

CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE DIFERENTES  
COMUNIDADES DE AVES A LO LARGO DE UN GRADIENTE  
ALTITUDINAL

NATALIA LIBREROS MARÍN

UNIVERSIDAD ICESI  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, DEPARTAMENTO DE  
BIOLOGÍA  
SANTIAGO DE CALI  
2017

CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE DIFERENTES  
COMUNIDADES DE AVES A LO LARGO DE UN GRADIENTE  
ALTITUDINAL

NATALIA LIBREROS MARÍN

TRABAJO DE GRADO

TUTOR:

GUSTAVO ADOLFO LONDOÑO

UNIVERSIDAD ICESI  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, DEPARTAMENTO DE  
BIOLOGÍA  
SANTIAGO DE CALI  
2017

## **Tabla de Contenido**

1. INTRODUCCIÓN .....	5
2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO .....	7
2.1 Planteamiento de la pregunta .....	7
2.2 Marco teórico .....	7
2.3 OBJETIVOS.....	10
2.3.1 Objetivo general .....	10
2.3.2 Objetivos específicos.....	10
2.4 METODOLOGÍA .....	11
2.4.1 Composición de las comunidades.....	11
2.4.2 Filogenia.....	11
2.4.3 Análisis de resultados.....	11
2.5 RESULTADOS.....	12
2.5.1 Similitud entre comunidades.....	12
2.5.2 Filogenia .....	14
2.5.3 Estructura filogenética .....	17
2.6 DISCUSIÓN: .....	26
2.7 CONCLUSIONES: .....	32
2.8 RECOMENDACIONES:.....	33
2.9 ANEXOS .....	33
3. REFERENCIAS.....	34

## RESUMEN DEL PROYECTO

La combinación de las interacciones bióticas, y de los factores tanto evolutivos como ecológicos determinan la estructura de las comunidades. Los ecosistemas de montaña presentan naturalmente una serie de gradientes bióticos y abióticos que varían según la elevación, y éstos actúan como filtros ecológicos que afectan la composición de especies de una comunidad en particular. Con el presente proyecto de investigación se buscó evaluar si existe *agrupación* o *dispersión* filogenéticas dentro de las comunidades de aves que se localizan a lo largo del flanco occidental y oriental de la Cordillera Occidental, haciendo énfasis en las familias Trochilidae, Emberizidae, Thraupidae, Thamnophilidae y Furnariidae. Se encontró —en términos generales— que las comunidades tendieron a ser filogenéticamente sobredispersas en las bajas elevaciones, es decir que coexisten especies menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar, y filogenéticamente agrupadas en las altas e intermedias elevaciones, es decir que coexisten especies más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar. Lo cual sugiere que el ensamblaje de las comunidades de tierras bajas se encuentra determinado por la competencia interespecífica, de manera que se limita la coexistencia de congéneres. Mientras que a medida que incrementa la elevación, el filtro ambiental adquiere mayor importancia, de tal manera que sólo persisten aquellas especies que presentan rasgos adaptativos que les permiten sobrevivir las condiciones extremas que caracterizan a estos lugares, y como lo más probable es que estos rasgos sean conservados, se obtienen comunidades en las que coexisten especies estrechamente relacionadas. Adicionalmente, se logró observar una tendencia de mayor grado de agrupamiento en las comunidades presentes en las altas e intermedias elevaciones del flanco occidental, el cual se caracteriza por presentar mayor humedad, lo cual sugiere que muy probablemente, la precipitación también actúa como un filtro de selección sobre las especies que se encuentran en estas localidades.

**Palabras clave:** Comunidad de Aves, Estructura filogenética, Agrupación, Sobredispersión, Gradiente altitudinal.

## ABSTRACT

The combination of biotic interactions, and both evolutionary and ecological factors determine the structure of communities. Mountain ecosystems naturally present a series of biotic and abiotic gradients that vary with elevation, and these act as ecological filters that affect the composition of species in a particular community. The present research project sought to evaluate whether there is phylogenetic clustering or overdispersion within the bird communities located along the western and eastern flanks of the Western Cordillera, with emphasis on the families Trochilidae, Emberizidae, Thraupidae, Thamnophilidae and Furnariidae. Overall communities tended to be phylogenetically overdispersed at low elevations, and phylogenetically clustered at high and intermediate elevations, suggesting that

the assemblage of lowland communities is determined by interspecific competition, so that the coexistence of congeners is limited. While increasing the elevation, the environmental filter acquires greater importance, hence, species with adaptive traits that allow them to survive this extreme conditions can persist. Furthermore, it is most probable that these traits are conserved in these communities with closely related species, tend to coexist. Additionally, a trend of a higher degree of clustering was observed in the communities present in the high and intermediate elevations of the western flank, which is characterized by greater humidity, which suggests that precipitation impose an additional filter of selection on the species that are distribute along the most humind flank.

**Key words:** Bird community, Phylogenetic structure, Clustering, Overdispersion, Altitudinal gradient.

## 1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades que observamos hoy en día son el resultado de la interacción entre procesos ecológicos y evolutivos (Silva & Batalha, 2009). Los organismos interactúan a través de sus fenotipos, y debido a que la distribución de éstos no es aleatoria respecto a la filogenia (Vamosi *et al.*, 2009), existe la probabilidad de que haya una relación entre el parentesco entre las especies de una comunidad dada y los procesos ecológicos que rigen su ensamblaje (Webb *et al.*, 2002; Helmus *et al.*, 2007). De hecho, cada vez son más los estudios (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Claire Horner-Devine & Bohannan, 2006; Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012; Machac *et al.*, 2011) en los que se han encontrado comunidades que exhiben patrones de parentesco evolutivo que no son al azar, y a éste fenómeno se le conoce como estructura filogenética de la comunidad (Kraft *et al.*, 2007).

El *agrupamiento* y la *dispersión* son los dos patrones de estructura filogenética que pueden observarse. En el primero, coexisten especies que están más estrechamente relacionadas de lo esperado por el modelo nulo, mientras que en el segundo, coexisten especies que están menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Pausas & Verdú, 2010). Estos patrones filogenéticos son el resultado de diversos mecanismos, como, por ejemplo: mutualismo, competencia interespecífica, procesos de sucesión, etc. Sin embargo, debido a su predominancia en la ecología, se le ha dado una mayor relevancia a la competencia y al filtro ambiental (Vamosi *et al.*, 2009). Es por ello, que con el presente estudio se evaluó la posible agrupación y dispersión filogenéticas dentro de las comunidades de aves de las familias Emberizidae, Furnariidae, Thamnophilidae, Thraupidae y Trochilidae, con el fin de entender el papel que juegan los factores abióticos en el ensamblaje de las comunidades de aves presentes en la región Andina, la cual es una de las más diversas del mundo.

Los dos mecanismos centrales en el ensamblaje de comunidades generan predicciones opuestas en cuanto a la similitud fenotípica y al parentesco evolutivo de las especies coexistentes en una comunidad (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004). Debido a que el filtro ambiental sólo permite la persistencia de especies dentro de una comunidad en base a su tolerancia al ambiente abiótico (Graham *et al.*, 2012), se espera que coexistan especies con rasgos funcionales similares, de manera que cuando estos son conservados, la comunidad se compone de especies que están más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Gerhold *et al.*, 2015). Por el contrario, cuando predomina la competencia, se espera que coexistan especies con caracteres fenotípicos diferentes, de manera que cuando estos son conservados se limita la coexistencia de congéneres, y como resultado la comunidad se compone de especies que están menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Vamosi *et al.*, 2009).

Los gradientes altitudinales son un sistema idóneo para evaluar si existe agrupamiento o dispersión filogenéticas dentro de las comunidades, debido a que tanto la riqueza como abundancia de especies de éstas tiende a variar con la elevación. Esto se debe a que, en los ecosistemas de montaña, es posible observar una serie de gradientes bióticos (e.g., cambios de vegetación, depredadores, parásitos, etc) y abióticos (e.g., precipitación, temperatura) que varían según la elevación. Estos factores actúan como filtros de selección, por lo que pueden afectar la composición de las comunidades presentes en este tipo de ecosistemas (Laughlin & Abella, 2007; Zamora & Barea-Azcón, 2015) . A pesar de que cada vez son más los estudios que utilizan herramientas filogenéticas para el entendimiento de los procesos que dirigen el ensamblaje de comunidades, son pocos los que se enfocan en gradientes altitudinales, y particularmente en aves, los existentes se han enfocado en la familia Trochilidae (Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012).

En el presente trabajo, se evaluó la posible agrupación y dispersión filogenéticas en comunidades de aves de las familias Emberizidae, Furnariidae, Thamnophilidae, Thraupidae y Trochilidae, localizadas a lo largo de la Cordillera Occidental. Para ello, se crearon listados de aves con las especies presentes en lugares distribuidos a diferentes elevaciones, en cada uno de los flancos de la Cordillera Occidental en el Valle del Cauca. Se eligieron lugares visitados regularmente por observadores de aves, y se utilizó información obtenida de bases de datos online, libros e información no publicada. Se utilizó la información filogenética disponible en *A Global Phylogeny of Birds* (Jetz *et al.*, 2012), y para medir la posible agrupación y dispersión de cada una de las comunidades se utilizaron como métricas filogenéticas dos índices: **1**) índice de relación neta (NRI o *net relatedness index*), y **2**) índice del taxón más cercano (NTI o *nearest taxon index*) (Pausas & Verdú, 2010).

## 2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO

### 2.1 Planteamiento de la pregunta

Uno de los principales objetivos de los biólogos—particularmente para los que están inmersos en ecología evolutiva—es entender cómo los diferentes factores— tanto ecológicos como evolutivos— interactúan entre sí para mediar la coexistencia de las especies que componen las comunidades que observamos hoy en día (Kraft *et al.*, 2007). Actualmente, este tipo de estudios se llevan a cabo utilizando un enfoque filogenético, el cual provee información valiosa que permite elucidar los diversos procesos que pueden estar moldeando la estructura de las comunidades en la actualidad (Graham *et al.*, 2009).

Aunque cada vez son más los estudios en los que se utilizan herramientas filogenéticas para entender los mecanismos involucrados en el ensamblaje de comunidades (Burbrink & Myers, 2015; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Claire Horner-Devine *et al.*, 2006; Gómez *et al.*, 2010; Laughlin & Abella, 2007; Silva & Batalha, 2009), son muy pocas las investigaciones en las que se hace énfasis sobre comunidades que se encuentran a lo largo de gradientes altitudinales, y particularmente en aves, estos estudios se han enfocado exclusivamente en la familia Trochilidae (Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012). Es por ello que con el presente estudio se evaluó si las diferentes comunidades de aves —localizadas a lo largo de gradientes de temperatura y precipitación— exhibían una posible *agrupación* (coexisten especies que están más estrechamente relacionadas que las esperadas por azar) o *dispersión* filogenéticas (coexisten especies que están menos relacionadas que las esperadas por azar).

Dentro de un contexto evolutivo, se evaluó la composición de las comunidades de las familias Trochilidae, Emberizidae, Thraupidae, Thamnophilidae y Furnariidae, que se encuentran a lo largo de la Cordillera Occidental, y para ello se utilizaron comunidades de estas familias a diferentes elevaciones. En el flanco Occidental, se evaluaron las comunidades presentes en Anchicayá (700m), Alto yunda (1500m) y Queremal (1800m). En el flanco Oriental, se evaluaron las comunidades presentes en: El Topacio (1450m), Chicoral (2000m) y Zygia Estación Biológica Universidad Icesi (2400m).

### 2.2 Marco teórico

Uno de los principales objetivos de la ecología —particularmente, la ecología evolutiva— es entender los procesos que determinan la diversidad y abundancia de las especies que componen las comunidades actuales (Kraft *et al.*, 2007). Tradicionalmente se han utilizado características fisiológicas y ecológicas, pero este



enfoque constituye una limitante —especialmente en comunidades con una alta diversidad— porque no tiene en cuenta el parentesco evolutivo entre las especies coexistentes (Graham *et al.*, 2012; Vamosi *et al.*, 2009). Es por ello que un enfoque filogenético puede proveer información sobre la importancia de las historias evolutivas entre las especies, en los procesos que moldean las comunidades que observamos hoy en día (Blaimer *et al.*, 2015).

La noción de que la información filogenética puede ayudar a dilucidar los procesos ecológicos involucrados en el ensamblaje de comunidades, ha conllevado al rápido crecimiento de un nuevo campo de investigación —que aún es relativamente joven— conocido como *filogenética de comunidades* (Losos, 1996; Pausas & Verdú, 2010; Vamosi *et al.*, 2009). Debido a que los organismos interactúan a través de sus fenotipos, y estos no se distribuyen al azar respecto a la filogenia (Vamosi *et al.*, 2009), es muy posible que exista una relación directa entre el parentesco entre las especies de una comunidad y los procesos ecológicos que determinan su abundancia y distribución (Helmus *et al.*, 2007; Webb *et al.*, 2002). De hecho, muchas comunidades exhiben patrones de parentesco evolutivo que no son al azar, fenómeno que es conocido como estructura filogenética de la comunidad (Kraft *et al.*, 2007)

La estructura filogenética de una comunidad, tiene mayor significado cuando se interpreta —desde un punto de vista ecológico— en el contexto de la teoría del ensamblaje de comunidades, la cual propone que, en un sitio dado, una serie de mecanismos anidados (e.g., procesos de sucesión, competencia interespecífica, etc) —que actúan a lo largo de escalas temporales y espaciales— afectan la composición de la comunidad local (Graham *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2007). A grandes escalas, son los procesos de especiación y dispersión los que juegan un papel principal en la determinación de las especies que coexisten en una comunidad en particular (Fine & Kembel, 2011). Por ejemplo, Burbrink & Myers (2015) encontraron que las comunidades de serpientes que se encuentran a lo largo de Norteamérica, son el resultado de procesos de divergencia y dispersión, siguiendo una tendencia de oeste a este. Mientras que, a escalas locales —cuando los rasgos funcionales, que son caracteres cuya variación repercute en el éxito individual, son conservados— los mecanismos más relevantes de esta teoría son: 1) el filtro ambiental, el cual se entiende como la persistencia de especies dentro de una comunidad en base a su tolerancia al ambiente abiótico; y 2) las interacciones bióticas entre especies (e. g., competencia, depredación, parasitismo), que limitan su coexistencia a largo plazo (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2012).

Si bien el filtro ambiental y las interacciones bióticas son los dos procesos centrales en el ensamblaje de comunidades, cabe resaltar que pueden generar predicciones opuestas en cuanto a la similitud fenotípica y al parentesco evolutivo de las especies coexistentes en una comunidad (Cavender-Bares *et al.*, 2004 ; Webb *et al.*, 2002). Cuando predomina el filtro ambiental, se espera obtener una distribución filogenética agrupada, de tal manera que coexisten especies que están más

estrechamente relacionadas que las esperadas por azar, patrón que se conoce como “*agrupación filogenética*” (Gerhold *et al.*, 2015; Webb *et al.*, 2002). Este tipo de distribución filogenética indica que el uso del hábitat es un rasgo conservado dentro de las especies en la comunidad, y que predomina la *atracción fenotípica*, es decir, que la persistencia de especies estrechamente relacionadas dentro de la comunidad, probablemente se debe a que comparten rasgos que les permiten sobrevivir bajo un grupo de condiciones ambientales particulares (Keddy, 1992; Webb *et al.*, 2002) Por ejemplo, Claire Horner-Devine & Bohannan (2006) encontraron que las comunidades de betaproteobacterias que se encuentran en ambientes con baja productividad —los cuales son considerados como estresantes para este tipo de bacterias— suelen estar filogenéticamente agrupadas, probablemente porque estas condiciones ambientales imponen un “filtro” sobre la comunidad, de manera que sólo ciertas especies pueden hacer frente a estas condiciones.

Por el contrario, cuando predominan las interacciones bióticas —particularmente, la competencia— se espera obtener una distribución filogenética dispersa, de tal manera que coexisten especies que están menos relacionadas de lo esperado por azar, patrón que se conoce como “*dispersión filogenética*” (Gerhold *et al.*, 2015; Webb *et al.*, 2002). Este patrón filogenético, indica que prevalece la *repulsión fenotípica*, es decir, que los taxones estrechamente relacionados son localmente excluidos por competencia, debido a que incrementa la similitud en cuanto a requerimientos y utilización de recursos (Helmus *et al.*, 2007; Webb *et al.*, 2002). Por ejemplo, Silva & Batalha (2009) encontraron que las comunidades de plantas de la sabana “El Cerrado” de Brasil, son filogenéticamente sobredispersas, por lo que los autores sugieren que, factores como la competencia por recursos limitados (agua y nutrientes), limitan la coexistencia de congéneres.

Es bien conocido que tanto la riqueza como la abundancia de especies de las comunidades, varían a lo largo de gradientes altitudinales. Probablemente, esto se debe a que los ecosistemas de montaña presentan naturalmente una serie de gradientes bióticos —como la competencia, herbivoría, parasitismo, etc— y abióticos —como la temperatura, precipitación, etc— que varían según la elevación. La variación de estos factores puede afectar la composición de especies en una comunidad particular, debido a que actúan como filtros de selección (Laughlin & Abella, 2007; Zamora & Barea-Azcón, 2015). Por ello, puede esperarse que las comunidades que se encuentran a diferentes elevaciones, exhiban diferentes patrones de estructura filogenética.

Por ejemplo, para colibríes se ha encontrado que las comunidades que se localizan a bajas elevaciones suelen ser filogenéticamente dispersas, es decir, que coexisten especies que son filogenéticamente menos relacionadas que lo esperado por azar. Mientras que a mayores elevaciones, las comunidades suelen estar filogenéticamente más agrupadas, es decir, que coexisten especies que se encuentran estrechamente relacionadas, más de lo esperado por azar (Graham *et*

*al.*, 2009). Estos patrones observados parecen estar estrechamente con la variación de los factores bióticos y abióticos, de manera que a bajas elevaciones —donde las condiciones ambientales son poco agresivas— predominan las interacciones bióticas —como la competencia, depredación, etc— lo que resulta en morfologías diversas, debido a que la presión por parte de los factores abióticos es menor. Mientras que a mayores elevaciones —en donde las condiciones ambientales son más drásticas, desde el punto de vista abiótico, principalmente por las bajas temperaturas— y la presión biótica es menor, predomina el filtrado ambiental, de manera los rasgos morfológicos o fisiológicos que pueden soportar estas condiciones más drásticas son limitados, y por ende tiende a ser más similares entre las especies (Graham *et al.*, 2012). A elevaciones intermedias, las comunidades pueden exhibir una mezcla de los patrones que se observan en los extremos altitudinales (Graham *et al.*, 2009).

Cada vez son más los estudios en los que se utiliza la filogenética de comunidades como una herramienta para el entendimiento del ensamblaje de comunidades. Sin embargo, son pocos los estudios en los que se evalúa el cambio en la estructura filogenética de comunidades a lo largo de gradientes altitudinales, particularmente de aves. Es por ello que con el presente estudio se evaluó si las diferentes comunidades de aves —localizadas a lo largo de la Cordillera Occidental— exhibían una posible *agrupación* o *dispersión* filogenéticas, haciendo énfasis en las comunidades de las familias Emberizidae, Furnariidae, Thamnophilidae, Thraupidae y Trochilidae, las cuales poseen filogenias robustas y bien soportadas.

## **2.3 OBJETIVOS**

### **2.3.1 Objetivo general**

Evaluar si el ensamblaje de las comunidades de las familias Trochilidae, Emberizidae, Thraupidae, Thamnophilidae y Furnariidae, se encuentran agrupadas o sobredispersas dentro de la filogenia a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera Occidental.

### **2.3.2 Objetivos específicos**

- ✓ Evaluar si existen diferencias en cuanto a composición de especies entre los dos flancos y elevaciones similares en la Cordillera Occidental.
- ✓ Evaluar si existe agrupación o dispersión filogenéticas en las comunidades de aves de las familias Trochilidae, Emberizidae, Thraupidae, Thamnophilidae y Furnariidae que se encuentran a distintas altitudes en los dos flancos de la Cordillera Occidental que varían en su precipitación.

## 2.4 METODOLOGÍA

**2.4.1 Composición de las comunidades.** Se eligieron 6 localidades las cuales se encontraban a diferentes elevaciones de la cordillera: en el flanco Occidental, se eligieron Anchicayá (WS-700), Alto Yunda (WS-1500) y Queremal(WS-1800); y en el flanco Oriental, se eligieron El Topacio (ES-1450), Chicoral (ES-2000) y Estación biológica Zygia (ES-2400). Se llevó a cabo la organización de los datos de ausencia/presencia para cada uno de los sitios de estudio en una base de datos, utilizando la información de listas publicadas, libros y literatura gris. Se evaluaron 6 comunidades con un total de 643 especies (pertenecientes a 61 familias), de las cuales 631 tenían información filogenética disponible. De estas 643 especies, 231 pertenecían a las familias, Emberizidae, Furnariidae, Thamnophilidae, Thraupidae y Trochilidae y 224 tenían información filogenética disponible (**Anexo 1**).

Para evaluar la magnitud de los recambios en la composición de aves dentro y entre flancos, se calculó la diversidad beta por medio del índice de disimilitud de Jaccard, el cual expresa la semejanza entre dos muestras (comunidades) teniendo únicamente en cuenta la composición de especies (datos ausencia/presencia) (Villareal H. *et al.*, 2004). Se eligió el índice de Jaccard por encima del índice de Sorensen –el cual también se utiliza para calcular diversidad beta con datos de ausencia/presencia-, debido a que este último es semimétrico, lo cual lo hace mas preciso (Oksanen *et al.*, 2016). Específicamente, se evaluó el grado de similitud en cuanto a composición de especies entre los dos flancos de la cordillera, entre los sitios de estudio presentes en cada uno de los flancos y entre los sitios de elevaciones similares (e.g., Chicoral – Queremal y El Topacio – Alto yunda). Se utilizó el software *R* (R Development Core Team, 2016) y la plataforma *RStudio*, con el paquete *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2016), para calcular el índice de Jaccard, el cual alcanza su valor máximo (1) cuando las dos comunidades comparadas no tienen en común ninguna especie (Oksanen, 2015).

**2.4.2 Filogenia.** La filogenia de las especies presentes en cada uno de los sitios de estudio, se obtuvo a partir de la información filogenética disponible en *A Global Phylogeny of Birds* (<http://birdtree.org/>) —la cual contiene 9,993 especies— propuesta por Jetz *et al.*, (2012). Se descargaron 2000 árboles —los cuales contenían todas las especies de interés— de la página <http://birdtree.org/> y con el programa *TreeAnnotator* versión 1.8.0 (Drummond *et al.*, 2012), se generó un árbol de máxima credibilidad de clados (MCC tree o *Maximum clade credibility tree*) necesario para llevar a cabo los análisis de estructura filogenética.

**2.4.3 Análisis de resultados.** Se utilizó el software *R* (R Development Core Team, 2016) y la plataforma *RStudio*, con el paquete *Picante* (Kembel *et al.*, 2010) para llevar a cabo la medición de la posible agrupación o dispersión filogenéticas. Para ello, se calcularon los siguientes índices: **1)** índice de relación neta (NRI o *Net Relatedness Index*); y el **2)** índice del taxón más cercano (NTI o *Nearest Taxon*

*Index*). El NRI mide el efecto estandarizado de la distancia filogenética promedio (MPD o *Mean Phylogenetic Distance*), de manera que describe el grado de agrupación o dispersión de la filogenia entera; mientras que el NTI mide el efecto estandarizado de la distancia promedio del taxón más cercano (MNTD o *Mean Nearest Taxon Distance*), por lo que describe el grado de agrupación o dispersión de las puntas de las ramas del árbol. Tanto el NRI como el NTI describen la diferencia entre las distancias filogenéticas observadas y las esperadas en una comunidad generada por un modelo nulo —la cual resulta de un proceso de aleatorización—, dividida por la desviación estándar de las distancias filogenéticas en la comunidad nula (Webb *et al.*, 2002):

$$NRI = -1 * \frac{(MPD_{obs} - MPD_{null})}{sd(MPD_{null})} \quad NTI = -1 * \frac{(MNTD_{obs} - MNTD_{null})}{sd(MNTD_{null})}$$

Se evaluó la posible agrupación o dispersión filogenéticas de las comunidades presentes en cada una de las localidades de estudio. Para ello se evaluó la comunidad completa (todas las familias presentes); las comunidades de las familias de estudio (Emberizidae, Furnariidae, Thamnophilidae, Thraupidae y Trochilidae); y las comunidades compuestas por especies de bosque. Se evaluaron las comunidades de bosque por que las especies de zonas abiertas tienen rangos altitudinales más amplios, lo cual crea ruido en la composición de las comunidades. Aquellas comunidades con valores negativos (NRI y NTI < 0) y valor de p > 0,90 fueron clasificadas como filogenéticamente sobredispersas. Aquellas comunidades con valores positivos (NRI y NTI > 0) y valor p < 0,1 fueron clasificadas como filogenéticamente agrupadas. Las comunidades con valores p > 0,1 y < 0,90 fueron clasificadas como estructuras al azar (S. Kembel, 2010).

## 2.5 RESULTADOS

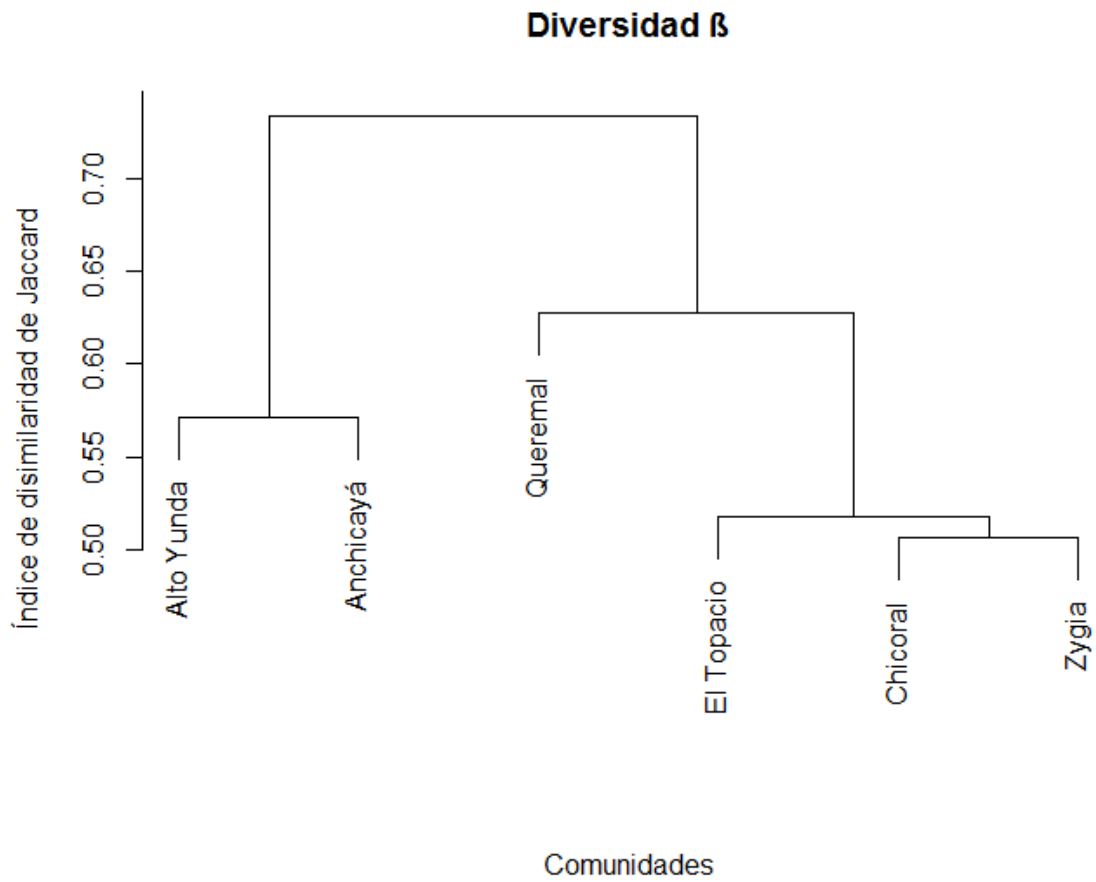
### 2.5.1 Similitud entre comunidades

En general, se observó un grado de similitud moderado entre ambos flancos de la cordillera Occidental, ya que comparten el 45% de las especies (índice de Jaccard: 0,55), y que las localidades presentes en cada flanco tienden a ser similares entre sí en cuanto a composición de especies (**Figura 1**). Se encontró que las comunidades presentes en el flanco oriental (El Topacio, Chicoral y Zygia), son todas relativamente similares en cuanto a composición de especies y que comparten entre el 49 y 51% de las especies entre las tres localidades. Por el contrario, en las comunidades presentes en el flanco occidental (Anchicayá, Alto yunda y Queremal) se observó un recambio de especies mucho más alto, especialmente a medida que aumentaba la distancia entre las localidades: Anchicayá (700m) y Alto yunda (1500m) comparten el 43% de las especies; Alto

yunda (1500m) y Queremal (1800m) comparte el 34% de las especies; Anchicayá (700m) y Queremal (1800m) comparten el 28% de las especies. Al comparar sitios de estudio con elevaciones similares en diferentes flancos de la cordillera (El Topacio (1450m) - Alto Yunda (1500m) y Chicoral (2000m) -Queremal (1800m)), se encontró que las comunidades sólo compartían entre el 33 y 37% de las especies (Índice de Jaccard: 0,6667 y 0,6279 respectivamente) (**Tabla 1**).

**Tabla 1.** Valores de disimilaridad obtenidos por medio del índice de Jaccard, en comparaciones efectuadas entre ambos flancos de la Cordilera Occidental; entre sitios de estudio con elevaciones similares: El Topacio (1450m) y Alto Yunda (1500m); Chicoral (2000m) y Queremal (1800m); y entre los sitios de estudio localizados en cada uno de los flancos.

<b>Coefficiente de disimilitud de Jaccard</b>						
	<b>Occidental</b>	<b>Alto yunda</b>	<b>Anchicayá</b>	<b>Chicoral</b>	<b>Zygia</b>	<b>Queremal</b>
<b>Oriental</b>	0,5452					
<b>Anchicayá</b>		0,5711				
<b>Chicoral</b>		0,6930	0,6781			
<b>Zygia</b>		0,7094	0,7334	0,5064		
<b>Queremal</b>		0,6623	0,7245	0,6279	0,5823	
<b>El topacio</b>		0,6667	0,7182	0,5146	0,5176	0,5674



**Figura 1.** Dendrograma de las comunidades de estudio utilizando el coeficiente de disimilitud de Jaccard.

### 2.5.2 Filogenia

El árbol de máxima credibilidad de clados (*MCC tree*) para 631 especies

(distribuidas en 61 familias) se puede observar en la **Figura 2**.





**Figura 2.** Árbol consenso para las especies presentes en la Cordillera Occidental. Las ramas rojas son las especies presentes en las bajas elevaciones; las ramas verdes son las especies presentes en las intermedias elevaciones; y las ramas azules son las especies presentes en las altas elevaciones. Colores claros representan las localidades presentes en el flanco Oriental, y los colores oscuros las localidades presentes en el flanco Occidental.

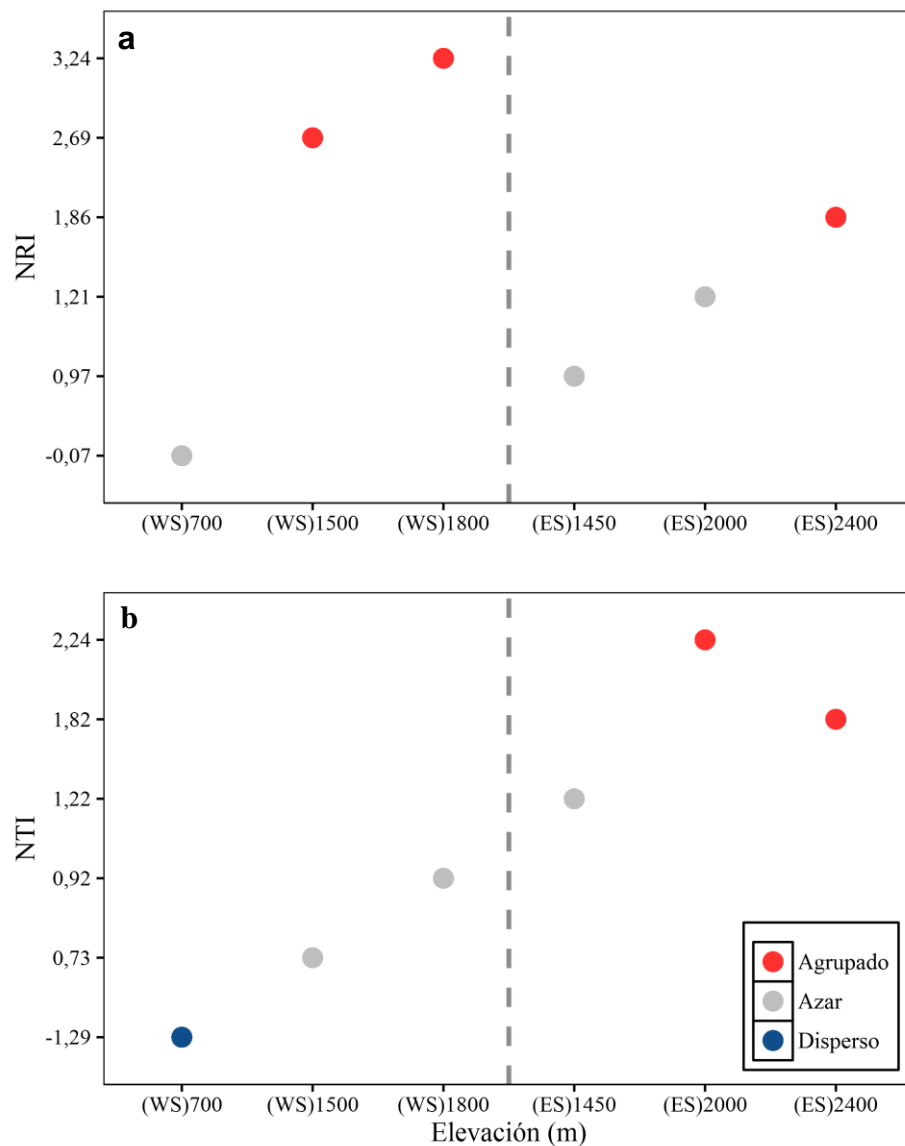


### 2.5.3 Estructura filogenética

**Todas las especies.** Se encontró que las comunidades presentes en las altas (ES-2400, ES-2000 y WS-1800) e intermedias (WS-1500) elevaciones se encuentran filogenéticamente agrupadas, es decir, que se encuentran compuestas por especies que están más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. Por el contrario, se encontró que WS-700 —el cual se encuentra a una baja elevación— exhibe dispersión filogenética, es decir, que ésta comunidad se compone de especies que están menos estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar (**Figura 3**).

Al comparar las comunidades presentes en WS-1500, WS-1800 y ES-2400 se observó que se encuentran filogenéticamente agrupadas ( $NRI > 0$ , significativo al 0,05) (**Figura 3A**), de manera que todas las especies presentes en cada una de estas comunidades se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí del lo esperado por azar. Sin embargo, se logró observar mayor agrupación en las comunidades presentes en el flanco occidental (WS-1500 y WS-1800), en el cual la precipitación es mayor. Por el contrario, las comunidades presentes en ES-2000 y WS-700 se encuentran agrupadas ( $NTI > 0$ , significativo al 0,05) y sobredispersas ( $NTI < 0$ , significativo al 0,90), respectivamente, pero en relación a las puntas del árbol (**Figura 3B**). De manera que, en la comunidad presente en ES-2000 coexisten especies estrechamente relacionadas, mientras que en WS-700 la coexistencia de congéneres no es tan común. Adicionalmente, la comunidad presente en ES-2400 también exhibe agrupación filogenética respecto a las puntas ( $NTI > 0$  significativo al

0,05).



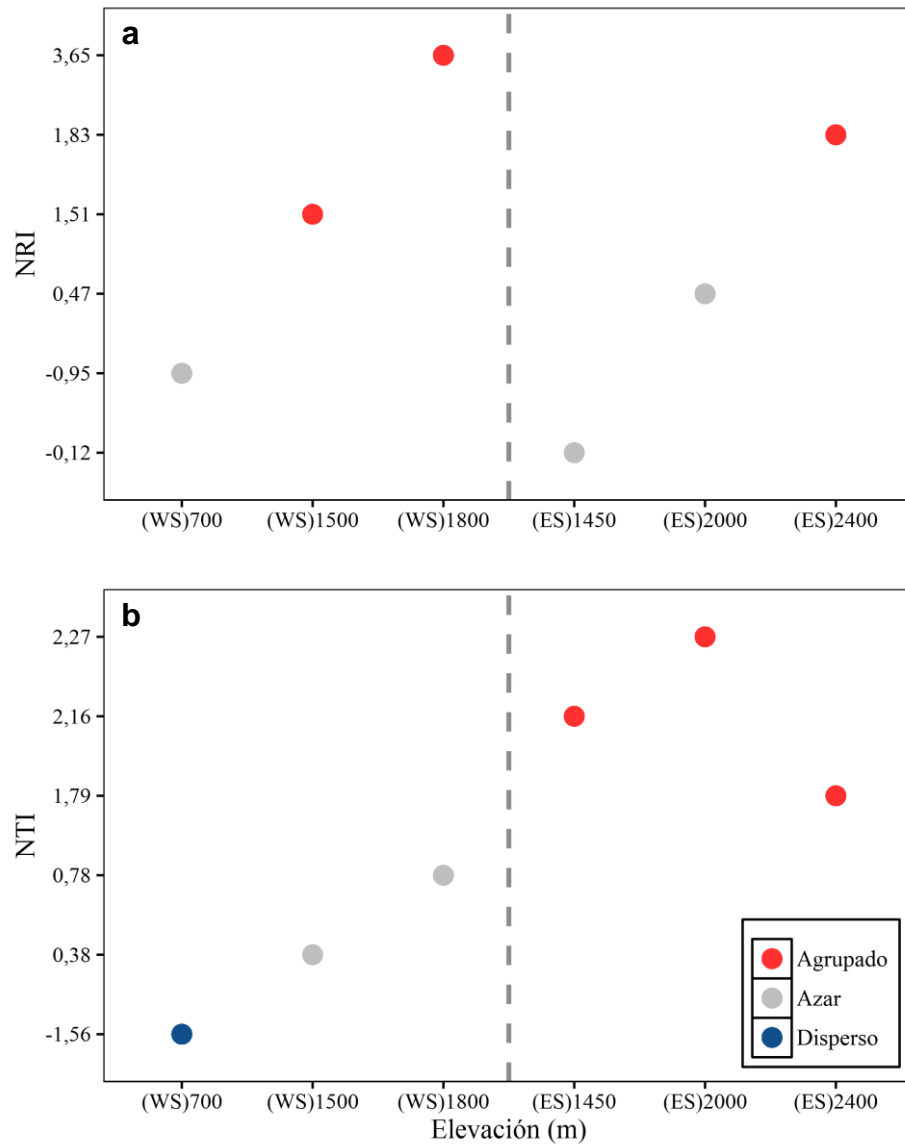
**Figura 3.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para todas las especies

**Especies de bosque.** Se encontró que la mayoría de comunidades presentes en las altas elevaciones (ES-2400 y WS-1800) e intermedias elevaciones (WS-1500) se encuentran filogenéticamente agrupadas cuando se comparan los diferentes clados ( $NRI > 0$ , significativo al 0,1) (**Figura 4a**), es decir, que las especies presentes en ambas localidades se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. Sin embargo, la comunidad presente en WS-1800 (alta elevación) —la cual se localiza en el flanco con mayor precipitación— exhibe un mayor grado de agrupación filogenética, en comparación con la comunidad

presente en alta elevación (ES-2400) en el flanco Oriental.

Con respecto a los patrones de las puntas de la filogenia, se encontró que las comunidades presentes en ES-1450, ES-2000 y ES-2400 se encuentran filogenéticamente agrupadas ( $NTI > 0$ , significativo al 0,05), mientras que la comunidad presente en WS-700 se encuentra filogenéticamente sobredispersa ( $NTI < 0$ , significativo al 0,95). De manera que, en las comunidades presentes en ES-1450, ES-2000 y ES-2400 coexisten especies estrechamente relacionadas, y en WS-700 la coexistencia de congéneres es poco común. Adicionalmente, la comunidad presente en ES-2400 también exhibe agrupación filogenética respecto

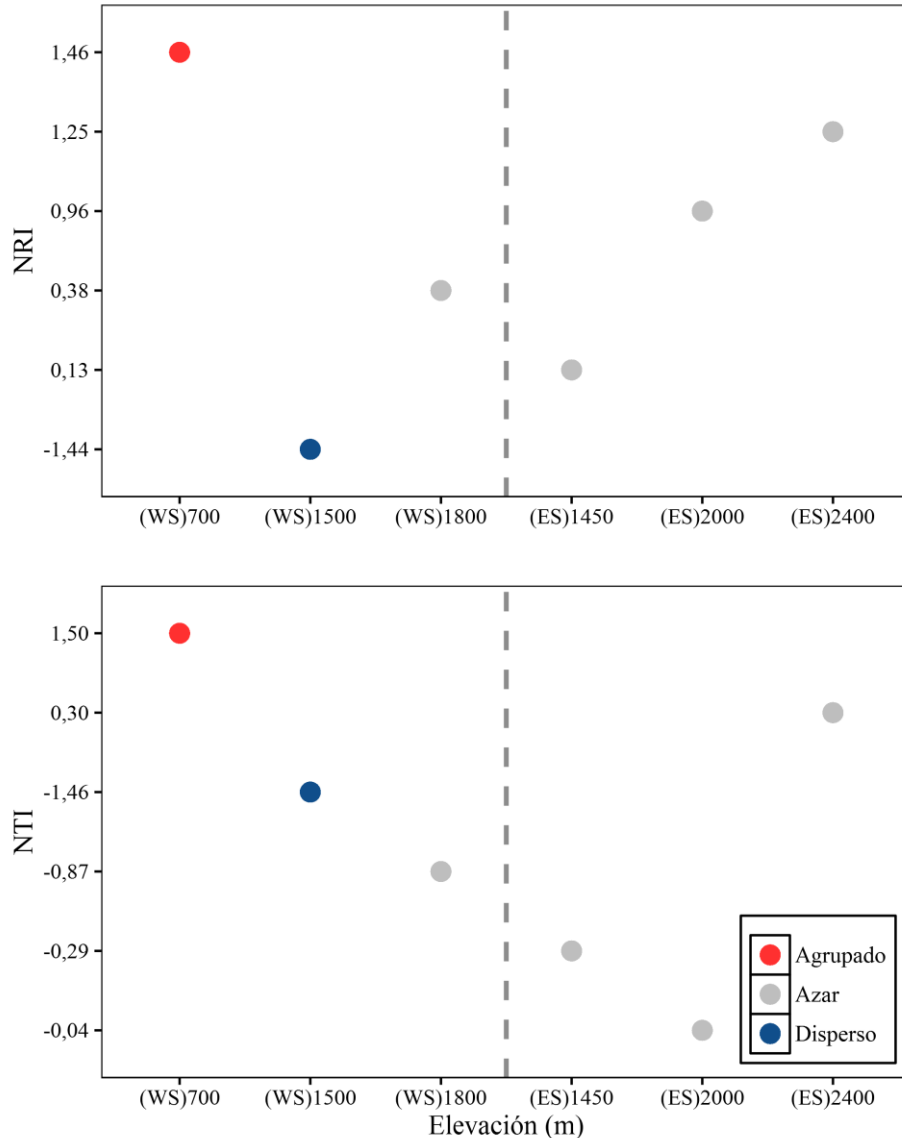
a las puntas (NTI>0 significativo al 0,05) (**Figura 4b**).



**Figura 4.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para especies de bosque

**Familia Emberizidae.** Se encontró que la comunidad presente en WS-1450 (elevación intermedia) exhibe dispersión filogenética respecto a la filogenia entera (NRI<0, significativo al 0,95) y a las puntas (NTI<0, significativo al 0,90), de manera que los clados de esta comunidad están menos estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar, y además, la coexistencia de congéneres es poco común. Mientras que la comunidad presente en WS-700 se encuentra filogenéticamente agrupada respecto a la filogenia entera (NRI>0, significativo al 0,05) y a las puntas (NTI>0 significativo al 0,1), por lo que los clados de esta

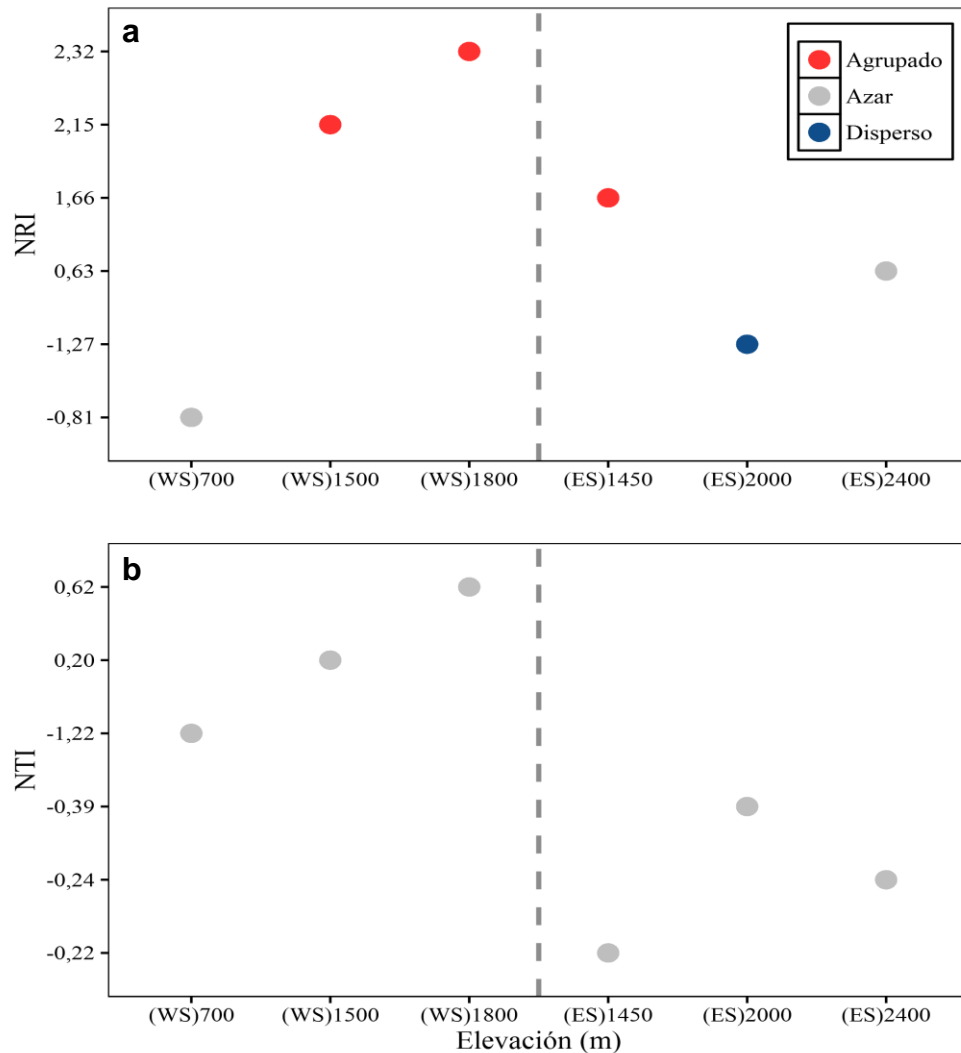
comunidad se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. El resto de las comunidades exhibieron un patrón de estructura filogenética al azar (NRI y NTI  $\approx 0$  y  $p > 0,1$  y  $p < 0,90$ ) (**Figura 5**).



**Figura 5.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para familia Emberizidae

**Familia Furnariidae.** Se encontró que las comunidades presentes en las altas (WS-1800) e intermedias elevaciones (WS-1500 y ES-1450) se encuentran filogenéticamente agrupadas dentro de la filogenia entera (NRI  $> 0$ , significativo al 0,05) (**Figura 6a**), es decir, que los clados que componen estas comunidades están más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar. Y adicionalmente, las comunidades presentes en el flanco occidental —donde la precipitación es mayor— exhiben un mayor grado de agrupamiento filogenético. La comunidad presente en

ES-2000 se encuentra filogenéticamente sobredispersa respecto a la filogenia (NRI<0, significativo al 0,95), es decir, que todas las especies presentes en esta comunidad se encuentran menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar. Por el contrario, las comunidades presentes en WS-700 y ES-2400 exhiben un patrón de estructura filogenética al azar (NRI y NTI  $\approx 0$  y  $p>0,05$  y  $p<0,90$ ).

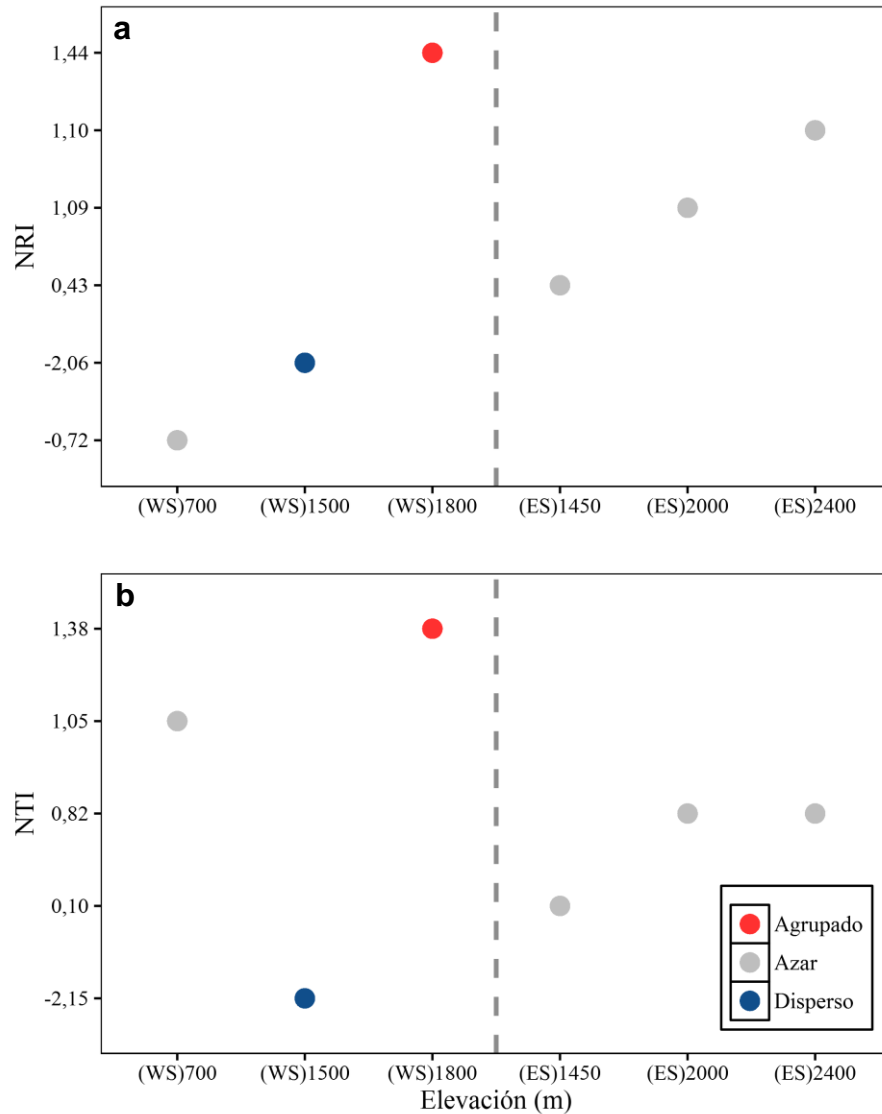


**Figura 6.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para familia Furnariidae

**Familia Thamnophilidae.** Se encontró que la comunidad presente en WS-1500 (elevación intermedia) exhibe dispersión filogenética respecto a la filogenia entera (NRI<0, significativo al 0,95) y a las puntas (NTI<0, significativo al 0,95), de manera que los clados presentes en esta comunidad están menos estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar, y la coexistencia de congéneres no es muy común. Mientras que la comunidad presente en WS-1800 se encuentra filogenéticamente agrupada respecto a la filogenia entera (NRI>0, significativo al



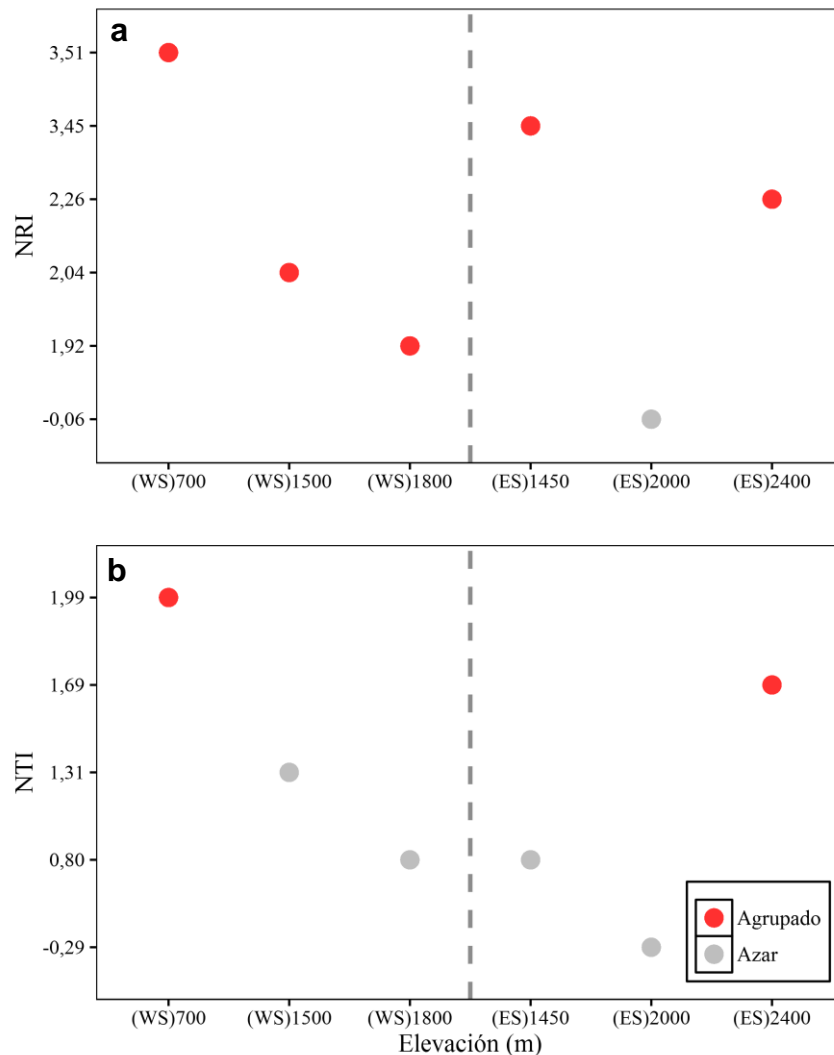
0,1) y a las puntas (NTI>0, significativo al 0,1), por lo que todas las especies presentes en esta comunidad se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. El resto de las comunidades exhibieron un patrón de estructura filogenética al azar (NRI y NTI  $\approx 0$  y  $p>0,1$  y  $p<0,90$ ) (**Figura 6**).



**Figura 7.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para familia Thamnophilidae

**Familia Thraupidae.** Se encontró que las comunidades presentes en las bajas (WS-700), intermedias (ES-1450 y WS-1500) y altas (WS-1800 y ES-2400) elevaciones, en ambos flancos de la cordillera, se encuentran filogenéticamente agrupadas dentro de la filogenia entera (NRI>0, significativo al 0,05), de manera que

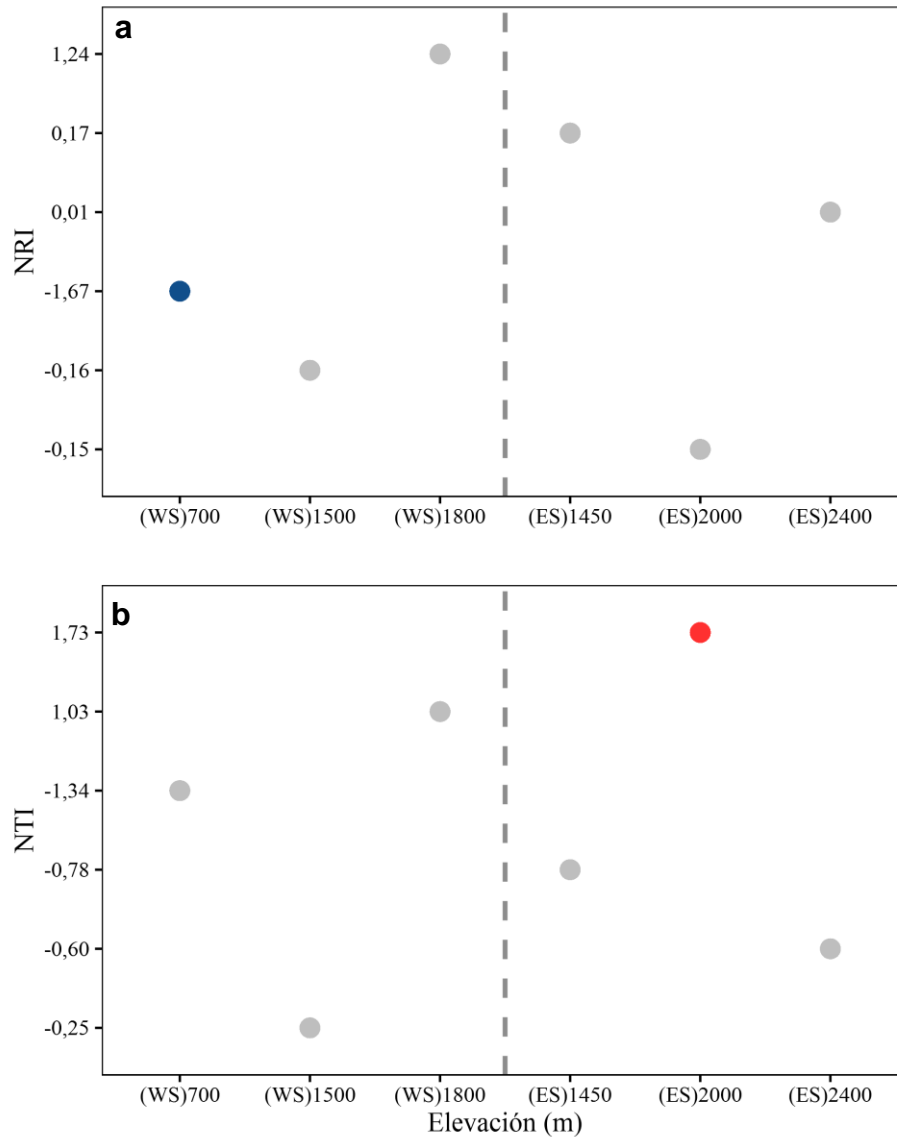
todas las especies que componen estas comunidades se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. Además, las comunidades presentes en WS-700 y ES-2400, también exhiben agrupamiento filogenético respecto a las puntas de la filogenia (NTI>0, significativo al 0,05), es decir, que en estas comunidades coexisten especies que están estrechamente relacionadas entre sí. La comunidad presente en ES-2000 exhibe un patrón de estructura filogenética al azar (NRI y NTI  $\approx$  0 y  $p > 0,05$  y  $p < 0,90$ ).



**Figura 8.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para familia Thraupidae

**Familia Trochilidae.** Se encontró que la comunidad presente en WS-700 (baja elevación) está filogenéticamente sobredispersa en relación a la filogenia entera (NRI<0, significativo al 0,95) (**Figura 9a**), es decir, que todas las especies se encuentran menos estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar. Por el contrario, la comunidad presente en ES-2000 (alta elevación) se encuentra filogenéticamente agrupada respecto a las puntas de la filogenia (NTI>0,

significativo al 0,05) (**Figura 9b**), de manera que en esta comunidad coexisten especies que están estrechamente relacionadas. El resto de las comunidades exhiben un patrón de estructura filogenética al azar (NRI y NTI  $\approx 0$  y  $p > 0,05$  y  $p < 0,90$ ).



**Figura 9.** Gráfica NRI (a) y NTI (b) versus Elevación para familia Trochilidae

## 2.6 DISCUSIÓN:

Se encontró que al aumentar la elevación el ensamblaje de la mayoría de las comunidades se ve determinado principalmente por los factores abióticos que

actúan como filtros de selección, de tal manera que en dichas comunidades sólo persisten aquellas especies que presentan características adaptativas que les permiten sobrevivir a condiciones extremas como lo son las bajas temperaturas (Webb *et al.*, 2002; Gerhold *et al.*, 2015). Específicamente, encontramos que las comunidades pasaron de ser filogenéticamente sobredispersas en las bajas elevaciones a ser filogenéticamente agrupadas en las intermedias y altas elevaciones, siendo las comunidades presentes en el flanco occidental (mayor precipitación) las que exhibieron un mayor grado de agrupación filogenética. Esto sugiere que la precipitación incrementa el filtro ejercido por la disminución térmica en el gradiente de elevación, lo cual coincide con lo encontrado por Graham *et al.*, (2012). Teniendo en cuenta que en las comunidades de zonas altas coexisten especies que están más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar, se puede asumir que dichos caracteres adaptativos son filogenéticamente conservados, y por ello se observa este patrón de estructura filogenética (Cavender-Bares *et al.*, 2004).

Como existen diferencias en cuanto a los niveles de precipitación entre los flancos de la cordillera Occidental, siendo el flanco occidental el que exhibe una mayor precipitación debido a los vientos que llegan del océano Pacífico (Guzmán, Cadena, & Ruíz, 2014), los resultados sugieren que la precipitación puede estar jugando un papel muy importante en el ensamblaje de estas comunidades, ya que no solo se observó un mayor grado de agrupación en las localidades presentes en la vertiente Occidental —en la cual la precipitación anual sobrepasa los 6000 mm— en comparación con las localidades presentes en la vertiente Oriental —en la cual la precipitación anual es de unos 3000 mm— (Narváez & León, 2001), sino que también hay un recambio de especies mucho más alto en las comunidades del flanco occidental. Esto probablemente se debe a que la lluvia representa una dificultad para las aves, ya que cuando la capa de aire aislante que se localiza por debajo y entre las plumas es reemplazada por agua, las aves sufren una pérdida de calor mucho mayor, lo que se traduce en mayor gasto energético, particularmente en ecosistemas que presentan bajas temperaturas (Kennedy, 1970).

Por el contrario, en las bajas elevaciones donde las condiciones ambientales no son tan estresantes —al menos en cuanto a la temperatura—, es de esperarse que las interacciones bióticas adquieran mayor relevancia (Graham *et al.*, 2012). Teniendo en cuenta que las especies más estrechamente emparentadas, suelen tener características ecológicas (e.g., preferencia de hábitat, dietas, etc) y morfológicas similares (Webb *et al.*, 2002; Hardy & Senterre, 2007) es de esperarse que la coexistencia de taxones hermanos se vea limitada en ambientes que no son exigentes desde el punto de vista abiótico. Los resultados obtenidos sugieren que el ensamblaje de las comunidades en las bajas elevaciones (WS-700) se encuentra determinado por la competencia interespecífica, de manera que la coexistencia de congéneres es poco común, lo que resulta en un patrón de estructura filogenética sobredisperso, es decir, que coexisten especies que están menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Kraft *et al.*, 2007).

Los patrones de estructura filogenética observados en las comunidades de aves que se localizan a lo largo de la Cordillera Occidental, son el resultado de procesos tanto ecológicos como históricos. El levantamiento de los Andes – el cual es considerado como uno de los principales promotores de la diversificación de la avifauna de esta región-, empezó a finales del Mioceno (hace 22 a 5,3 m.a) y alcanzando su altura crítica durante el Plioceno temprano (hace 5.3 a 2.6 m.a) (Weir, 2006; Lamus, Cuervo, & Pérez, 2015), el levantamiento de esta cordillera no solo fomentó el aislamiento geográfico, sino que también generó una serie de gradientes altitudinales y gran variedad de hábitats en los cuales la colonización y diferenciación podía ocurrir (Brumfield & Edwards, 2007). De manera que —muy probablemente— la avifauna de las altas elevaciones, resulta de procesos de colonización por parte de ancestros de tierras bajas, y posterior divergencia como respuesta al filtro de selección impuesto por las nuevas condiciones abióticas (Hoorn *et al.*, 2013) lo cual se puede ver reflejado en el hecho de que los clados presentes en la comunidades de las altas e intermedias elevaciones presentes en la Cordillera Occidental se encuentran más estrechamente relacionados entre sí de lo esperado por azar ( $NRI > 0$ ), a excepción de Chicoral (ES-2000) que exhibió agrupación respecto a las puntas ( $NTI > 0$ ), lo cual probablemente se debe a que por su localización en la cima de la cordillera, el flujo de especies no se ve tan limitado en comparación con las otras localidades. Adicional al filtro abiótico impuesto por el levantamiento de la cordillera, también están las fluctuaciones climáticas que empezaron a finales del Plioceno (hace 2,5 a 2 m.a) y culminaron en una serie de ciclos de glaciación hacia finales del Pleistoceno (hace aprox. 1 m.a hasta hace 10.000 años), siendo estas más intensas en las altas elevaciones (Weir, 2006), lo cual puede explicar porque WS-700 (baja elevación) exhibe dispersión filogenética en las puntas, es decir, que la coexistencia de congéneres es poco común en esta localidad.

**Especies de bosque.** Se observó una tendencia similar a la que exhibieron las comunidades compuestas por todas las especies: las especies de bosque pasaron de ser filogenéticamente sobredispersas en las bajas elevaciones a ser filogenéticamente agrupadas en las intermedias y altas elevaciones. Los resultados obtenidos, sugieren que en las altas e intermedias elevaciones el ensamblaje se ve determinado por los factores abióticos, de manera que sólo las especies que poseen ciertos caracteres que les permiten hacer frente a estas condiciones ambientales pueden sobrevivir en estos lugares, y asumiendo que estos son filogenéticamente conservados, se obtienen comunidades en las que las especies están más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Claire Horner-Devine & Bohannan, 2006). Adicionalmente, es probable que la precipitación constituya un filtro ecológico —adicional a la temperatura—, ya que se logró observar un mayor grado de agrupación en las comunidades presentes en la vertiente Occidental, en la cual la precipitación es mucho mayor. Por el contrario, WS-700 (baja elevación) exhibió dispersión filogenética en las puntas, lo que sugiere que la competencia interespecífica es el mecanismo principal involucrado en el ensamblaje de esta comunidad, de manera que la coexistencia de congéneres se ve limitada ya que los

taxones estrechamente relacionados son localmente excluidos por competencia (Webb *et al.*, 2002; Gerhold *et al.*, 2015).

**Familias.** Las comunidades de las distintas familias —a excepción de Emberizidae y Thraupidae— tendieron a estar filogenéticamente sobredispersas en las bajas elevaciones, y a exhibir una mezcla de patrones —siendo más común el agrupamiento filogenético— en las intermedias elevaciones. A excepción de la familia Emberizidae, el resto de las comunidades tendieron a estar filogenéticamente agrupadas en las altas elevaciones y, en términos generales, se observó un mayor grado de agrupación en las comunidades presentes en el flanco Occidental, donde los niveles de precipitación son mucho mayores.

Las comunidades de la familia Emberizidae exhibieron patrones de estructura filogenética opuestos a los esperados: en las bajas elevaciones se observó agrupación filogenética, mientras que en las elevaciones altas e intermedias se observaron patrones al azar y de dispersión, respectivamente. Como la acción de los mecanismos (e.g., filtrado ambiental y competencia interespecífica) involucrados en el ensamblaje de las comunidades depende de los fenotipos de los organismos, el patrón de evolución de dichos caracteres, es decir, si son conservados o convergentes, tendrá efecto sobre los patrones de estructura filogenética observados (Vamosi *et al.*, 2009). Por lo que, cuando los rasgos adaptativos son convergentes —es decir, que están presentes en especies que no comparten un ancestro en común, y por ende no se encuentran estrechamente relacionadas— es de esperarse que, el filtrado ambiental conlleve a una estructura filogenéticamente sobredispersa (Webb *et al.*, 2002), como la observada en la comunidad de emberizidae que se localiza en WS-1500, donde —a pesar de ser una elevación intermedia— los altos niveles de precipitación y las temperaturas relativamente bajas pueden llegar a representar un desafío para las aves. Por el contrario, cuando los rasgos son convergentes y predominan las interacciones bióticas (e.g., competencia interespecífica) se pueden observar patrones de agrupación o estructuras al azar, como es el caso de la comunidad de WS-700 (Cavender-Bares *et al.*, 2004), en la cual las condiciones abióticas son más favorables, y sin embargo, se logró apreciar que se trata de una comunidad en la que coexisten especies más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar

Con cerca de 225 especies, la familia Furnariidae representa uno de los mayores ejemplos de radiación adaptativa (Claramunt, 2010), y al igual que para otras familias de aves, las tierras bajas son consideradas como el hábitat ancestral de los furnáridos (Fjeldsa & Irestedt, 2009). El levantamiento de los Andes contribuyó sustancialmente a la diversificación de diversos grupos de aves presentes en la región y la familia Furnariidae no es la excepción (Weir & Price, 2011), de hecho los tiempos de divergencias sustentan la hipótesis de que este evento orogénico promovió la diversificación de este grupo de aves (Ribeiro *et al.*, 2016; Valderrama *et al.*, 2014), probablemente como consecuencia de la colonización de nuevos hábitats y posterior divergencia en respuesta a los nuevos filtros impuestos, (Hoorn

*et al.*, 2013), lo cual puede explicar porque las comunidades de la familia Furnariidae exhibieron agrupación filogenética en las intermedias y altas elevaciones a excepción de ES-2000 que es filogenéticamente sobredisperso. Los resultados obtenidos sugieren que —a medida que incrementa la elevación, y por ende disminuye la temperatura— el filtro ambiental adquiere mayor importancia en el ensamblaje de las comunidades de furnáridos, por lo que éstas se componen de especies más estrechamente relacionadas de los esperado por azar, las cuales muy probablemente comparten rasgos adaptativos que les permiten persistir en este tipo de ambientes (Vamosi *et al.*, 2009). Aunque ES-2000 es una alta elevación y por ende se esperaría que la comunidad exhibiera agrupación filogenética, se logró observar el patrón opuesto, es decir, que esta comunidad se compone de especies que están menos estrechamente relacionadas de lo esperado por azar. Probablemente, esto se debe a que —por su localización en la cordillera, en toda la cima— el flujo de especies no se ve tan limitado en comparación con las otras localidades, por lo que en esta se pueden encontrar especies de ambos flancos, lo cual se ve reflejado en el hecho en que comparte cerca del 49% y 37% de las especies con ES-2400 y WS-1800, respectivamente.

La familia Thamnophilidae -la cual incluye cerca de 200 especies que se distribuyen únicamente en el neotrópico- constituye un grupo monofilético, soportado por datos morfológicos y moleculares (Irestedt *et al.*, 2004). Al igual que para muchos otros grupos de organismos, el levantamiento de los Andes tuvo una gran influencia sobre los patrones de diversificación de esta familia. Se ha encontrado que los clados cuyas distribuciones incluyen las altas elevaciones, son derivados de clados ancestrales de las tierras bajas (Brumfield & Edwards, 2007), lo que sugiere que muy probablemente, las comunidades de las tierras altas son el resultado de la colonización por parte de ancestros de tierras bajas, y posterior divergencia como respuesta a la aparición de nuevas condiciones abióticas —debido a los gradientes altitudinales generados—, las cuales actuaron como filtros de selección (Hoorn *et al.*, 2013), lo cual explica porque las comunidades de la familia Thamnophilidae pasaron de ser filogenéticamente sobredispersas en las intermedias elevaciones a ser filogenéticamente agrupadas en las altas elevaciones. Los resultados indican que, en las altas elevaciones, el ensamblaje se ve determinado principalmente por el filtro ambiental, de manera que los factores abióticos (bajas temperaturas y alta precipitación) actúan como filtros de selección, que sólo permiten que coexistan especies que poseen caracteres adaptativos particulares, los cuales hacen posible su persistencia en este tipo de ambientes (Claire Horner-Devine & Bohannan, 2006). Por el contrario, se encontró que en las intermedias elevaciones, el ensamblaje se ve determinado por las interacciones bióticas, principalmente la competencia, de manera que se ve limitada la coexistencia de especies estrechamente relacionadas, y por ello esta comunidad exhibe un patrón de sobredispersión filogenética (Kraft *et al.*, 2007).

Con aproximadamente 400 especies, la familia Thraupidae es considerada como la segunda familia de aves más grande, y en el neotrópico representa al menos el 12%

de la avifauna de la región (Burns *et al.*, 2014). Las comunidades de la familia Thraupidae exhibieron agrupación filogenética en las bajas, intermedias y altas elevaciones, lo cual coincide parcialmente con los resultados esperados. Debido a que las condiciones abióticas son más hostiles en las altas —e incluso en las intermedias— elevaciones, es de esperarse que en este tipo de ambientes persistan aquellas especies que poseen caracteres adaptativos que les permiten sobrevivir a estas condiciones, y como lo más probable es que estos caracteres sean conservados dentro de la filogenia, se espera que coexistan especies más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar (Webb *et al.*, 2002), como se logró observar en este estudio. Por el contrario, en los ambientes que no son estresantes desde el punto de vista abiótico —como WS-700 (baja elevación)— se espera que las interacciones bióticas, principalmente la competencia, adquiera mayor importancia de manera que se limita la coexistencia de especies estrechamente relacionadas y por ende se espera un patrón de estructura filogenética sobredispersa (Cavender-Bares *et al.*, 2004), sin embargo, eso no fue lo que se observó en este estudio. Cabe resaltar que este grupo de aves se originó en tiempos geológicos relativamente recientes, y aunque el levantamiento de los Andes tuvo un papel importante en su diversificación (Sedano & Burns, 2010), ésta fue más reciente en la parte norte de los Andes (Colombia y Venezuela) (Fjeldså & Rahbek, 2006), lo que probablemente explica por qué las especies que se localizan a lo largo de la cordillera Occidental están tan estrechamente relacionadas.

Los colibríes (familia Trochilidae) invadieron Sudamérica hace unos 20-40 m.a, y la diversificación de linajes -aunque lenta en un comienzo- se empezó a observar hace unos 22 m.a, adquiriendo ésta una mayor rapidez a lo largo de los últimos 10 m.a, durante el levantamiento de la cordillera de los Andes (McGuire *et al.*, 2014). Teniendo en cuenta que las tierras bajas son consideradas como el hábitat ancestral de los colibríes (McGuire *et al.*, 2007), es de esperarse que en estas localidades se encuentre una mayor diversidad filogenética y por ende se observe dispersión filogenética, como se logró observar en este estudio. Adicionalmente, la diversificación de los colibríes se relaciona estrechamente con los rangos altitudinales (McGuire *et al.*, 2007), de tal manera que las altas elevaciones se encuentran dominadas especies que poseen adaptaciones necesarias para hacer frente las bajas temperaturas y la reducción de presión de oxígeno que caracteriza esto hábitats (McGuire *et al.*, 2014), así que teniendo en cuenta que muy probablemente estos rasgos son conservados dentro de la filogenia, es de esperarse que coexistan especies más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar a medida que aumenta la elevación (Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012), como se logró observar en este estudio, lo que sugiere que a medida que aumenta la elevación, los factores abióticos adquieren mayor importancia en el ensamblaje de estas comunidades de aves. Por el contrario, en las bajas elevaciones —en ausencia de estrés por factores abióticos— la competencia —la cual es intensa en colibríes— prevalece como mecanismo principal en el ensamblaje de esta comunidad, y por ello se ve limitada la coexistencia de especies estrechamente relacionadas (Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012). Por el



contrario, en las altas elevaciones el rol del filtrado ambiental adquiere mayor importancia, de manera que en este tipo de ambientes se encuentran especies que comparten rasgos que les permiten sobrevivir bajo este tipo de condiciones ambientales particulares (Webb *et al.*, 2002), y como consecuencia se observa que coexisten especies más estrechamente relacionadas entre sí de lo esperado por azar.

En este estudio, se encontró —en términos generales— que las comunidades y el subset de las comunidades de especies de bosque pasaron de ser filogenéticamente sobredispersas en las bajas elevaciones a ser filogenéticamente agrupadas en las altas e intermedias elevaciones, lo cual concuerda con las predicciones iniciales (Webb *et al.*, 2002; Graham *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2012). Teniendo en cuenta que las especies más estrechamente emparentadas, suelen tener características ecológicas y morfológicas similares (Webb *et al.*, 2002; Helmus *et al.*, 2007), los resultados obtenidos sugieren que el ensamblaje de las comunidades de tierras bajas se encuentra determinado por la competencia interespecífica, de manera que se limita la coexistencia de congéneres, lo que resulta en un patrón de estructura filogenética sobredisperso, es decir, que coexisten especies que están menos estrechamente de los esperado por azar (Kraft *et al.*, 2007). Por otra parte, el incremento en el parentesco evolutivo al aumentar la elevación, sugiere que el ensamblaje de las comunidades que se localizan en las altas elevaciones, es determinado por los factores abióticos, de tal manera que sólo persisten aquellas especies que presentan características adaptativas que les permiten sobrevivir las condiciones extremas (bajas temperaturas) que caracterizan a estos lugares. Adicionalmente, en algunos caso se logró observar un mayor grado de agrupamiento en las comunidades presentes en las altas e intermedias elevaciones del flanco occidental, el cual se caracteriza por presentar mayor humedad (Guzmán *et al.*, 2014), lo cual sugiere que muy probablemente, la precipitación también actúan como un filtro de selección sobre las especies que se encuentran en estas localidades.

## **2.7 CONCLUSIONES:**

- ✓ El ensamblaje de las comunidades de las bajas elevaciones se ve determinado, principalmente, por la competencia interespecífica, por lo que se logra observar un patrón de dispersión filogenética.
- ✓ Al aumentar la elevación, el filtro ambiental adquiere mayor relevancia, de manera que en estas comunidades se tiende a observar agrupación filogenética.
- ✓ La precipitación, probablemente, juega un rol en el ensamblaje de las comunidades presentes en la Cordillera Occidental al actuar como un filtro de selección.

## 2.8 RECOMENDACIONES:

- ✓ Debido a que la acción de los mecanismos (e.g., filtrado ambiental y competencia interespecífica) involucrados en el ensamblaje de las comunidades depende de los fenotipos de los organismos, el patrón de evolución de dichos caracteres, es decir, si son conservados o convergentes, tendrá efecto sobre los patrones de estructura filogenética observados. Por ello, para futuros estudios sería una buena idea utilizar datos de rasgos funcionales (e.g., tamaño corporal, tamaño del pico, etc) y determinar si estos son conservados o resultado de procesos convergentes, para evaluar de manera más precisa el rol del filtrado ambiental y las interacciones bióticas.
- ✓ Utilizar datos de las variables abióticas (e.g., temperatura, precipitación, presión de oxígeno, etc), que posiblemente actúan como filtros de selección, y correlacionarlo con los patrones de estructura filogenética observados, para evaluar el papel que desempeñan sobre el ensamblaje de las comunidades.

## 2.9 ANEXOS

Grupo	Sitio	Comunidad	NRI	Valor p	NTI	Valor p
Todas	Alto yunda	1	2,6948329	<b>0,004**</b>	0,7313449	0,229
Todas	Anchicayá	2	-0,0709461	0,540	-1,2882500	<b>0,903*</b>
Todas	Chicoral	3	1,2098538	0,122	2,2447147	<b>0,012**</b>
Todas	Zygia	4	1,8578162	<b>0,030**</b>	1,8178485	<b>0,035**</b>
Todas	Queremal	5	3,2379626	<b>0,002**</b>	0,9223466	0,178
Todas	El Topacio	6	0,9748542	0,165	1,2172155	0,109
Bosque	Alto yunda	1	1,5049113	<b>0,066*</b>	0,6265340	0,264
Bosque	Anchicayá	2	-0,8763474	0,803	-1,8800217	<b>0,977**</b>
Bosque	Chicoral	3	0,3188983	0,365	2,4241582	<b>0,009**</b>
Bosque	Zygia	4	1,6531582	<b>0,051*</b>	1,9709460	<b>0,022**</b>
Bosque	Queremal	5	3,5817477	<b>0,002**</b>	0,9463126	0,185
Bosque	El Topacio	6	-0,2382504	0,592	2,3898246	<b>0,006**</b>
Emberizidae	Alto yunda	1	-1,4404026	<b>0,957**</b>	-1,4637813	<b>0,925*</b>
Emberizidae	Anchicayá	2	1,4602673	<b>0,044**</b>	1,4950656	<b>0,075*</b>
Emberizidae	Chicoral	3	0,9620369	0,286	-0,0377733	0,489
Emberizidae	Zygia	4	1,2521754	0,109	0,2954727	0,389
Emberizidae	Queremal	5	0,3784364	0,513	-0,8689664	0,785
Emberizidae	El Topacio	6	0,1332899	0,477	-0,2901360	0,533
Furnariidae	Alto yunda	1	2,1501676	<b>0,016**</b>	0,2045831	0,416

Furnariidae	Anchicayá	2	-0,8094321	0,747	-1,2157435	0,878
Furnariidae	Chicoral	3	-1,2711419	<b>0,919*</b>	-0,3917619	0,637
Furnariidae	Zygia	4	0,6285505	0,268	-0,2400831	0,596
Furnariidae	Queremal	5	2,3231423	<b>0,018**</b>	0,6170001	0,269
Furnariidae	El Topacio	6	1,6617017	<b>0,049**</b>	-0,2181183	0,584
Thamnophilidae	Alto yunda	1	-2,0627975	<b>0,987**</b>	-2,1518944	<b>0,997**</b>
Thamnophilidae	Anchicayá	2	-0,7248866	0,751	1,0491602	0,158
Thamnophilidae	Chicoral	3	1,0880963	0,109	0,8163364	0,168
Thamnophilidae	Zygia	4	1,0950320	0,106	0,8194312	0,170
Thamnophilidae	Queremal	5	1,4437344	<b>0,053*</b>	1,3751916	<b>0,098*</b>
Thamnophilidae	El Topacio	6	0,4256825	0,370	0,1023228	0,376
Thraupidae	Alto yunda	1	2,0350041	<b>0,036**</b>	1,3129427	<b>0,095*</b>
Thraupidae	Anchicayá	2	3,5101432	<b>0,004**</b>	1,9934721	<b>0,021**</b>
Thraupidae	Chicoral	3	-0,0573211	0,485	-0,2909978	0,619
Thraupidae	Zygia	4	2,2619215	<b>0,020**</b>	1,6867896	<b>0,046**</b>
Thraupidae	Queremal	5	1,9153951	<b>0,042**</b>	0,7997948	0,206
Thraupidae	El Topacio	6	3,4492949	<b>0,005**</b>	0,7960871	0,208
Trochilidae	Alto yunda	1	-0,1579777	0,527	-0,2536291	0,607
Trochilidae	Anchicayá	2	-1,6700429	<b>0,970**</b>	-1,3381656	0,899
Trochilidae	Chicoral	3	-0,1539316	0,535	1,7294324	<b>0,039**</b>
Trochilidae	Zygia	4	0,0064392	0,468	-0,5990129	0,720
Trochilidae	Queremal	5	1,2386833	0,115	1,0265770	0,161
Trochilidae	El Topacio	6	0,1675166	0,395	-0,7755028	0,777

**Anexo 1.** Valores de NRI y NTI. Para valores positivos: (\*) significativo al 0,1 y (\*\*) significativo al 0,5. Para valores negativos (\*) significativo al 0,90 y (\*\*) significativo al 0,95.

### 3. REFERENCIAS

- Blaimer, B. B., Brady, S. G., Schultz, T. R., & Fisher, B. L. (2015). Functional and phylogenetic approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, 38(9), 901–912. <http://doi.org/10.1111/ecog.01370>
- Brumfield, R. T., & Edwards, S. V. (2007). Evolution into and out of the Andes: A Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* antshrikes. *Evolution*, 61(2), 346–367. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00039.x>
- Burbrink, F. T., & Myers, E. A. (2015). Both traits and phylogenetic history influence community structure in snakes over steep environmental gradients. *Ecography*, 38(10), 1036–1048. <http://doi.org/10.1111/ecog.01148>

- Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Klicka, J., ... Lovette, I. J. (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75(1), 41–77. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.006>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. . A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823–843. <http://doi.org/10.1086/386375>
- Claire Horner-Devine, M., & Bohannan, B. J. M. (2006). Phylogenetic Clustering and Overdispersion in Bacterial Communities. *Ecology*, 87(7), 100–108.
- Claramunt, S. (2010). Discovering exceptional diversifications at continental scales: The case of the endemic families of neotropical suboscine passerines. *Evolution*, 64(7), 2004–2019. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.00971.x>
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8), 1969–1973. <http://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Erickson, D. L., Jones, F. A., Swenson, N. G., Pei, N., Bourg, N., Chen, W., ... Kress, W. J. (2014). Comparative evolutionary diversity and phylogenetic structure across multiple forest dynamics plots: A mega-phylogeny approach. *Frontiers in Genetics*, 5(SEP), 1–14. <http://doi.org/10.3389/fgene.2014.00358>
- Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2011). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34(4), 552–565. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x>
- Fjeldsa, J., & Irestedt, M. (2009). Diversification of the South American avifauna : Patterns and implications for conservation in the Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 398–409. <http://doi.org/10.3417/2007148>
- Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2006). Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 72–81. <http://doi.org/10.1093/icb/icj009>
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. (2015). Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29(5), 600–614. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12425>
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., & Cadena, C. D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat

- filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1181–1192. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x>
- Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265–1277. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C., & McGuire, J. a. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 Suppl, 19673–8. <http://doi.org/10.1073/pnas.0901649106>
- Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G., & McGuire, J. A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93(8 SPEC. ISSUE), 99–111. <http://doi.org/10.1890/11-0493.1>
- Guzmán, D., Cadena, M., & Ruíz, J. . (2014). *Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través de análisis de componentes principales (ACP)*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).
- Hardy, O. J., & Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95(3), 493–506. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x>
- Helmus, M. R., Blando, T. J., Williams, C. K., & Ives, A. R. (2007). Phylogenetic Measures of Biodiversity. *The American Naturalist*, 169(3), E68–E83. <http://doi.org/10.1086/511334>
- Hoorn, C., Mosbrugger, V., Mulch, A., & Antonelli, A. (2013). Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience*, 6(3), 154–154. <http://doi.org/10.1038/ngeo1742>
- Irestedt, M., Fjeldså, J., Nylander, J. A. A., & Ericson, P. G. P. (2004). Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. *BMC Evolutionary Biology*, 4(1), 1–16. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-4-23>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. <http://doi.org/10.2307/3235676>
- Kembel, S. (2010). An introduction to the picante package. *R Project*, (April), 1–16. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>

- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463–1464. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kennedy, R. J. (1970). Direct effects of rain on birds: a review. *British Birds*, 63(10), 401–414.
- Kraft, N. J. B., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist*, 170(2), 271–283. <http://doi.org/10.1086/519400>
- Lamus, F., Cuervo, A., & Pérez, N. (2015). Levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos. *Apuntes Científicos Uniandinos*, 19, 68–73.
- Laughlin, D. C., & Abella, S. R. (2007). Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological Modelling*, 205(1–2), 231–240. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.02.018>
- Losos, J. (1996). Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2011). Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34(3), 364–371. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06629.x>
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Remsen, J. V., Corl, A., Rabosky, D. L., Altshuler, D. L., & Dudley, R. (2014). Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24(8), 910–916. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.016>
- McGuire, J. a, Witt, C. C., Altshuler, D. L., & Remsen, J. V. (2007). Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology*, 56(5), 837–856. <http://doi.org/10.1080/10635150701656360>
- Narváez, G., & León, G. (2001). Caracterización Y Zonificación Climática De La Región Andina. *Meteorología Colombiana*, (4), 121–126.
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Szoecs, E. (2016). Package “vegan” (Version 2.4-0). URL <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>.
- Oksanen, J. (2015). Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. *R Documentation*, 43. [http://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90124-3](http://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90124-3)

- Pausas, J. G., & Verdú, M. (2010). The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, 60(8), 614–625. <http://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.7>
- R Development Core Team. (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing Vienna Austria, 0*, {ISBN} 3-900051-07-0. <http://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800737>
- Ribeiro, V., Peterson, A. T., Werneck, F. P., & Machado, R. B. (2016). Ecological and historical views of the diversification of Geositta miners (Aves: Furnariidae: Sclerurinae). *Journal of Ornithology*, 1–9. <http://doi.org/10.1007/s10336-016-1398-3>
- Sedano, R. E., & Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 37(2), 325–343. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02200.x>
- Silva, I. a., & Batalha, M. a. (2009). Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 69(3), 843–849. <http://doi.org/10.1590/S1519-69842009000400011>
- Valderrama, E., Pérez-Emán, J. L., Brumfield, R. T., Cuervo, A. M., & Cadena, C. D. (2014). The influence of the complex topography and dynamic history of the montane Neotropics on the evolutionary differentiation of a cloud forest bird (*Premnoplex brunnescens*, Furnariidae). *Journal of Biogeography*, 41(8), 1533–1546. <http://doi.org/10.1111/jbi.12317>
- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18(4), 572–592. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>
- Villareal H., M., Álvarez, S. Córdova, F., Escobar, G., Fagua, F. Gast, H., Mendoza, M., & Umaña. M. (2004). Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. *Manual de Métodos Para El Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humbolt*, 188–225. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Weir, J. T. (2006). Divergent Timing and Patterns of Species Accumulation in Lowland and Highland Neotropical Birds. *Evolution*, 60(4), 842–855. <http://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01161.x>

- Weir, J. T., & Price, M. (2011). Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology*, *20*(21), 4550–4563. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05294.x>
- Zamora, R., & Barea-Azcón, J. M. (2015). Long-Term Changes in Mountain Passerine Bird Communities in the Sierra Nevada (Southern Spain): A 30-Year Case Study. *Ardeola*, *62*(1), 3–18. <http://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3>