, longitud de la cola, longitud del ala, longitud de la novena primaria, longitud garra externa, número de primarias con hendidura, en el CP III (Anexo G) se presentaron los siguientes rasgos morfométricos: longitud del dedo posterior, graduación de la cola, longitud del pico, envergadura, muesca interna de la novena primaria, longitud de las vibrisas, rectrix más larga de la cola y los rasgos más importantes en el CP IV (Anexo G) fueron: área alar, longitud de la pluma terciaria, longitud del tarso, profundidad del pico y longitud de la garra posterior.

En la Figura 16 se muestran dos de los cuatro componentes principales encontrados en este análisis. La caracterización morfológica de este gremio está dada principalmente por la longitud de los dedos y garras, el ancho del pico, esta información se muestra en la Figura 16 dentro de una línea irregular color rojo en el CP I. El otro componente encontrado en este análisis (CP II) define un patrón relacionado con el tamaño del ala y de la cola (señalado con una línea irregular color azul dentro de la Figura 16).

Figura 16. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio III.



7.5 PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO IV: REBUSCADORES DE INSECTOS EN EL FOLLAJE DEL SOTOBOSQUE Y DOSEL.

El análisis realizado por el ACP en el gremio cuatro presentó siete componentes principales, el CP I aporta el 33%, el CP II con 19%, el CP III 11%, el CP IV 9%, el CP V 8%, el CP VI 6% y por ultimo el CP VII aportó 4%. Y el restante 7% fue aportado por otros componentes que no aportan valores significativos respecto al análisis (Tabla 13, Figura 17, Anexo I).

Tabla 13. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio IV.

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
I	8,766	33,716	33,716
II	4,969	19,113	52,829
III	3,032	11,662	64,491
IV	2,491	9,580	74,071
V	2,242	8,624	82,694
VI	1,618	6,222	88,916
VII	1,121	4,312	93,228

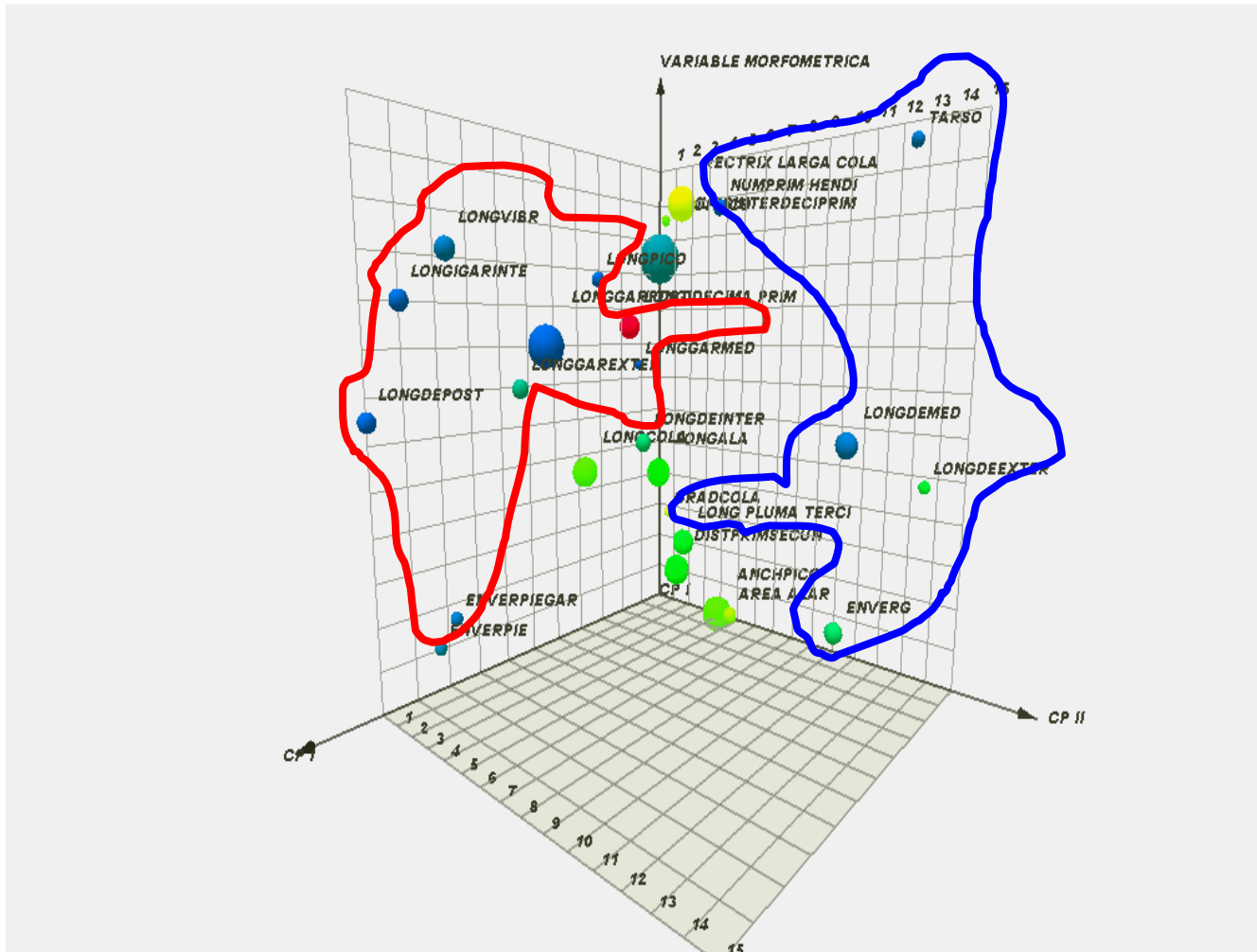
Para el gremio IV, el CP I (Figura 17, Anexo I) contribuye con las siguientes variables morfométricas: longitud del dedo posterior, envergadura del pie, longitud garra interna, envergadura del pie con garras, longitud de las vibrisas, longitud garra externa, longitud del pico, longitud del dedo interno, longitud garra del dedo medio; el aporte de las variables morfométricas en el CP II (Figura 17, Anexo I) está representado de la siguiente manera: longitud del dedo externo, longitud del

tarso, longitud del dedo medio, envergadura, número de primarias con hendidura, longitud de la pluma terciaria; las variables de interés en el CP III (Anexo I) son: muesca interna de la novena primaria, longitud de la garra posterior, ancho del pico, distancia entre primarias y secundarias y longitud del ala, finalmente los rasgos aportados por el CP IV son: longitud de la novena primaria, rectrix más larga de la cola, graduación de la cola, área alar, profundidad del pico y longitud de la cola (Anexo I).

En la Figura 17 se muestra claramente que el gremio IV se caracteriza con variables que hacen parte del complejo de las patas y del pico. La ubicación de las variables puede estar relacionada con el tamaño y forma de las patas (longitud de algunos dedos y garras,) y otras variables como la longitud vibrisas y la longitud del pico [(Anexo I en el CP I) estas variables están subrayadas con una línea irregular color rojo en el CP I dentro de la Figura 17].

Se observa que la ubicación de las variables en el CP II hay tres variables que hacen parte del complejo funcional de las patas y otras tres del complejo funcional del vuelo, principalmente de las alas (Las variables del CP II están rodeadas por una línea irregular color azul en la Figura 17).

Figura 17. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio IV.



7.6 PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO V: BUSCADORES DE INSECTOS EN CORTEZAS DE LOS ÁRBOLES.

El ACP realizado en el gremio cinco presenta dos componentes principales, los cuales aportan el 100% de la variación total en el análisis, el CP I contribuye el 69% de la variación, mientras que el 31% restante es aportado por el CP II (Tabla 14, Figura 18, Anexo K).

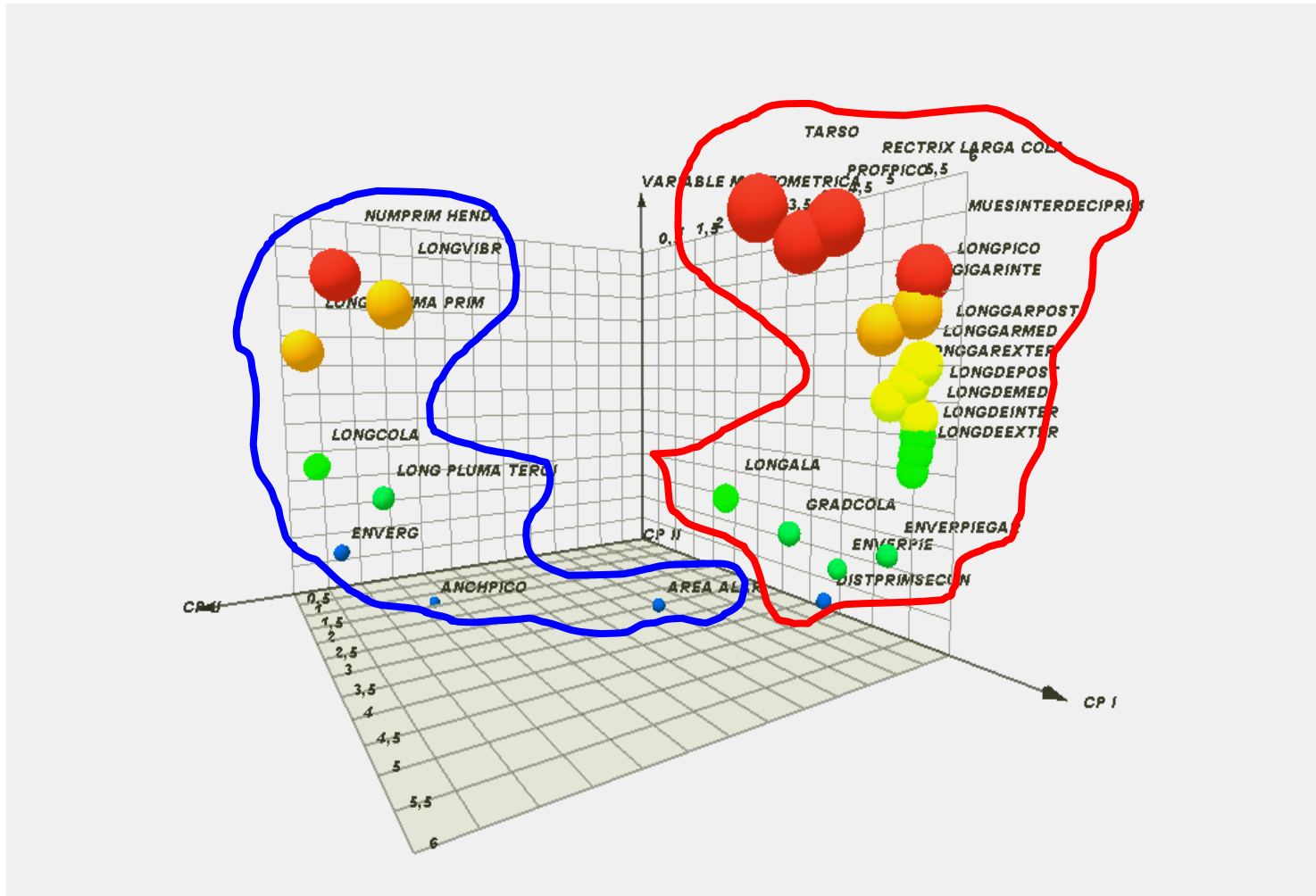
Tabla 14. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio V.

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
I	18,061	69,467	69,467
II	7,939	30,533	100,000

Las variables morfométricas más importantes en el CP I son (Figura 18, Anexo K): muesca interna de la novena primaria, longitud del dedo posterior, longitud del dedo medio, longitud de la garra posterior, longitud del dedo interno, longitud del dedo externo, longitud del pico, longitud de la garra del dedo medio, envergadura del pie con garras, longitud de la garra externa, longitud de la garra interna, envergadura del pie, rectrix más larga de la cola, distancia entre primarias y secundarias, profundidad del pico, graduación de la cola, tarso y longitud del ala, las variables más importantes en el CP II (Figura 18, Anexo K) fueron: longitud de la novena primaria, longitud de la cola, envergadura, número de primarias con hendidura, longitud de la pluma terciaria, longitud de las vibrisas, ancho del pico y área alar.

En la Figura 18 se muestran los dos componentes para el gremio V, se observa que la ubicación de las variables forman un patrón ecomorfológico (tamaño de los dedos, garras y la longitud del tarso) además de encontrarse variables que se relacionan con el tamaño del pico (longitud del pico) y la forma y estructura de la cola (longitud de la rectrix más larga y graduación de la cola), esta información esta encerrada por una línea irregular color rojo dentro de la Figura 18) Además se observa que el CP II se caracteriza por variables que se relacionan con el tamaño y forma de las alas (línea irregular azul dentro de la Figura 18).

Figura 18. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio V.



7.7 PATRÓN MORFOLOGICO EN EL GREMIO VI: OMNÍVOROS.

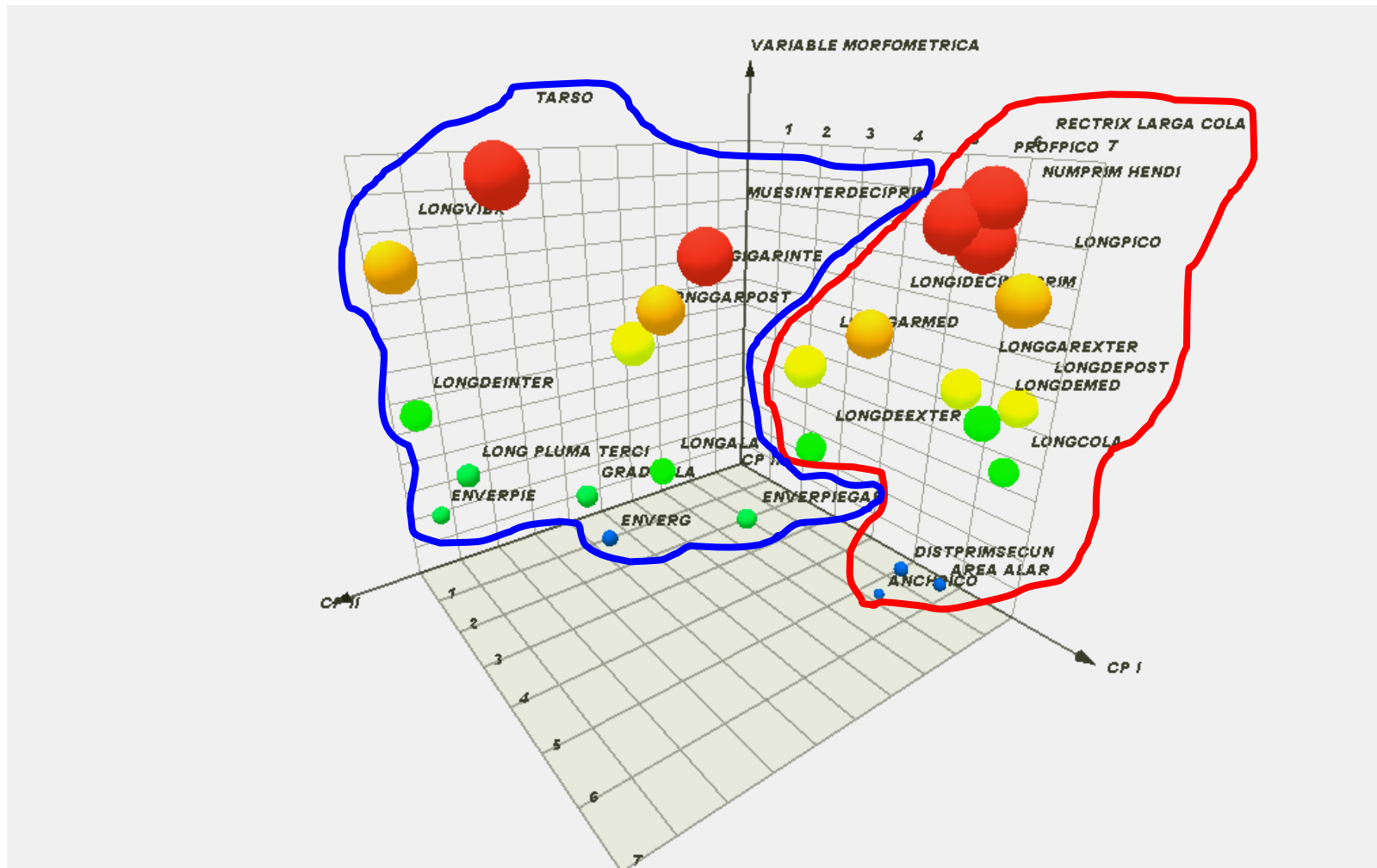
El ACP realizado en el gremio cinco presenta únicamente dos componentes principales de interés, ambos conforman el 100% de la variación total del análisis, el aporte del CP I es de 60%, mientras que el CP II aporta el 40% restante (Tabla 15, Figura 19, Anexo M).

Tabla 15. Número de componentes principales aportados por el análisis en el gremio VI

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de la varianza	% acumulado
I	15,503	59,625	59,625
II	10,497	40,375	100,000

Los rasgos más importantes encontrados en el CP I (Figura 19, Anexo M) fueron: longitud del dedo posterior, longitud de la cola, longitud del pico, longitud del dedo medio, área alar, rectrix más larga de la cola, número de primarias con hendidura, longitud de la garra externa, profundidad del pico, distancia entre primarias y secundarias, ancho del pico, longitud de la novena primaria, longitud del dedo externo y longitud de la garra del dedo medio, el aporte de las variables morfométricas en el CP II (Figura 19, Anexo M) son: longitud de las vibrisas, longitud del dedo interno, envergadura del pie, longitud de la pluma terciaria, tarso, graduación de la cola, envergadura, longitud de la garra posterior, longitud del ala, longitud de la garra interna, muesca interna de la novena primaria y envergadura del pie con garras.

Figura 19. Ubicación de los caracteres morfológicos en los componentes principales aportados por el ACP para el gremio VI.



La Figura 19 representa la ubicación de las variables morfológicas del gremio VI, se observa que en el CP I hay variables (las cuales están encerradas en una línea irregular roja en la Figura 19), que aportan información relacionadas con el tamaño de los dedos, el tamaño de las alas además, tres de las cuatro variables que hacen parte del complejo pico están en el primer componente (longitud del pico, ancho del pico, profundidad del pico). También se observa que el CP II se caracteriza principalmente por variables como la longitud de las vibrisas, la longitud del tarso, el tamaño del ala y la envergadura de los dedos (información encerrada bajo una línea irregular azul dentro de la Figura 19).

8. DISCUSIÓN

La vida de las aves en los bosques depende de su grado de adaptación a esos ambientes, pero también del mantenimiento de las estructuras del bosque a las cuales las aves están adaptadas. Pero ¿cuales son las estructuras morfológicas y como se han estructurado esos rasgos para posibilitar la sobrevivencia exitosa de las aves?

Una primera aproximación a la situación anterior es conocer cuales son los caracteres morfológicos externos propios de las aves que habitan un ambiente dado y tras ello, cuales los patrones morfológicos que se han definido tras las variaciones de esos caracteres ocasionadas por la adaptación de las especies de aves a un ambiente en particular, en este caso los fragmentos de bosque ubicados al norte de la ciudad de Popayán.

Posterior a esto debería venir, a nivel de los individuos la validación de la importancia de cada uno de los caracteres morfológicos en cada una de las especies de aves y el estudio de las relaciones de interdependencia y funcionalidad entre esos caracteres y sus contrapartes vegetales.

A nivel de las funciones del ecosistema, se debe establecer el papel de las diferentes ecoformas de aves en estos bosques, su grado de adaptación, contribución e importancia en la estructuración y eficiencia del sistema.

8.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS

Del inventario inicial de 51 caracteres morfológicos utilizados y aceptados en los diferentes estudios ecomorfológicos revisados (Leisler y Winkler, 1985, 1991), en este trabajo se usaron solamente 26 rasgos porque los 25 restantes implicaban causar daño a los individuos, desde leves hasta la muerte.

La anterior limitación reduce el grado de complejidad y realismo de los modelos de aves obtenidos y se deberá procurar solucionar en futuros estudios. Una posibilidad es la utilización de especímenes de museo, debidamente manipulados para tal fin, para lo cual deberá establecerse en la Sección de Ornitología del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca una sección de este estilo, pues en la actualidad no cuenta con una colección osteológica y también porque el tipo de preparación de los especímenes pueden presentar alteraciones o daños en la morfología original de las aves, hecho que induciría a cometer errores tanto en la medición de las variables como en la interpretación de los resultados finales.

Los 26 caracteres escogidos, sin embargo, representan los complejos funcionales abordados en otros estudios (pico, ala-cola y patas), por lo cual se considera que el número de atributos usados es suficiente y permite validar los resultados obtenidos en este estudio.

8.2 ECOMORFOLOGÍA DE LAS AVES DE PERCHA

Los seis gremio tróficos encontrados en los fragmentos de bosque presentan variaciones morfológicas a nivel de familia y género, motivo por el cual es necesario hacer una aproximación ecomorfológica de un posible modelo de un ave en todos los gremios presentes en los fragmentos de bosque, si se quiere entender con buen grado de precisión los caracteres morfológicos que contribuyen y tienen un significado funcional en la supervivencia dentro de este hábitat.

8.2.1 GREMIO I Rebuscadores de insectos en el follaje del suelo y vegetación baja.

Las aves paserinas del gremio I tienen el pico corto (0.7089) y poco profundo (0.3135), el pico es menos ancho que el de las aves de los otros gremios (0.4607) y sus vibrisas son muy cortas (0.06075). El tarso ocupa el segundo lugar en cuanto al tamaño (22.8987), comparado con aves del gremio VI, las cuales tienen el tarso más largo (33.4533). El hallux o dedo posterior, el interno, el medio y el externo, junto con las garras (posterior, externa, interna y del medio) son cortos y comparten esta misma característica junto con aves de otros gremios, por ejemplo las del gremio VI, IV, III (Tabla 8). Las variables que hacen parte de las alas y la cola, tienen alas cortas (3.2169), al igual que las aves del gremio VI, la cola (1.4258) y la rectrix más larga de esta (2.5033) son caracteres con una longitud muy pequeña. El área alar es muy pequeña (1920920.9812), también se observa que la diferencia entre primarias y secundarias es muy baja (0.5569)

Al parecer estas aves muestran un diseño básico de las alas y los resultados muestran que la forma de las alas de este gremio presenta una forma redondeada (teniendo en cuenta la pequeña diferencia entre primarias y secundarias), este diseño provee maniobrabilidad y alta eficiencia durante el vuelo, desde velocidades bajas a moderadas, la longitud del tarso, la cual es larga en comparación a los gremios IV, II, V, III, los cuales poseen un tarso más corto, puede estar afectado al menos en dos aspectos de comportamiento, puesto que al tener un tarso largo puede favorecer a los insectívoros en la búsqueda de alimento, también permite seleccionar su alimento, ya que buscan entre el forraje que está más cercano a ellos, cuando la vegetación es densa le permite al ave subir verticalmente e investigar en más substratos. Las vibrisas aunque son cortas en aves, se asume que son empleadas como estructuras para capturar su alimento (Welty, 1962; Van Tyne y Berger, 1965), o con función táctil (Kuster, 1905; Chandler, 1914; Stresemann, 1934; Wallace, 1955; Pettingill, 1970), pero en realidad se desconoce con exactitud la función de estas estructuras.

8.2.2 GREMIO II: Insectívoros aéreos, atrapadores de frutos al vuelo.

Se observa que las aves del gremio II se destaca el tamaño de sus alas y cola, es decir: tienen alas largas (4.6064) (un poco más pequeña que las aves del gremio V), su cola es similar a las aves del gremio VI pero más pequeña que las del gremio V, la envergadura de sus alas es larga (14.3535) y el área alar es similar a las aves de los gremios I, VI, IV y III. Estas variables en conjunto confirman las descripciones dadas por Fitzpatrick (1978) el cual mostró que los atrapamoscas de la familia Tyrannidae (gremio II en su mayoría) tienen alas largas y frecuentemente algo estrechas (es decir que son puntiagudas). Tienen el pico poco profundo (0.3001) (compartiendo similitud con aves del gremio VI, I, VI y III), tienen

vibrisas largas (0.6416), siendo estas las más largas respecto a los otros cinco gremios tróficos, una abertura del pico grande (ancho del pico = 0.58459, aunque menor que las aves del gremio V). Los resultados dados por Fitzpatrick (1978), permiten confrontar sus resultados con los obtenidos en esta investigación y permiten validar su afirmación en la cual, el pico es utilizado principalmente para capturar insectos y frutos con técnicas muy variadas. Las patas de las aves de este gremio son pequeñas, presentando sus dedos y garras cortas (similares a las aves de los gremios I, III, IV, VI) (Tabla 8).

8.2.3 GREMIO III: Rebuscadores de frutas e insectos en el follaje del estrato medio y dosel

El complejo funcional de las alas de las aves de este gremio como las Tangaras (*Tangara* spp.) generalmente tienen alas relativamente largas (4.0976) y con un área alar pequeña (2199430.4853). Esta característica hace que aves como las Tangaras que se alimentan de frutas posean alas largas para aumentar las habilidades para tomar frutos y reducir costos de vuelo. Tienen un pico ancho (0.5211) y corto (0.6455, el cual, es la longitud más corta del pico entre todos los gremios encontrados). Este les confiere mayor facilidad en la manipulación de frutos (Moermond y Denslow, 1985), a diferencia de lo encontrado por Winkler y Preleuthner (1999) quienes no hallaron evidencia convincente de que esta variable se relacionara con hábitos frugívoros.

Algunos datos como el área alar o la envergadura son difíciles de explicar con algún grado de satisfacción en las aves de este gremio, permitiendo generalizar que un conjunto de características deben ser consideradas si se requiere lograr un

entendimiento más preciso, teniendo en cuenta las diferencias en los estilos de forrajeo y las especies que son ecológicamente similares (propias de este gremio). Moermond y Denslow (1985) enfatizaron que las diferencias morfológicas que se presentan entre las aves frugívoras, se basa en que estas tienen algún grado de dependencia entre algunos caracteres morfológicos sobre el comportamiento, también mostraron que hay una mayor diferenciación entre aves que toman la fruta desde una percha y aquellas que toman estas al vuelo. En los resultados expuestos aquí no se logró establecer esta afirmación debido a que se necesitarían más observaciones precisas de campo, en las cuales se tenga en cuenta sus técnicas de vuelo, formas de alimentación, clases de frutos tomados, entre otros, además, el hecho de que la frugivoria tenga diferentes consecuencias (morfológicas, de comportamiento y ecología) radica en que siempre se han tomado los datos inadecuados, debido a que estos usualmente presentan caracteres muy relevantes y también demuestran que no revelan características de un patrón ecomorfológico ni de su nicho ecológico.

8.2.4 GREMIO IV: Rebuscadores de insectos en el follaje del sotobosque y dosel.

La cuarta parte de las aves de este gremio son aves migratorias boreales, razón por la cual se enfatiza que el aparato de locomoción es distinto a de las aves residentes Calmaestra y Moreno (2001). Estas aves tienen las alas y la cola corta (3.9229 y 1.6850), para la cola se observa que las rectrices son cortas (3.0943) y la graduación de las rectrices es muy mínima (0.3930), tienen la longitud de la terciaria más corta a diferencia de los otros gremios (0.9367) y presentando en su ala el mayor número de primarias con hendidura (0.5064), tienen un pico corto (0.6505), es el menos profundo de todos los picos en los gremios (0.2600) y respecto a la longitud de las vibrisas se observa que son considerablemente

largas (0.4319). Estas aves, que son en su mayor parte del tiempo insectívoras, y especialmente las aves migratorias boreales y que pertenecen a la familia Parulidae, presentan vibrisas largas las cuales funcionalmente sirven como protección para los ojos contra insectos cuando son atrapados (Kuster, 1905; Chandler, 1914; Stresemann, 1934; Wallace, 1955; Pettingill, 1970). Las patas de las aves de este grupo son parecidas a otros gremios (a excepción del gremio V) es decir dedos y garras cortas (especialmente el hallux: 0.3983), formando así la envergadura de los pies con garras como la más corta entre los seis gremios (1.5278), la longitud del tarso es una variable de interés (tarso corto = 17.2294, el cual es más corto que el resto de otros gremios), se desconoce su funcionalidad en la locomoción y forrajeo en estas aves.

8.2.5 GREMIO V: Buscadores de insectos en cortezas de los árboles.

Todas las aves incluidas en este gremio pertenecen a la familia Dendrocolaptidae, las aves de este gremio poseen el ala más larga (5.7733), el área alar más grande (6122354.1272) tienen la cola y la rectrix más larga que otros (3.4011, 5.2053), además se observa que estas plumas presentan un valor significativo en su graduación (1.3049) (unas más largas que otras en la cola), también presentan la envergadura de las alas significativamente larga (17.0435). Respecto a las patas, tienen el tarso corto (19.9806) debido que para aquellas especies que explotan superficies verticales (Dendrocolaptidae) (Winkler y Bock, 1976; Norberg, 1979; James, 1982; Lederer, 1984) la reducción distal de las patas optimiza la eficiencia de la musculatura soportando así el peso del cuerpo. (Carrascal *et. al.*, 1990).

La reducción del tarso disminuye la distancia entre el centro de gravedad de las aves y la superficie vertical, reduciendo el esfuerzo necesario para sostener el cuerpo cerca del tronco (Norberg, 1979; 1986) (Carrascal *et. al.*, 1990), además del tarso, todos los caracteres encontrados en el complejo funcional de las patas (todos los cuatro dedos y las cuatro garras son largos en comparación a las aves de otros gremios) (Tabla 8), esta característica representa un alto significado funcional dentro de las estrategias de forrajeo de este grupo (en especial cuando se apoyan sobre la corteza de un árbol). El pico es el más largo que el resto de los gremios (1.5255), su profundidad es la más larga (0.3978), es el más ancho en su base (0.6436) y son los que no presentan o tienen muy pocas vibrisas (0.00117).

8.2.6 Gremio VI: Omnívoros

Las aves omnívoras tienen el pico corto (0.6505), poco profundo (0.3259), el ancho en su base es muy pequeño (0.4767) y las vibrisas son cortas (0.2747). Tienen las alas cortas (3.4785), la cola y las rectrices son largas (2.4584, 3.7378), pero no tanto como las del gremio V, la envergadura de las alas es corta (10.7704). Estas aves tienen el tarso más largo de todos los gremios (33.4533) en este estudio, pero los cuatro dedos y las cuatro garras fueron las más cortas que en otros grupos. Las técnicas de forrajeo permiten asociar ciertos caracteres morfológicos con las habilidades que poseen las aves omnívoros. Estas aves presentan un tarso largo, el cual se podría relacionar con formas de alimentación entre el follaje en árboles y arbustos, debido a que este les permite abarcar un radio de acción más amplio, permitiendo aumentar su visibilidad y mejorar su locomoción cursorial. A pesar de tener rasgos morfológicos importantes en el complejo de las patas y ala-cola no se encontró el significado funcional de éstos y por ende el patrón ecomorfológico que representaría estas aves.

9. CONCLUSIONES

Con los protocolos de captura y el esfuerzo de muestreo usados se capturaron 171 individuos de 38 especies de passeriformes, que representan el 29 % del total de aves canoras reportadas para los cuatro fragmentos de bosque estudiados.

El número de individuos evaluados y el porcentaje de especies capturadas permitió conocer sus caracteres morfológicos y elaborar una primera propuesta de modelo ecológico para cada uno de los seis gremios tróficos encontrados en el área de estudio.

De los 51 caracteres morfológicos usados comúnmente en la literatura se evaluaron únicamente 26 en las especies de passeriformes. Los demás no pudieron ser registrados pues ello habría implicado la muerte del individuo.

Los rasgos morfológicos más sobresalientes y funcionalmente importantes para todos los gremios fueron: longitud del ala, envergadura, longitud de la cola, graduación de la cola, distancia entre primarias y secundarias, longitud del pico, profundidad del pico, ancho del pico (gape), longitud de las vibrisas, envergadura de los dedos con garras, longitud del hallux, longitud del dedo medio y por último la longitud del tarso.

Lo anterior no fue óbice para adelantar de manera adecuada los protocolos de análisis establecidos. La selección de las variables biométricas fue exitosa debido a que ellas explicaron en alta proporción la variabilidad ecológica de las especies a nivel de gremio trófico.

Sin embargo, para estudios futuros, cuando la base de conocimiento en el tema sea más amplia y la pregunta en cuestión así lo amerite, podría ser importante evaluar todos los caracteres normalmente utilizados en estudios ecomorfológicos de aves.

Como se había planteado en la hipótesis de trabajo, cada gremio analizado presentó un patrón ecomorfológico particular, el cual muestra rasgos morfológicos propios, que permiten diferenciarlos claramente de los otros gremios y que probablemente, con estudios posteriores podrán ser explicados en términos de habilidades de forrajeo, técnicas de vuelo, alimentación, entre otros aspectos.

Los rebuscadores de insectos en el follaje del suelo y vegetación baja (Gremio I) tienen el ala corta (3.22), la longitud de la cola y la rectrix corta (1.45, 2.50), el tarso largo (22.89), pico corto (0.70), vibrisas cortas (0.06).

El grupo de insectívoros aéreos, atrapadores de frutos al vuelo (Gremio II) tienen alas largas (4.60), cola corta (2.09) pero tienen la rectrix de la cola larga (3.65), el tarso corto (17.91), pico corto (0.30) comisuras relativamente anchas (0.58), este gremio tiene las vibrisas más largas (0.64) y la envergadura de sus alas es relativamente larga (14.35).

Los rebuscadores de frutas e insectos en el follaje del estrato medio y dosel (Gremio III) y los rebuscadores de insectos en el follaje del sotobosque y dosel (Gremio IV) comparten similitudes morfológicas, por ejemplo: tienen alas relativamente largas (4.09, 3.92), su cola es corta (1.45, 1.68), las rectrices de la cola corta (3.16, 3.09) el tarso en el gremio III es largo (22.35) y el del gremio IV es un poco más corto (17.22), pico corto (0.64, 0.65), pico poco ancho (0.52, 0.48), la mayoría de sus dedos y garras son cortos, vibrisas cortas (0.17, 0.43), áreas alares similares (2199430,49, 2256640,07).

Los buscadores de insectos en cortezas de los árboles (Trepatroncos, familia Dendrocolaptidae) forma un patrón definido por la forma de las patas y el tarso, tienen el ala más larga (5.77), la cola y las rectrices más largas (3.40, 5.20), tarso corto (19.98), el pico largo (1.52), pico más profundo y ancho (0.39, 0.64), la garra posterior, el dedo interno, la garra interna, el dedo medio, la garra del dedo medio, el dedo externo, la garra externa, la envergadura del pie y junto con las garras son rasgos en comparación con los gremio I, II, III, IV, VI. (Tabla 8). Las vibrisas cortas (0.01), el área alar más grande (6122354,13), la distancia entre primarias y secundarias es más pronunciada (1.31), su cola presenta rectrices con mayor graduación (1.30) y tienen la envergadura de las alas más larga (17.04).

Algunos rasgos morfológicos del gremio V permiten identificar que contribuyen con las formas de forrajeo y alimentación de este grupo (cuando están sobre la corteza de un árbol buscando alimento entre las plantas epifitas, trepan hasta la parte más alta de este. Una vez ubicados allí, vuelan hacia otro árbol pero con la cualidad de que solo vuelan hacia la parte más baja del nuevo árbol al que se trasladaron, continuando su búsqueda de alimento de nuevo desde abajo hacia arriba y repitiendo así otra vez para trasladarse hacia otro árbol).

Los omnívoros (gremio VI) mostraron una complicada estructura funcional a causa de que no hay una particularidad con respecto al substrato utilizado, el tipo de alimentación preferida o las técnicas de forrajeo empleadas. La principal característica del gremio VI es que presentan el tarso más largo en comparación con el resto de gremios (33.45)-

Puesto que las aves de los fragmentos de bosque localizados al norte de Popayán están sujetas a cambios debidos a actividades antrópicas, es necesario implementar estudios a largo plazo que tengan en cuenta la conservación no solo de las aves si no de otros organismos los cuales son fundamentales para la dinámica de este ecosistema.

10. RECOMENDACIONES

Se recomienda utilizar otras metodologías de captura que permitan capturar individuos de la totalidad de especies de passeriformes que utilizan los diferentes estratos del bosque

Se recomienda la creación de una colección osteológica que permita el mantenimiento de ejemplares debidamente montados para la evaluación de los caracteres morfológicos internos.

Los resultados muestran que hay un amplio campo de investigación, los cuales deben permitir conocer con más profundidad las estructuras morfológicas de un ave passeriforme, al igual que conocer su significado funcional.

Para futuros análisis de esta naturaleza se recomienda valorar la importancia de los caracteres morfométricos aquí definidos (sin importar el grupo taxonómico de aves que se quiera evaluar), la constitución de los complejos funcionales y una agrupación precisa de las especies en gremios tróficos.

BIBLIOGRAFÍA

Alcázar, C. 2003. Evaluación de la vegetación y análisis multitemporal de dos fragmentos de bosque subandino en el valle interandino del río Cauca, municipio de Popayán, Colombia. Tesis de biología. Universidad del Cauca.

Amadon, D. 1943. Bird weights as an aid in taxonomy. *Wilson bull.* 55. (3) 164-177.

Ames, P. I. 1971. The morphology of the syrinx in passerine birds. *Bulletin of the Peabody museum of natural history* 37, 1-94.

Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *Am. Zool.* 23:347–61.

Bairlein, F., B., Leisler, y H. Winkler, 1986. Morphological aspects of habitat selection of small migrating birds in a SW- German stopover site. *J. ornith.* 127:463-473.

Baldwin, S. P., H. C. Oberholser, y I. G. Worley. 1931. Measurements of birds. *Scientific publications of the Cleveland museum of natural history* 2:1–165.

Beecher, W. J. 1951. Convergence in the Coerebidae. *Wilson bull.* 63:274-287.

Behliling, 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.

Bent, A. C. 1942. Life histories of North American flycatchers, larks, swallows, and their allies. U. S. Natl. Mus. Bull., 179.

Bock, W. J. 1966. An approach to the functional analysis of bill shape. *Auk* 83:10-51.

Bock, W. J. 1977. Toward an ecological morphology. *Vogelwarte* 29:127-135.

Boles, W. E. 1995. The world's oldest songbird. *Nature* 374: 21-22.

Borras, A., J. Pascual y J. C. Senar. 2000. What do different bill measures measure and what is the best method to use in granivorous birds? *J. field Ornithol.* 71(4):606–611 autumn 2000.

Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds. In monographs in behavioral ecology. Princeton, N.J.: Princeton University Press.

Calmaestra, R. G. y E. Moreno, 2001. A phylogenetically-based analysis on the relationship between wing morphology and migratory behaviour in Passeriformes. *Ardea* 89 (2): 407-416.

Carrascal, L. M. 1985. Selección de hábitat en un grupo de aves forestales del norte de la Península Ibérica. Importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. *Doñana, acta vertebrada.* 12:75-92.

Carrascal, I. M. Moreno, E. Telleria, J. L. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forest in winter. *Holarct. Ecol* 13: 105-111.

Chandler, A. 1914. Modifications and adaptations to function in feathers of *Circus hudsonius*. Univ. California publ. Zool., 11:329-336.

Cody, M. L. 1981. Hábitat selection in birds: the role of vegetation structure, competitors, and productivity. *Bioscience* 31 .107-113.

Cuatrecasas, J. 1986. Aspectos de la vegetación natural en Colombia. *Pérez-Arbelaez*. 2(8):155-282.

Cracraft, J. 1988. The major clades of birds. In the phylogeny and classification of the Tetrapods, volume 1: amphibians, reptiles, birds, vol. 35a (ed. M.J. Benton), pp. 339-361. Oxford: Clarendon press.

Darwin. C.1859. *On the origin of species*. John Murray. London.

Davis, J. 1954. Seasonal changes in bill length of certain passerine birds. *Condor* 56:142–149.

Diamond, J. 1986. Biology of birds of paradise and bowerbirds. *Annual review of ecology and systematics* 17, 17-37.

Dilger, W. C. 1956. Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bull.* 68:171-199.

Dumbacher, J. P., B. M., Beehler, T. F., Spande, H. M. Garraffo, y J. W. Daly, 1992. Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui*: chemical defense in birds? *Science* 258, 799-801.

Edwards, S. V. y S. Naeem, 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *The American naturalist* 141, 754-789.

Edwards, S. V., W. Arctander, 1991. Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. *Proceedings of the royal society of London series b* 247, 99-107.

Engel's, W. L. 1940. Structural adaptations in the thrashers with comments on interspecific relationships. *Univ. California publ. Zool.*, 42:341-400.

Espinosa, A. y J. Cracraft, 1994. Molecular phylogeny of the lyrebird. *Journal für Ornithologie* 135: 29-68.

Frazzetta, T. H. 1962. A functional consideration of cranial kinesis in lizards, *Journal of Morphology*. 111:287-320.

Frazzetta, T. H. 1970. From hopeful monsters to bolyerine snakes? *Amer. Natur.* 104:55-72.

Feduccia, A. 1995. Explosive radiation in tertiary birds and mammals. *Science* 267: 637-638.

Fitzpatrick, J. W. 1978. Foraging behavior and adaptive radiation in the avian family Tyrannidae. Ph. D. diss. Princeton University, Princeton, New Jersey.

Gentry A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolution Biology* 15:1-84

Gill F. B. 1995. Ornithology. W. H. Freeman and company. United States of America.

Gould S.J., R.C., Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptations programme. Proc. R. Soc. London Ser. B 205:581-98.

Gosler, A. G. 1987. Pattern and process in the bill morphology of the great tit *Parus major*. Ibis 129:451-476.

Gray, D. A. 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. The American Naturalist 148, 453-480.

Greenewalt, C. H. 1975. The flight of birds. The significant dimensions, their departure from requirements for dimensional similarity, and the effect on flight aerodynamics of that departure. Trans. Am. Phil. Soc. 62, 1-67.

Hails, C. J. 1979. A comparison of flight energetics in hirundines and other birds. Comp. Biochem. Physiol. 63:581-586.

Hertel, F. y I. T. Ballance. 1999. Wing ecomorphology of seabirds from Johnston atoll. The Condor 101:549-556.

Hilty, S. L. y W. L. Brown. 2001. Guía de las aves de Colombia. Princeton University press, Princeton, New Jersey.

Huey R.B. y A.F., Bennett. 1986. A comparative approach to field and laboratory. Studies in evolutionary biology.54, pp. 82-98.

Idrobo, C. J. 2004. Movilidad de aves de sotobosque en un paisaje fragmentado de bosque sub-andino al norte de Popayán, Colombia. Tesis de biología. Universidad del Cauca.

James, F. C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. *Ann. Zool. Fennici* 19:275-285.

James, F.C., C.E. McCulloch 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's Box? *Annu. rev. ecol. syst.* 21:129-66.

Karr, J. R. y F. C. James, 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pg 258-291 en M.L. Cody and J.M. diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*. Belknap press of Harvard University press, Cambridge, ma. USA.

Klingenberg, C. P. y W. Ekau, 1996. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological journal of the Linnaean society* 59: 143-177.

Koehl M. A. R. 1996. When does morphology matter? *Annual. rev. ecol. syst.* 27:501-42.

Kokshaysky, N. V. 1973. Functional aspects of some details of bird wing configuration. *syst. Zool.* 22: 442-450.

Kroodsma, D. E. y E. H. Miller, 1996. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca, NY: Cornell University press.

Kuster, E. 1905. Die innervation und entwicklung der tastfeder. Morphol. Jahrb.34:126-148.

Lack, D. 1947. Darwin's finches. Cambridge University Press. London.

Lauder G.V., A.W. Crompton, C. Gans, J. Hanken, K.F., Liem. 1989. Group Report: how are feeding systems integrated and how have evolutionary innovations been introduced? See ref. 232a, pp. 97–115

Lauder G.V. 1995. On the inference of function from structure. In functional morphology in vertebrate paleontology, ed. JJ Thomason, pp. 1–18. Cambridge: Cambridge Univ. press.

Lederer, R .I. 1972. Role of rictal bristles. Wilson Bull. 84 (2) 193-197.

Leisler, B. 1980. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera. Ökol. Vögel 2: 199-220.

Leisler, B., Winkler, H. 1985. Ecomorphology. Curr. Ornithol. 2, 155-186.

Leisler, B., H. Willy, H. Winkler. 1989. Hábitat, behavior and morphology of Acrocephalus warbles: an integrated analysis. Ornis Scandinavica. 20:181-186.

Leisler, B. y H. Winkler. 1991. ergebnisse und konzepte ökomorphologischer untersuchungen an vogeln. Journal fur ornithologie.132:s. 373-425.

Leisler, B. y H. Winkler. 2001. Morphological convergence in papyrus dwelling passerines. Ostrich supplement n° 15. 24-29.

Lozano, I. E. 1993. Diversidad y organización en gremios de la comunidad de aves del sotobosque de bosque primario y vegetación secundaria. Carpanta, ecología y conservación en ecosistemas altoandino. G. I. Andrade (eds) Fundación natura Colombia, The nature conservancy. Empresa de acueducto y alcantarillado de Bogotá. 141-163.

Matthysen, E. 1989. Seasonal variation in bill morphology of nuthatches *Sitta europaea*: dietary adaptations or consequences? *Ardea* 77:117-125.

MCALEECE, N. 1997. BioDiversity Professional Beta 1. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science.

Miles, D. B. y R. E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640.

Moermond, T. C. y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. pp. 865-896. In ornithological monographs N° 36.

Muller, J. P. 1878. On certain variations in the vocal organs of the Passeres that have hitherto escaped notice. London: Macmillan.

Nee, S., A. Mooers, P. H. Harvey. 1992. Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the national academy of sciences (USA)* 89, 8322-8326.

Niemi, G. J. 1985. Patterns of morphological evolution in bird genera of new world and old world peatlands. *Ecology* 66:1215-1228.

Norberg, U. M. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philos. trans. r. Soc. Lond. biol. sci.* 287: 131-165.

Olson, S. L. 1989. Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic. In *proceedings of the xix international ornithological congress*, vol. 29, pp. 2023-2029. Christchurch, New Zeland.

Partridge, I. 1976. Some aspects of the morphology of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*Parus ater*) in relation to their behavior. *j. Zool. (London)* 179:121-133

Packard, G. C. 1967. Seasonal variation in bill length of house sparrow. *Wilson bull.* 79:345-346.

Pennycuik, C. J. 1969. The mechanics of bird migration. *Ibis* 111: 525-556.

Pennycuik, C. J. 1975. Mechanics of flight. pp. 1-75. In D.S. Farmer and J. R. King (eds.), *avian biology*, Vol 5. Academic press. New York.

Pennycuik, C. J., 1989. *Bird flight performance*. Oxford university press. Oxford

Pettingill, O. S., jr. 1970. *Ornithology in laboratory and field*. Fourth ed. Burgess Publishing co., Minneapolis.

Pla E.L. 1986. *Análisis multivariado método de componentes principales*. Secretaria general de la organización de los estados americanos programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Washington, D. C.

Pyle, P., S. N. G. Howell, R. P. Yunick, y D. F. Desante. 1987. *Identification guide to North American passerines*. Slate creek press, Bolinas.

Prum, R. O. 1994. Phylogenetic analysis of alternative social behavior in the manakins (aves: Pipridae). *Evolution* 48, 1657-1665.

Raikow, R. J. 1982. Monophyly of the Passeriformes: test of a phylogenetic hypothesis. *Auk*. 99, 431-455.

Ralph, C. J., G. R., Geupel, P., Pyle, M. E., Thomas, D.F., Desante, B. Mila, 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen tech rep. psw-gtr-159. Albany, ca: Pacific southwest research station, forest service U.S. Department of agriculture 46 P. Albany, California.

Ricklefs, R. E. y G. W. Cox. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos* 29:60-66.

Ricklefs, R. E. y J Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk*. 97:321-338.

Rodríguez, J. V. y J. I. Hernández. 2002. Loros de Colombia. Conservation International. Tropical field guide series. Bogotá Colombia.

Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317-350.

Sagarra, I. D. 1917. Instruccions als recolectors d'aus amb destí al museu. Publicacions junta ciencies naturals Barcelona, Barcelona. 19 pp.

Savile, D. B. O. 1957. Adaptative evolution in the avian wing. *Evolution*.11:212-224.

Schildmacher, H. 1931. Untersuchungen über die funktion der herbstschen kiirperchen. J. Ornithol., 79:374-415.

Schulenberg, T. 1983. Foraging behavior, eco-morphology, and systematics of some antshrikes (Formicaridae: Thamnomanes). Wilson bull., 95 (4) 505-521.

Sibley, C. G. y B. L. Monroe, Jr. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the new world. New haven, Conn.: Yale University press.

Sibley, C. G. y J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds. New haven, Conn.: Yale university press.

SPSS® 11.5 Syntax Reference Guide Copyright © 2002 by SPSS Inc. Printed in the United States of America.

Storer, R. W. 1969. What is a tanager? Living bird 8: 127-136.

Stresemann, E. 1927-1934. Aves. In kiikenthal u. krumbach, handbuch der zoologie. Volume 7, part 2. Walter de gruyter, Berlin.

Thompson, W. D. 1917. On growth and form. Cambridge University press. London.

Torres, P., D. Ibáñez, E. Vásquez, 1992. Geología y estratigrafía de la formación Popayán. Informe interno. Ingeominas, Popayán, 85 pp.

Torres, P. 1997. Aporte al conocimiento de la geología y la estratigrafía de la formación Popayán, departamento del Cauca. Novedades colombianas. 7:4-28 (Museo de Historia Natural - Universidad del Cauca, Popayán).

Van Tyne, J., y A. J. Berger. 1959. Fundamentals of ornithology. John Wiley and Sons, Inc. New York.

Wallace, G. J. 1955. An introduction to ornithology. Macmillan co., New York.

Welty, J. C. 1962. The life of birds. W. B. Saunders co., Philadelphia. Department of zoology, university of Illinois, Urbana, Illinois

Wilson, A. C. 1989. Time scale for bird evolution. Proceedings of the xix international ornithological congress 19, 1912-1917.

Winkler. H. 1971. Die bedeutung der organisation angeborenen verhaltens fur das verstandnis der okologie der wirbeltiere, sitzber. Osterr. akad. wiss. mathem.-naturw. kl 179:110-127

Winkler, H. y B. Leisler, 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds. In, M. L. Cody (ed.): habitat selection in birds, pp. 435-444. Academic press. New York.

Winker, K. 1998. Suggestions for measuring external characters of birds. Ornitología Neotropical 9: 23-30.

Winkler, H. y M. Preleuthner. 1999. The ecomorphology of Neotropical frugivores. Acta ornithologica 34:141-148.

Voous, K. H. 1985. Passeriformes, pp. 440-441. In, a dictionary of birds B Campbell y E. Lack, Eds.

XL STAT. 2004. www.xlstat.com/indexes.html

ANEXOS

Anexo A. Caracteres morfológicos utilizados con mayor frecuencia en investigaciones en ecomorfología.

Peso, longitud del ala, longitud del tarso, longitud de la cola, longitud del pico desde el cráneo, profundidad del pico, ancho del pico desde la base, dedo posterior, dedo interno, dedo externo, dedo del medio, garra del dedo posterior, garra del dedo interno, garra del dedo externo, garra del dedo medio, envergadura del pie, envergadura del pié con garras, longitud de las vibrisas, envergadura, área alar, cuerda alar, alula, novena primaria, primara secundaria, ultima terciaria, rectrix de la cola más larga, punta de la novena pluma primaria, punta de la primara pluma secundaria, graduación de la cola, muesca interna de la segunda primaria, número de primarias con muesca, primaria más larga, longitud del cráneo, longitud de la cavidad del cerebro, ancho del cráneo, ancho entre cuadrados, ancho interorbital, profundidad del cráneo, *coracoides*, profundidad de la quilla, *sinsacrun*/ancho de la pelvis, *sinsacrun*/ancho de la pelvis, longitud del esternón, fémur, tibiotarsus, tarsometatarsus, húmero, ulna, carpometacarpus, falanges y ángulo del pico en radianes.

Anexo B. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio I.

Variable morfométrica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergadura	1													
2. Area alar	-,237	1												
3. Long pluma terci	-,186	,999	1											
4. Rectrix larga cola	-,292	,998	,994	1										
5. Longidecima prim.	,900	,209	,261	,154	1									
6. Distrimsecun	-,345	,994	,986	,998	,098	1								
7. Gradcola	-,972	,460	,413	,510	-,772	,558	1							
8. Muesinterdeciprim	,125	,934	,952	,912	,545	,888	,113	1						
9. Numprim hendi	,439	,769	,802	,732	,786	,692	-,214	,947	1					
10. Longcola	-,609	,915	,892	,936	-,203	,955	,780	,710	,445	1				
11. Longala	,882	,248	,299	,193	,999	,137	-,746	,578	,810	-,164	1			
12. Longpico	,806	-,767	-,731	-,801	,468	-,834	-,923	-,486	-,179	-,961	,432	1		
13. Profpico	-,316	-,847	-,874	-,816	-,697	-,781	,082	-,981	-,991	-,560	-,725	,308	1	
14. Anchpico	,399	,796	,827	,760	,759	,722	-,171	,960	,999	,484	,784	-,221	-,996	1
15. Longvibr	,723	-,843	-,813	-,872	,350	-,898	-,866	-,595	-,304	-,988	,312	,992	,427	-,345
16. Longdepost	-,244	-,884	-,907	-,856	-,642	-,826	,008	-,993	-,979	-,620	-,672	,377	,997	-,987
17. Longdeinter	,479	-,966	-,951	-,979	,049	-,989	-,673	-,811	-,579	-,988	,009	,906	,681	-,613
18. Longdemed	-,986	,073	,020	,129	-,960	,185	,919	-,288	-,581	,470	-,948	-,697	,468	-,546
19. Longdeexter	-,040	,980	,989	,967	,399	,952	,275	,986	,880	,817	,435	-,624	-,935	,900
20. Longgarpost	-,923	,593	,550	,637	-,663	,680	,988	,266	-,059	,868	-,633	-,972	-,074	-,016
21. Longigarinte	,161	-,997	-1	-,991	-,284	-,982	-,390	-,959	-,816	-,881	-,323	,714	,886	-,840
22. Longgarmed	,052	-,982	-,991	-,970	-,388	-,955	-,287	-,984	-,875	-,824	-,424	,633	,931	-,895
23. Longgarexter	-,064	-,954	-,969	-,936	-,492	-,915	-,174	-,998	-,925	-,753	-,526	,540	,967	-,940
24. Enverpie	-,831	-,343	-,392	-,290	-,990	-,235	,676	-,656	-,864	,065	-,995	-,340	,790	-,842
25. Enverpiegar	-,476	-,742	-,776	-,703	-,811	-,661	,254	-,932	-,999	-,408	-,834	,138	,985	-,996
26. Tarso	-,553	-,678	-,716	-,636	-,860	-,591	,340	-,896	-,991	-,324	-,880	,048	,965	-,985

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	,493	1										
17. Longdeinter	,953	,734	1									
18. Longdemed	-,599	,402	-,327	1								
19. Longdeexter	-,719	-,959	-,896	-,126	1							
20. Longgarpost	-,933	-,148	-,780	,846	,422	1						
21. Longigarinte	,798	,918	,943	,004	-,993	-,529	1					
22. Longgarmed	,728	,956	,901	,114	-1	-,433	,994	1				
23. Longgarexter	,643	,983	,845	,228	-,995	-,325	,975	,993	1			
24. Enverpie	-,216	,743	,090	,912	-,522	,553	,415	,512	,608	1		
25. Enverpiegar	,264	,969	,544	,615	-,860	,100	,792	,854	,908	,884	1	
26. Tarso	,176	,943	,466	,683	-,810	,189	,733	,803	,867	,923	,996	1

*1: Envergadura, 2: Área alar, 3: Longitud de la pluma terciaria, 4: Rectrix mas larga de la cola, 5: Long. novena primaria, 6: Distancia entre primarias y secundarias, 7: Graduación de la cola, 8: Muesca interna de la novena primaria, 9: Número de primarias con hendidura, 10: Longitud de la cola, 11: Longitud del ala, 12: Longitud del pico, 13: Profundidad del pico, 14: Ancho del pico, 15: Longitud de las vibras, 16: Long. dedo posterior, 17: Long. dedo interno, 18: Long. dedo medio, 19: Long. dedo externo, 20: Long. garra del dedo posterior, 21: Long. garra del dedo interno, 22: Long. garra del dedo medio, 23: Long. garra del dedo externo, 24: Envergadura del pie, 25: Envergadura del pie con garras, 26: Long. del tarso

Anexo C. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio I en (%) de varianza.

Variable morfométrica	CP I	CP II
Envergadura	0,000	10,859
Área alar	5,596	0,655
Longitud de la pluma terciaria	5,732	0,408
Rectrix mas larga de la cola	5,421	0,975
Long. novena primaria	1,168	8,730
Distancia entre primarias y secundarias	5,212	1,355
Graduación de la cola	0,310	10,294
Muesca interna de la novena primaria	5,874	0,149
Número de primarias con hendidura	4,849	2,017
Longitud de la cola	3,696	4,120
Longitud del ala	1,363	8,374
Longitud del pico	2,041	7,138
Profundidad del pico	5,392	1,028
Ancho del pico	5,042	1,666
Longitud de las vibrisas	2,793	5,767
Long. dedo posterior	5,623	0,606
Long. dedo interno	4,545	2,572
Long. dedo medio	0,180	10,532
Long. dedo externo	5,941	0,026
Long. garra del dedo posterior	0,847	9,314
Long. garra del dedo interno	5,784	0,312
Long. garra del dedo medio	5,933	0,040
Long. garra del dedo externo	5,937	0,033
Envergadura del pie	1,889	7,415
Envergadura del pie con garras	4,650	2,380
Long. del tarso	4,181	3,235

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.

Anexo D. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio II.

Variable morfológica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergad	1													
2. Area alar	,660	1												
3. Long pluma terci	,308	,892	1											
4. Rectrix larga cola	,945	,551	,151	1										
5. Longidecima prim.	,953	,792	,446	,895	1									
6. Distrimsecun	-,533	-,212	-,166	-,274	-,382	1								
7. Gradcola	,700	,387	-,031	,711	,795	-,139	1							
8. Muesinterdeciprim	,765	,891	,619	,785	,890	,006	,634	1						
9. Numprim hendi	,218	,848	,942	,040	,426	-,105	,117	,581	1					
10. Longcola	,530	,954	,891	,493	,661	,017	,217	,878	,796	1				
11. Longala	,983	,710	,346	,923	,989	-,467	,795	,821	,311	,564	1			
12. Longpico	,841	,632	,488	,682	,721	-,782	,247	,515	,306	,514	,764	1		
13. Profpico	,714	-,042	-,445	,775	,559	-,397	,659	,251	-,497	-,163	,664	,448	1	
14. Anchpico	,048	,752	,957	-,129	,220	-,076	-,169	,421	,958	,754	,107	,269	-,661	1
15. Longvibr	,459	,482	,156	,642	,614	,484	,686	,804	,198	,542	,545	-,011	,292	,013
16. Longdepost	-,230	,554	,797	-,255	-,044	,397	-,361	,342	,764	,700	-,178	-,078	-,807	,864
17. Longdeinter	-,149	-,313	-,434	,178	-,187	,739	-,059	,053	-,544	-,075	-,187	-,402	,175	-,507
18. Longdemed	,070	-,436	-,757	,247	,082	,290	,622	-,041	-,593	-,490	,127	-,409	,603	-,781
19. Longdeexter	-,452	-,333	-,347	-,148	-,376	,959	-,130	-,037	-,343	-,090	-,426	-,719	-,183	-,306
20. Longgarpost	-,253	-,834	-,797	-,243	-,500	-,318	-,297	-,792	-,849	-,878	-,364	-,104	,367	-,762
21. Longigarinte	,000	-,601	-,594	,024	-,301	-,414	-,341	-,559	-,780	-,598	-,161	,215	,464	-,660
22. Longgarmed	,396	-,015	-,121	,514	,155	-,184	-,181	,117	-,436	,103	,235	,508	,485	-,337
23. Longgarexter	,200	-,191	-,201	,294	-,070	-,210	-,387	-,123	-,517	-,067	,022	,413	,363	-,363
24. Enverpie	-,582	-,175	-,108	-,373	-,381	,970	-,082	-,009	,025	,008	-,481	-,840	-,491	,027
25. Enverpiegar	-,294	-,814	-,960	-,063	-,394	,394	,080	-,462	-,914	-,752	-,319	-,564	,424	-,940
26. Tarso	-,493	-,911	-,965	-,312	-,566	,380	-,030	-,644	-,861	-,875	-,498	-,700	,241	-,867

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	,171	1										
17. Longdeinter	,497	-,043	1									
18. Longdemed	,442	-,674	,432	1								
19. Longdeexter	,482	,197	,894	,401	1							
20. Longgarpost	-,650	-,782	,055	,278	-,128	1						
21. Longigarinte	-,564	-,676	,149	,066	-,176	,904	1					
22. Longgarmed	,014	-,236	,469	-,122	,054	,321	,680	1				
23. Longgarexter	-,221	-,255	,410	-,200	,025	,483	,800	,967	1			
24. Enverpie	,453	,439	,565	,288	,872	-,388	-,561	-,415	-,434	1		
25. Enverpiegar	,080	-,671	,653	,815	,576	,628	,462	,165	,201	,309	1	
26. Tarso	-,102	-,630	,486	,756	,509	,672	,410	-,055	,034	,349	,959	1

Anexo E. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio II en (%) de varianza.

Variables morfométricas	CP I	CP II	CP III	CP IV
Envergadura	3,754	8,100	0,302	0,000
Área alar	9,014	0,003	0,220	0,171
Longitud de la pluma terciaria	7,647	1,590	0,583	0,803
Rectrix mas larga de la cola	2,215	8,374	2,623	0,992
Long. novena primaria	5,406	4,447	1,539	0,521
Distancia entre primarias y secundarias	0,831	4,526	9,758	2,883
Graduación de la cola	1,154	3,946	6,426	9,309
Muesca interna de la novena primaria	6,362	0,712	4,604	0,564
Número de primarias con hendidura	7,099	2,778	0,088	0,850
Longitud de la cola	7,751	0,173	0,736	3,714
Longitud del ala	4,367	6,464	0,958	0,539
Longitud del pico	3,974	5,386	2,997	1,016
Profundidad del pico	0,051	13,229	0,914	0,300
Ancho del pico	5,725	4,504	1,053	0,033
Longitud de las vibrisas	1,320	0,256	15,938	0,300
Long. dedo posterior	2,698	8,337	0,034	4,030
Long. dedo interno	1,697	0,048	8,236	13,723
Long. dedo medio	2,209	2,218	8,636	5,457
Long. dedo externo	1,751	1,698	10,015	5,998
Long. garra del dedo posterior	5,830	2,396	3,691	0,062
Long. garra del dedo interno	3,110	4,628	4,639	3,258
Long. garra del dedo medio	0,040	5,038	0,301	22,319
Long. garra del dedo externo	0,452	3,516	1,756	21,860
Envergadura del pie	0,555	6,417	9,199	0,196
Envergadura del pie con garras	6,919	1,087	3,225	0,003
Long. del tarso	8,069	0,130	1,530	1,101

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.

Anexo F. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio III.

Variable morfológica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergad	1													
2. Area alar	,541	1												
3. Long pluma terci	,334	,629	1											
4. Rectrix larga cola	,465	,595	-,002	1										
5. Longidecima prim.	,844	,437	,521	,182	1									
6. Distprimsecun	,566	,526	,755	-,106	,822	1								
7. Gradcola	-,038	,097	,292	-,433	,074	,526	1							
8. Muesinterdeciprim	,506	,425	-,191	,675	,097	-,169	-,142	1						
9. Numprim hendi	-,284	-,084	,138	,185	-,259	-,123	,022	-,392	1					
10. Longcola	-,218	-,214	-,607	,395	-,619	-,899	-,594	,537	-,025	1				
11. Longala	,863	,413	,460	,286	,983	,719	-,056	,195	-,258	-,485	1			
12. Longpico	,223	,598	-,084	,918	-,043	-,243	-,510	,552	,136	,459	,036	1		
13. Propico	-,631	,098	-,026	-,155	-,649	-,189	,329	-,328	,384	-,011	-,749	,130	1	
14. Anchpico	,748	,704	,591	,614	,561	,350	-,234	,555	-,091	,058	,630	,425	-,486	1
15. Longvibr	,439	-,258	-,116	,262	,381	-,032	-,483	-,072	,345	,065	,455	,048	-,569	,234
16. Longdepost	-,084	,096	,590	-,581	,369	,725	,638	-,496	-,155	-,849	,257	-,601	,039	-,136
17. Longdeinter	,473	,377	,697	-,133	,773	,845	,413	-,011	-,311	-,710	,735	-,332	-,473	,424
18. Longdemed	,695	,481	,686	-,058	,896	,963	,472	,009	-,260	-,797	,825	-,266	-,414	,456
19. Longdeexter	,248	,558	,789	,152	,516	,768	,476	-,192	,377	-,716	,456	,012	,056	,343
20. Longgarpost	,686	,208	,198	,305	,699	,293	-,306	,483	-,503	-,007	,798	,061	-,931	,661
21. Longgarinte	,447	,521	,534	,382	,586	,351	-,453	,208	-,297	-,111	,655	,324	-,538	,712
22. Longgarmed	,185	,304	,085	,630	,124	-,247	-,875	,275	-,017	,430	,252	,669	-,336	,546
23. Longgarexter	-,027	-,129	-,283	,233	-,195	-,545	-,595	,539	-,447	,719	-,046	,216	-,478	,302
24. Enverpie	,683	,396	,563	-,110	,916	,873	,249	,013	-,504	-,713	,862	-,261	-,546	,418
25. Enverpiegar	,797	,379	,431	,129	,957	,712	-,105	,111	-,458	-,510	,953	-,033	-,708	,536
26. Tarso	,552	,050	,183	-,106	,845	,659	,118	-,033	-,449	-,613	,830	-,291	-,683	,141

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	-,422	1										
17. Longdeinter	-,116	,779	1									
18. Longdemed	,046	,653	,904	1								
19. Longdeexter	-,087	,629	,689	,676	1							
20. Longgarpost	,329	,044	,605	,505	,086	1						
21. Longigarinte	,097	,177	,567	,416	,329	,747	1					
22. Longgarmed	,294	-,419	-,083	-,204	-,082	,465	,761	1				
23. Longgarexter	-,032	-,385	-,092	-,360	-,508	,551	,435	,596	1			
24. Enverpie	,055	,615	,881	,936	,465	,641	,560	-,040	-,160	1		
25. Enverpiegar	,340	,321	,720	,804	,319	,773	,688	,259	-,008	,923	1	
26. Tarso	,252	,503	,746	,755	,312	,673	,432	-,038	-,089	,864	,860	1

Anexo G. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio III en (%) de varianza.

Variables morfométricas	CP I	CP II	CP III	CP IV
Envergadura	1,453	6,826	7,903	2,572
Área alar	1,353	1,071	2,935	20,584
Longitud de la pluma terciaria	3,141	1,617	0,921	12,179
Rectrix mas larga de la cola	4,102	3,740	6,354	0,428
Long. novena primaria	0,377	9,980	0,134	3,859
Distancia entre primarias y secundarias	0,030	14,909	0,462	2,096
Graduación de la cola	2,617	1,197	12,006	1,383
Muesca interna de la novena primaria	0,960	0,067	7,765	1,976
Número de primarias con hendidura	0,519	5,922	0,438	1,751
Longitud de la cola	1,380	13,065	1,380	0,863
Longitud del ala	1,596	10,637	3,923	0,024
Longitud del pico	1,386	3,560	9,392	4,656
Profundidad del pico	0,054	7,457	2,006	8,049
Ancho del pico	6,905	0,193	5,354	1,418
Longitud de las vibrisas	0,075	1,525	6,619	0,541
Long. dedo posterior	4,241	0,040	15,473	0,001
Long. dedo interno	9,819	0,003	3,100	0,127
Long. dedo medio	8,510	2,205	2,954	0,489
Long. dedo externo	7,392	0,581	2,065	3,149
Long. garra del dedo posterior	5,782	0,519	1,039	7,131
Long. garra del dedo interno	8,267	0,018	0,880	2,754
Long. garra del dedo medio	4,076	3,776	3,185	3,981
Long. garra del dedo externo	3,700	6,989	0,951	6,776
Envergadura del pie	9,603	0,967	1,898	0,446
Envergadura del pie con garras	9,280	0,439	0,019	2,003
Long. del tarso	3,383	2,697	0,847	10,764

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.

Anexo H. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio IV.

Variable morfológica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergad	1													
2. Area alar	-,199	1												
3. Long pluma terci	,224	,503	1											
4. Rectrix larga cola	-,125	-,011	-,244	1										
5. Longidecima prim.	,259	-,615	-,162	-,241	1									
6. Distprimsecun	,660	-,447	-,210	-,392	,653	1								
7. Gradcola	-,060	-,228	-,206	,631	-,062	-,077	1							
8. Muesinterdeciprim	,052	,236	-,189	,255	-,254	-,058	-,172	1						
9. Numprim hendi	-,440	,333	,134	,327	-,651	-,697	,484	,090	1					
10. Longcola	-,384	,133	-,119	,845	-,519	-,691	,526	,015	,475	1				
11. Longala	,971	-,358	,075	-,130	,410	,778	,022	-,016	-,538	-,420	1			
12. Longpico	,467	,024	,091	,619	-,193	,021	,343	,243	,175	,396	,366	1		
13. Profpico	-,322	,300	-,042	,743	-,703	-,752	,509	,271	,717	,820	-,396	,296	1	
14. Anchpico	,199	,101	,204	,377	-,437	-,341	-,141	,422	,119	,464	,050	,603	,342	1
15. Longvibr	,544	-,075	-,335	-,228	-,005	,570	-,101	-,045	-,317	-,270	,552	,244	-,337	-,005
16. Longdepost	,274	-,284	,164	,327	,153	-,022	,321	,294	,350	,003	,224	,523	,208	,235
17. Longdeinter	,025	,159	,193	,430	-,394	-,488	,260	,417	,677	,277	-,098	,400	,671	,297
18. Longdemed	-,158	,101	,069	,424	-,057	-,091	,761	-,108	,500	,228	-,114	,185	,398	-,430
19. Longdeexter	-,037	,028	,236	,395	-,376	-,495	,413	,100	,616	,350	-,097	,153	,718	,102
20. Longgarpost	-,091	-,049	-,400	,271	-,078	-,030	,216	,795	,373	,004	-,095	,181	,284	,131
21. Longigarinte	,092	-,195	,183	,378	-,006	-,266	,248	,359	,474	,173	,006	,514	,325	,439
22. Longgarmed	,319	-,399	,187	,175	,075	-,143	,399	-,163	,358	,153	,290	,261	,273	,234
23. Longgarexter	,090	-,168	-,343	,631	,049	,043	,429	,693	,249	,215	,097	,552	,360	,226
24. Enverpie	,212	-,133	,173	,445	,142	-,025	,582	,053	,445	,112	,185	,556	,284	-,040
25. Enverpiegar	,198	-,146	,090	,472	,152	-,020	,532	,123	,424	,116	,166	,605	,267	,008
26. Tarso	-,031	-,670	-,334	,241	,169	,129	,462	-,409	,101	,165	,063	,222	,036	-,145

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	-,329	1										
17. Longdeinter	-,370	,764	1									
18. Longdemed	-,345	,386	,387	1								
19. Longdeexter	-,517	,586	,851	,520	1							
20. Longgarpost	-,057	,502	,505	,169	,191	1						
21. Longigarinte	-,417	,944	,791	,233	,563	,540	1					
22. Longgarmed	-,120	,627	,541	,092	,568	,145	,640	1				
23. Longgarexter	-,134	,701	,566	,398	,302	,825	,665	,175	1			
24. Enverpie	-,265	,878	,693	,707	,578	,351	,759	,541	,636	1		
25. Enverpiegar	-,215	,888	,694	,643	,512	,416	,785	,500	,698	,988	1	
26. Tarso	-,046	,334	,080	,375	,264	-,134	,226	,218	,158	,387	,384	1

Anexo I. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio IV en (%) de varianza.

Variable morfométrica	CP I	CP II	CP III	CP IV
Envergadura	2,376	11,580	2,882	2,803
Área alar	0,965	5,483	2,143	8,829
Longitud de la pluma terciaria	4,572	6,702	3,828	4,464
Rectrix mas larga de la cola	0,001	1,365	9,019	10,297
Long. novena primaria	1,589	0,015	5,351	17,025
Distancia entre primarias y secundarias	0,014	1,212	8,107	4,878
Graduación de la cola	0,668	1,388	0,010	9,800
Muesca interna de la novena primaria	0,058	0,045	14,663	1,275
Número de primarias con hendidura	4,191	7,823	0,877	0,139
Longitud de la cola	3,737	0,001	7,094	7,415
Longitud del ala	0,057	0,014	7,720	5,964
Longitud del pico	6,130	4,394	0,624	0,097
Profundidad del pico	0,508	0,970	0,377	7,884
Ancho del pico	0,011	3,806	9,646	7,436
Longitud de las vibrisas	9,665	2,299	2,687	0,566
Long. dedo posterior	10,997	0,042	2,222	0,032
Long. dedo interno	3,435	3,216	2,538	2,624
Long. dedo medio	3,141	12,295	3,550	0,492
Long. dedo externo	1,283	14,128	0,219	4,055
Long. garra del dedo posterior	5,690	0,695	10,157	0,025
Long. garra del dedo interno	10,267	0,716	2,374	0,109
Long. garra del dedo medio	2,860	2,207	0,106	0,002
Long. garra del dedo externo	6,734	0,808	2,500	1,979
Envergadura del pie	10,524	3,018	0,060	0,883
Envergadura del pie con garras	10,061	3,007	0,438	0,509
Long. del tarso	0,465	12,771	0,808	0,419

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.

Anexo J. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio V

Variable morfológica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergad	1													
2. Area alar	,579	1												
3. Long pluma terci	,377	-,340	1											
4. Rectrix larga cola	,615	,755	-,056	1										
5. Longidecima prim.	,874	,650	,097	,658	1									
6. Distprimsecun	,288	,167	,019	,267	,590	1								
7. Gradcola	,709	,727	,132	,966	,696	,306	1							
8. Muesinterdeciprim	,467	,668	-,408	,799	,519	-,041	,659	1						
9. Numprim hendi	,548	,131	,777	,206	,354	-,054	,401	-,156	1					
10. Longcola	,456	,930	-,428	,863	,532	,105	,804	,797	,010	1				
11. Longala	,668	,626	-,080	,723	,884	,714	,678	,581	,030	,561	1			
12. Longpico	,708	,617	,210	,882	,801	,512	,883	,579	,364	,611	,873	1		
13. Proppico	,561	,818	-,069	,625	,757	,536	,642	,337	,304	,646	,775	,756	1	
14. Anchpico	,046	-,040	,194	,292	-,207	-,041	,279	,143	-,201	,114	,035	,174	-,203	1
15. Longvibr	-,844	-,222	-,364	-,450	-,647	-,181	-,507	-,472	-,269	-,217	-,495	-,482	-,096	-,286
16. Longdepost	-,315	-,221	,386	-,205	-,509	-,066	-,080	-,623	,196	-,223	-,431	-,198	-,107	,484
17. Longdeinter	,315	,432	,028	,646	,467	,643	,596	,324	-,071	,427	,782	,792	,647	,452
18. Longdemed	-,362	-,498	,338	-,296	-,229	,553	-,235	-,671	-,046	-,522	-,005	-,004	-,021	,203
19. Longdeexter	-,720	-,863	-,082	-,735	-,737	-,358	-,828	-,385	-,509	-,766	-,609	-,715	-,857	,034
20. Longgarpost	,299	,224	,503	,564	,235	,374	,641	,023	,403	,255	,394	,686	,445	,564
21. Longigarinte	,706	,563	,372	,825	,724	,551	,896	,374	,482	,549	,761	,943	,727	,298
22. Longgarmed	,447	,555	,219	,584	,496	,610	,656	,081	,273	,463	,632	,718	,774	,355
23. Longgarexter	,689	,390	,525	,686	,716	,598	,773	,225	,556	,336	,740	,915	,677	,212
24. Enverpie	-,462	-,441	,446	-,242	-,525	,060	-,161	-,663	,165	-,412	-,353	-,107	-,141	,372
25. Enverpiegar	-,264	-,118	,278	,196	-,293	,203	,214	-,241	,015	-,016	,008	,250	,079	,651
26. Tarso	-,821	-,301	-,448	-,358	-,605	,123	-,477	-,351	-,690	-,240	-,223	-,360	-,171	,186

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	,395	1										
17. Longdeinter	-,165	,119	1									
18. Longdemed	,351	,571	,401	1								
19. Longdeexter	,311	-,029	-,455	,226	1							
20. Longgarpost	-,126	,552	,768	,486	-,490	1						
21. Longigarinte	-,464	,088	,782	,145	-,786	,832	1					
22. Longgarmed	-,130	,409	,840	,383	-,744	,838	,851	1				
23. Longgarexter	-,462	,073	,752	,278	-,671	,820	,965	,798	1			
24. Enverpie	,507	,877	,232	,803	,176	,608	,101	,340	,170	1		
25. Enverpiegar	,302	,766	,610	,695	-,047	,829	,410	,595	,398	,867	1	
26. Tarso	,757	,390	,224	,587	,462	,030	-,348	,041	-,355	,531	,526	1

Anexo K. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio V en (%) de varianza.

Variable morfométrica	CP I	CP II
Envergadura	0,392	11,704
Área alar	3,477	4,686
Longitud de la pluma terciaria	0,861	10,637
Rectrix mas larga de la cola	4,873	1,511
Long. novena primaria	0,079	12,418
Distancia entre primarias y secundarias	4,854	1,552
Graduación de la cola	4,567	2,206
Muesca interna de la novena primaria	5,537	0,000
Número de primarias con hendidura	0,462	11,545
Longitud de la cola	0,168	12,214
Longitud del ala	4,047	3,389
Longitud del pico	5,494	0,098
Profundidad del pico	4,630	2,063
Ancho del pico	1,349	9,528
Longitud de las vibrisas	1,004	10,312
Long. dedo posterior	5,535	0,004
Long. dedo interno	5,520	0,038
Long. dedo medio	5,534	0,005
Long. dedo externo	5,501	0,080
Long. garra del dedo posterior	5,534	0,005
Long. garra del dedo interno	5,238	0,679
Long. garra del dedo medio	5,454	0,188
Long. garra del dedo externo	5,323	0,485
Envergadura del pie	4,953	1,328
Envergadura del pie con garras	5,332	0,465
Long. del tarso	4,281	2,858

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.

Anexo L. Matriz de correlación entre las variables morfométricas del gremio VI.

Variable morfológica	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. Envergad	1													
2. Area alar	-,327	1												
3. Long pluma terci	,616	,543	1											
4. Rectrix larga cola	-,311	1	,557	1										
5. Longidecima prim.	,903	-,701	,218	-,689	1									
6. Distprimsecun	-,220	,994	,633	,996	-,618	1								
7. Gradcola	-,999	,290	-,646	,274	-,886	,182	1							
8. Muesinterdeciprim	,985	-,487	,469	-,472	,964	-,387	-,977	1						
9. Numprim hendi	,795	-,833	,012	-,824	,978	-,767	-,771	,889	1					
10. Longcola	-,524	,976	,348	,972	-,839	,946	,491	-,665	-,933	1				
11. Longala	,995	-,422	,532	-,407	,942	-,318	-,990	,997	,853	-,608	1			
12. Longpico	-,691	,909	,143	,902	-,935	,857	,663	-,807	-,988	,978	-,761	1		
13. Propfico	-,836	,791	-,084	,781	-,991	,718	,815	-,919	-,997	,905	-,888	,974	1	
14. Anchpico	-,176	,988	,667	,990	-,582	,999	,138	-,345	-,737	,931	-,276	,833	,687	1
15. Longvibr	,783	,333	,973	,348	,439	,435	-,806	,662	,244	,120	,715	-,091	-,313	,475
16. Longdepost	-,576	,961	,288	,956	-,872	,924	,544	-,710	-,954	,998	-,657	,989	,930	,906
17. Longdeinter	,777	,340	,974	,356	,432	,443	-,801	,655	,237	,128	,709	-,083	-,306	,482
18. Longdemed	,747	-,873	-,064	-,864	,960	-,813	-,720	,851	,997	-,958	,811	-,997	-,989	-,786
19. Longdeexter	-,017	,950	,777	,956	-,445	,979	-,022	-,192	-,620	,861	-,119	,735	,562	,987
20. Longgarpost	,278	,817	,928	,827	-,162	,876	-,315	,105	-,362	,673	,178	,502	,294	,897
21. Longigarinte	,232	,844	,909	,853	-,209	,898	-,269	,058	-,406	,707	,131	,543	,339	,917
22. Longgarmed	,001	,945	,788	,950	-,429	,975	-,040	-,174	-,606	,851	-,101	,722	,547	,984
23. Longgarexter	-,797	,832	-,015	,822	-,979	,765	,773	-,890	-1	,932	-,854	,987	,998	,735
24. Enverpie	,890	,140	,907	,156	,608	,249	-,907	,797	,431	-,078	,839	-,286	-,495	,292
25. Enverpiegar	-,090	-,912	-,840	-,919	,347	-,952	,128	,086	,533	-,801	,012	-,658	-,470	-,965
26. Tarso	-,987	,171	-,735	,154	-,822	,060	,993	-,944	-,687	,380	-,965	,566	,738	,016

Variable morfológica	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
15. Longvibr	1											
16. Longdepost	,058	1										
17. Longdeinter	1	,066	1									
18. Longdemed	,170	-,974	,162	1								
19. Longdeexter	,609	,827	,616	-,678	1							
20. Longgarpost	,816	,625	,820	-,432	,956	1						
21. Longgarinte	,787	,661	,792	-,474	,969	,999	1					
22. Longgarmed	,623	,817	,630	-,664	1	,961	,973	1				
23. Longgarexter	-,247	,953	-,239	-,997	,618	,359	,403	,604	1			
24. Enverpie	,980	-,141	,979	,361	,440	,685	,650	,457	-,434	1		
25. Enverpiegar	-,691	-,762	-,696	,595	-,994	-,982	-,990	-,996	-,530	-,534	1	
26. Tarso	-,872	,438	-,868	-,630	-,144	-,428	-,385	-,161	,689	-,952	,249	1

Anexo M. Aporte de las variables morfométricas de las aves del gremio VI en (%) de varianza.

Variable morfométrica	CP I	CP II
Envergadura	2,150	6,351
Área alar	5,949	0,740
Longitud de la pluma terciaria	0,532	8,740
Rectrix mas larga de la cola	5,890	0,828
Long. novena primaria	4,907	2,280
Distancia entre primarias y secundarias	5,500	1,404
Graduación de la cola	1,919	6,693
Muesca interna de la novena primaria	3,264	4,706
Número de primarias con hendidura	5,875	0,850
Longitud de la cola	6,424	0,039
Longitud del ala	2,792	5,402
Longitud del pico	6,311	0,205
Profundidad del pico	5,584	1,280
Ancho del pico	5,286	1,719
Longitud de las vibrisas	0,021	9,496
Long. dedo posterior	6,451	0,000
Long. dedo interno	0,027	9,486
Long. dedo medio	6,122	0,485
Long. dedo externo	4,403	3,024
Long. garra del dedo posterior	2,511	5,817
Long. garra del dedo interno	2,814	5,371
Long. garra del dedo medio	4,294	3,185
Long. garra del dedo externo	5,864	0,866
Envergadura del pie	0,130	9,334
Envergadura del pie con garras	3,738	4,007
Long. del tarso	1,242	7,691

*Los valores en negrilla son los valores más significativos respecto a la varianza en cada componente principal.