

Artículo original

Composición taxonómica y riqueza de la avifauna asociada a relictos de bosque seco tropical del departamento de Bolívar, Colombia

Taxonomic composition and richness of birdlife associated with remnants of tropical dry forest in the department of Bolívar, Colombia

 Giancarlo Romero-Arrieta^{1,*},  Hugo A. Vides-Avilez²,  Alejandro Henao-Castro¹

¹ Programa de Biología, Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

² Programa de Maestría en Ciencias Ambientales, Universidad de Cartagena, Cartagena, Colombia

Resumen

Las tierras bajas del Caribe colombiano albergan más de 600 especies de aves. El conocimiento que se tiene sobre la avifauna en el departamento de Bolívar, sin embargo, aún es limitado particularmente en los relictos de bosque seco tropical. Este ecosistema fue uno de los más extensos de Colombia, pero ha sido transformado radicalmente por actividades humanas como la ganadería, los monocultivos, los incendios y la tala. Nos propusimos, entonces, determinar la composición taxonómica y la riqueza de la avifauna en ocho relictos de bosque seco tropical de Bolívar. Las muestras se recolectaron en ocho localidades mediante conteos por puntos durante cuatro días por sitio. Se emplearon redes de niebla y grabaciones acústicas como métodos complementarios para confirmar la presencia de especies. El estudio documentó 323 especies de aves en los relictos de bosque seco tropical evaluados, destacándose las localidades en Montes de María entre las de mayor riqueza registrada. Los resultados resaltan la importancia de estos relictos para la conservación de la avifauna regional y respaldan la necesidad de incorporar el bosque seco tropical de Bolívar en estrategias de conservación, restauración y manejo del paisaje.

Palabras clave: Avifauna; Bosque seco tropical, Caribe colombiano; Riqueza de especies; Composición taxonómica.

Abstract

The Colombian Caribbean lowlands harbor more than 600 bird species. However, the knowledge of the avifauna in the department of Bolívar is limited, particularly that in tropical dry forest remnants. Tropical dry forests were once one of the most extensive ecosystems in Colombia, but they have been heavily transformed by human activities such as cattle ranching, monocultures, fires, and logging. Here, we aimed to determine the taxonomic composition and species richness of the avifauna in eight tropical dry forest remnants in the department of Bolívar. Sampling was conducted in eight localities using point counts over four days per site; additionally, mist nets and acoustic recordings were used as complementary methods to confirm species presence. The study documented 323 bird species in the tropical dry forest remnants under evaluation, identifying Montes de María localities among those with the highest recorded richness. Our results highlight the importance of these remnants for regional bird conservation and support the inclusion of Bolívar's tropical dry forest in conservation, restoration, and landscape management strategies.

Keywords: Avifauna; Tropical dry forest, Colombian Caribbean; Species richness; Taxonomic composition.

Citación: Romero-Arrieta G, *et al.* Composición taxonómica y riqueza de la avifauna asociada a relictos de bosque seco tropical del departamento de Bolívar, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 2026 Junio 11. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3178>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Giancarlo Romero-Arrieta;
gianromeroa@gmail.com

Recibido: 22 de abril de 2025

Aceptado: 8 de abril de 2026

Publicado en línea: 11 de junio de 2026



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

El bosque seco tropical (BST) es un bioma forestal localizado en tierras bajas de zonas tropicales que presenta una estacionalidad marcada por lluvias alternadas con varios meses de sequía al año (Bullock *et al.*, 2011; Pizano *et al.*, 2016). Originalmente fue un ecosistema extenso en Colombia, con unos 8.000.000 de hectáreas distribuidas en los valles geográficos de los ríos Cauca y Magdalena, la costa Caribe, y los Llanos Orientales; sin embargo, hoy su cobertura se ha reducido en un 92 % (Pizano *et al.*, 2016). En la región Caribe colombiana el BST posee una gran diversidad beta, que se atribuye a su marcada alteración y configuración espacial, lo cual ha generado una variada diferenciación florística cuyos relictos son de importancia en términos de conocimiento, servicios ecosistémicos y conservación (García-Q *et al.*, 2021).

Colombia cuenta con 1966 especies de aves, 161 de ellas son migratorias y 84 endémicas, en tanto que 140 se inscriben en alguna categoría de amenaza (Echeverry-Galvis *et al.*, 2022). En las zonas bajas del Caribe colombiano se han documentado 617 especies agrupadas en 69 familias (Bernal-González *et al.*, 2012). A pesar de esta situación, el conocimiento sobre la avifauna en esta región del país es limitado e incompleto; los estudios publicados en revistas científicas sobre aves acuáticas son esporádicos y aportan escasa información sobre la avifauna del BST (Estela & Victoria, 2005; Bernal-González *et al.*, 2012). Aunque no se conocen las especies que habitan en los relictos de BST de Bolívar, en la región Caribe dichos remanentes se consideran los de mayor cobertura original, pero también, los más fragmentados (Gillespie & Walter, 2001; Rodríguez *et al.*, 2012; Pizano *et al.*, 2016; Paternina *et al.*, 2017) y deteriorados por actividades humanas como la ganadería, los monocultivos, los incendios y la tala (Losada-Prado & Molina-Martínez, 2011; Pizano *et al.*, 2016).

Entre los trabajos ornitológicos publicados sobre Bolívar solo se encuentra el de Haffer & Borrero (1965), quienes documentaron la avifauna de la serranía de San Jacinto a partir de pieles recolectadas. Por otro lado, se cuenta con la caracterización ecológica rápida realizada por Álvarez *et al.* (1997) en dos remanentes de BST en el municipio de Zambrano y la isla de Tierra Bomba, así como el trabajo de Buelvas & Buelvas (2015), quienes caracterizaron las aves del sendero el Yayal en el Santuario de Flora y Fauna Los Colorados mediante algunos estimadores de diversidad.

En general, el conocimiento sobre la biodiversidad del Caribe colombiano ha avanzado de manera lenta y presenta vacíos importantes en varios grupos biológicos, incluidos las aves. Aldana-Domínguez *et al.* (2017) señalan que, aunque la región alberga una gran riqueza biológica, la información disponible sobre la composición y la distribución de muchas especies es fragmentaria y poco representativa a escala regional. Esta situación es especialmente crítica cuando se trata del bosque seco tropical, cuyos inventarios son escasos y la pérdida de cobertura se ha acelerado durante las últimas décadas.

Según BirdLife International (2008), muchas aves se distribuyen en áreas específicas y la mayoría están restringidas a ciertos tipos de hábitats. Por ello, en el presente trabajo nos propusimos conocer la composición taxonómica y la riqueza del ensamblaje de aves en ocho relictos de BST en el departamento de Bolívar, lo que permitirá ampliar los conocimientos sobre la avifauna en esta zona de la región Caribe, con miras a establecer información técnica que funcione como referencia para su conocimiento, manejo y conservación. Con la información obtenida, se espera consolidar una primera aproximación integral a la riqueza y la composición de las comunidades de aves en relictos de bosque seco tropical del departamento de Bolívar. Con el estudio aspiramos a llenar vacíos de información existentes y resaltar el papel de estos fragmentos como reservorios de biodiversidad y puntos de referencia para futuros monitoreos y estrategias de conservación a escala local y regional.

Materiales y métodos

El bosque seco tropical (BST) en el departamento de Bolívar se ubica principalmente en las zonas de desarrollo económico y social (ZODES), en los Montes de María y el norte bolivarense (Gobernación de Bolívar, 2020). Allí se seleccionaron ocho localidades

que cuentan con relictos representativos de BST: cerro Zumbador, cerro Capiro, cerro Mica Prieta y cerro El Trueno en la ZODES Montes de María. En el caso de la ZODE Norte bolivarense, las cuatro localidades escogidas fueron la reserva Matute, la reserva-finca La Ciénaga, la reserva forestal Monterrey y la Agrícola Camelias (**Figura 1**). Estas localidades se encuentran entre los 30 y 524 msnm, inmersas en un mosaico de coberturas naturales y transformadas, con niveles de precipitación que fluctúan entre los 500 y los 2.000 mm anuales.

Los usos principales del suelo incluyen la agricultura, la ganadería, los bosques comerciales y los rastrojos en estado de sucesión (**Pérez, 2005**). Sin embargo, algunos remanentes de BST con coberturas de vegetación secundaria, riparia y fragmentos conservados se han mantenido hasta hoy; en ellos pueden encontrarse especies características del BST como *Bursera simaruba*, *Cordia dentata*, *Anacardium excelsum*, *Sterculia apetala*, *Hura crepitans*, *Cavanillesia platanifolia*, *Astrocaryum malybo*, *Pereskia guamacho*, *Pseudobombax septenatum* y *Pterygota colombiana* (**Rodríguez et al., 2012; Pizano et al., 2016**). Estos remanentes se seleccionaron para llevar a cabo el trabajo de campo y determinar su avifauna (**Figura 2**).

Cada localidad se visitó una sola vez entre 2019 y 2023. Se muestrearon cuatro localidades durante los meses lluviosos y cuatro durante los meses secos. Los cerros Zumbador y Capiro se muestrearon a comienzos de noviembre de 2019 (época lluviosa) y los cerros Mica Prieta y Trueno a comienzos de febrero de 2020 (época seca). En Agrícola Camelias y la Reserva Matute, los muestreos se llevaron a cabo en septiembre de 2022 (época lluviosa) y en la Reserva Monterrey y la Reserva-Finca La Ciénaga en marzo de 2023 (época seca). El muestreo de aves se hizo mediante conteos por puntos, siguiendo las recomendaciones metodológicas propuestas por **Ralph et al. (1996)**. En cada localidad se establecieron 20 puntos de conteo, separados entre sí por una distancia de 100 m, con el fin de garantizar la independencia espacial de los registros y cubrir la mayor diversidad de microhábitats dentro de cada relikto de bosque seco tropical.

En cada punto se registraron todas las aves observadas o escuchadas en un lapso de 10 minutos. Los censos se hicieron en jornadas matutinas (06:00–11:00 h) y vespertinas (16:00–18:30 h), periodos en los cuales la actividad de las aves suele ser mayor. Cada

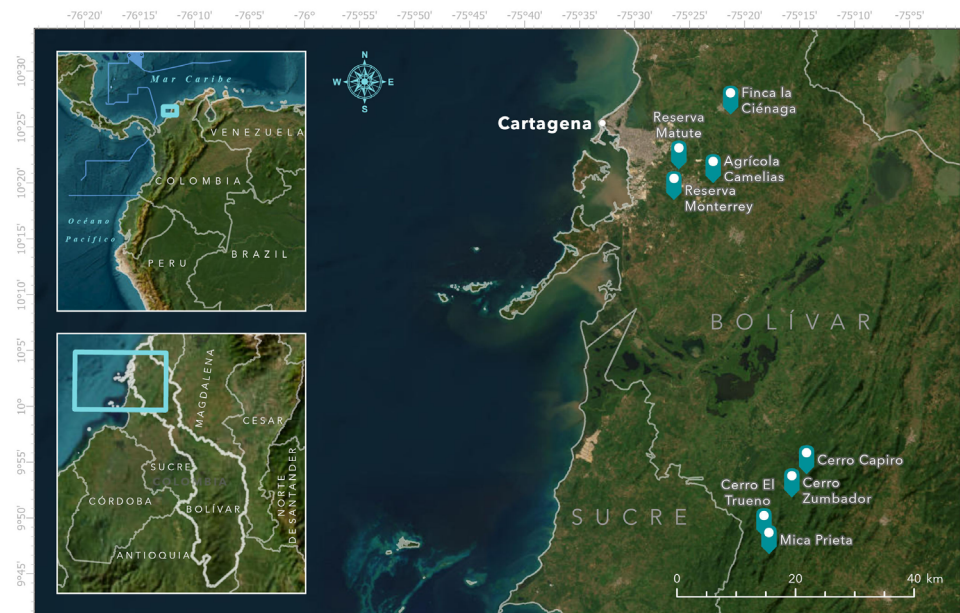


Figura 1. Ubicación de las ocho localidades con relictos de bosque seco tropical en el departamento de Bolívar, Colombia. Fuente: elaboración propia utilizando QGIS, 2022

localidad se muestreó durante cuatro días consecutivos, manteniendo el mismo número de puntos de conteo y el mismo esfuerzo de muestreo en todas ellas, con el fin de garantizar la comparabilidad de los registros.

En las observaciones se utilizaron binoculares de 10×42, y la identificación de las especies se apoyó en guías especializadas en la avifauna de Colombia (Hilty & Brown, 2001; Restall *et al.*, 2007; Ayerbe-Quiñones, 2018; McMullan *et al.*, 2018). Además, en las jornadas de campo se emplearon redes de niebla y registros acústicos para confirmar la presencia de especies difíciles de detectar en los censos visuales y auditivos.

Con el fin de obtener un listado actualizado y detallado de la avifauna en el área de estudio, se hizo una revisión de libros, artículos y notas científicas publicadas, así como de informes técnicos de instituciones gubernamentales, ONG y tesis de grado con información relacionada. Además, se complementó el inventario de especies en cada una de las ocho localidades de estudio con registros provenientes de la base de datos eBird (2023) o de zonas muy cercanas en aquellos casos en los que no se encontraran registros para dichas localidades.

Las especies registradas mediante información primaria (muestreos en campo) se categorizaron según gremios alimenticios y mediante diagramas de barras. A partir de los datos publicados por Hilty y Brown (2001) y Billerman *et al.* (2022), se establecieron las siguientes categorías: aves frugívoras (F), es decir, que se alimentan principalmente de frutas; granívoras (G), que se alimentan principalmente de semillas secas; invertebrados terrestres (I), aves que se alimentan fundamentalmente de invertebrados terrestres; nectarívoras (N), que se alimentan principalmente de néctar; invertebrados acuáticos (IA), aves que se alimentan sobre todo de crustáceos, bivalvos y otros artrópodos acuáticos; herbívoras (H), que se alimentan principalmente de brotes o plantas acuáticas; carnívoras (C), que se alimentan fundamentalmente de carne de otros animales cazados, o de carroña; y omnívoras (O), es decir, especies de dieta generalista.

La categoría de endemismo se determinó siguiendo a Chaparro-Herrera *et al.* (2024). En cuanto al estado de amenaza e interés para la conservación de cada especie, se consultaron distintas fuentes de información como las listas rojas nacionales (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible-MADS, 2024; Renjifo *et al.*, 2017) e internacionales (IUCN, 2022), y los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2022). Asimismo, el estatus de residencia y migración se determinó según los planteamientos de Echeverry-Galvis *et al.* (2022). En el caso de las aves acuáticas, se tuvo en cuenta lo propuesto por Ruiz-Guerra & Cifuentes-Sarmiento (2021).

La abundancia de las especies se estimó a partir del número de individuos registrados durante los conteos por punto en cada localidad, considerando tanto las detecciones visuales como las auditivas. Dado que cada punto se visitó durante cuatro días de muestreo, se utilizó el mayor número de individuos registrados por especie a lo largo de los cuatro muestreos, con el fin de evitar la sobreestimación asociada a la posible detección repetida de los mismos individuos en visitas sucesivas. En este contexto, la abundancia debe interpretarse como un índice de abundancia relativa derivado del máximo conteo, y no como una estimación directa del tamaño poblacional de las especies (Ralph *et al.*, 1995; Bibby *et al.*, 2000).

Las capturas mediante redes de niebla y los registros acústicos se utilizaron únicamente como métodos complementarios para confirmar la presencia de especies crípticas, por lo que estos registros se incorporaron exclusivamente al listado de especies y no fueron utilizados para estimar abundancias ni para los análisis de diversidad.

Para evaluar la suficiencia del muestreo se elaboraron curvas de acumulación de especies con base en los datos de incidencia y a partir de estimadores no paramétricos de riqueza (Chao 1, ACE y Jackknife 1), complementados con el índice de completitud para cada localidad (Villareal *et al.*, 2004).

Con el fin de facilitar la interpretación ecológica de la diversidad y permitir comparaciones más directas entre comunidades, los índices de diversidad se expresaron como números efectivos de especies o números de Hill (Jost, 2006; Chao *et al.*, 2014).

Se hizo un análisis enfocado en las especies asociadas al bosque seco tropical, para lo cual se filtraron las especies según sus preferencias generales de hábitat utilizando información disponible en guías de campo y en la plataforma Birds of the World. Las especies cuyo ecosistema principal corresponde a ambientes acuáticos, costeros o marinos se excluyeron de este análisis. Así, los análisis de diversidad y de composición centrados en el bosque seco tropical se hicieron únicamente con aquellas especies que pueden utilizar este tipo de hábitat.

Resultados

En las ocho localidades de bosque seco tropical del departamento de Bolívar se registraron 322 especies de aves distribuidas en 24 órdenes y 56 familias (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3178/5333>). Se identificaron 23 especies con alguna categoría de endemismo y siete catalogadas como amenazadas según la UICN (2022) y el Libro Rojo (Renjifo *et al.*, 2017). Además, se registraron 62 especies migratorias, 68 reportadas en los apéndices de la CITES y 58 de hábitos acuáticos. El 74 % de las especies (n=241) fueron detectadas mediante métodos de recolección de información primaria y las restantes 81 en fuentes secundarias. Las especies con mayor número de registros durante los muestreos fueron *Brotogeris jugularis* (123 registros), *Eupsittula pertinax* (108) y *Ortalis garrula* (103), en tanto que 25 especies tuvieron un solo registro.

El número de especies encontradas representa el 93 % de la avifauna esperada según los índices de completitud de los estimadores usados (Tabla 1), lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo fue adecuado, como se evidencia en la tendencia hacia la asíntota de los estimadores ACE, Chao 1 y Jacknife 1 (Figura 2). El índice de completitud promedio por localidad superó el 80 %, con La Ciénaga alcanzando el 90 %, en tanto que el monte Capiro y Agrícola Camelias presentaron los valores más bajos (81 %). Con el índice Jacknife 1 se obtuvieron los menores porcentajes (72 - 85), mientras que el ACE arrojó los valores más altos (82 % - 94 %), similares a los del Chao 1 (85 % - 91 %).

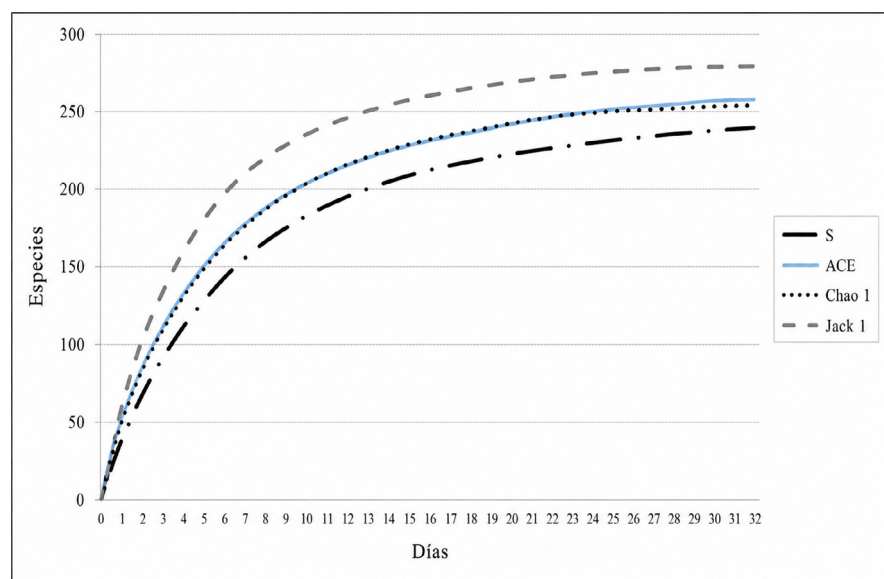


Figura 2. Curva de acumulación de especies de la avifauna del bosque seco tropical en el norte y el centro del departamento de Bolívar

Tabla 1. Porcentaje de índices de completitud a partir de los estimadores no paramétricos de diversidad de los relictos de bosque seco tropical del departamento de Bolívar

Índice de completitud por estimador					
Localidad	S	ACE %	Chao 1 %	Jacknife 1 %	Porcentaje
C. Zumbador	131	88	90	76	85%
C. Capiro	145	84	87	72	81%
C. Mica Prieta	71	90	92	73	85%
C. Trueno	171	89	92	75	85%
A. Camelias	98	82	85	77	81%
R. Matute	88	91	93	78	87%
R. Monterrey	85	91	91	79	87%
R. La Ciénaga	119	94	91	85	90%
General	241	95	97	87	93%

De los 24 órdenes registrados, se documentaron 20 en las ocho localidades. Passeriformes presentó la mayor riqueza, con 134 especies, seguido de Accipitriformes y Apodiformes, con 16 y 15 especies, respectivamente. En contraste, Caprimulgiformes, Gruiformes, Nyctibiiformes y Tinamiformes solo registraron una especie cada uno (**Figura 3**).

De las 56 familias reportadas en el estudio, se documentaron 46 familias en las ocho localidades de estudio, siendo Tyrannidae la más diversa (38 especies), seguida de Thraupidae y Accipitridae (16 especies cada una). En contraste, 12 familias registraron solo una especie (**Figura 3**). Se identificaron 23 especies incluidas en el Listado de Aves Endémicas y Casi Endémicas de Colombia: Evaluación 2013-2023 (**Chaparro-Herrera et al., 2024**): 20 casi endémicas, dos endémicas (*Ortalis garrula* y *Forpus spengeli*) y una de interés (*Phaethornis anthophilus*).

La dieta de las especies registradas fue diversa, sin adherirse, en general, a un gremio trófico específico y con consumo de alimentos de diversas fuentes. La mayoría de las especies se alimentaban de invertebrados, frutas y granos (I/F/G) (74 especies), seguidas de aquellas con una dieta exclusiva de invertebrados (I) (51 especies) (**Figura 4**). En cambio, las dietas compuestas por carne e invertebrados acuáticos (C/IA), carne e invertebrados acuáticos e invertebrados (C/IA/I), herbívoras e invertebrados acuáticos (H/IA), invertebrados y carne (I/C), invertebrados e invertebrados acuáticos (I/IA), e invertebrados acuáticos y herbívoras (IA/H) correspondieron a una especie cada una (**Figura 4**).

Siete especies se catalogaron como amenazadas: cinco a partir de las listas nacionales (**Renjifo et al., 2017; MADS, 2024**) y cuatro incluidas en la lista internacional (IUCN, 2022). Tres especies mencionadas en la Resolución 0126 de 2024 (**MADS, 2024**) están en la categoría de vulnerable (VU) y coinciden con el Libro Rojo de Colombia, que también incluye a *Anas bahamensis* y *Contopus cooperi* como casi amenazadas (NT). La Lista Roja de la UICN clasifica cuatro especies como NT y una como VU.

Se registraron 68 especies de los apéndices de la CITES, principalmente el apéndice II (62 especies), seguidas por cuatro del apéndice III y dos del apéndice I. En cuanto a la migración, 62 especies se clasificaron como migratorias: 49 boreales, seis boreales con poblaciones residentes, cinco australes con poblaciones residentes y dos boreal-australes. Además, se identificaron 58 especies con hábitos acuáticos según **Ruiz-Guerra & Cifuentes-Sarmiento (2021)**, lo que representa el 18 % del total registrado.

En el cerro El Trueno se registró la mayor riqueza (170 especies), seguido de cerro Capiro (144 especies), en tanto que el cerro Mica Prieta tuvo el menor registro (69

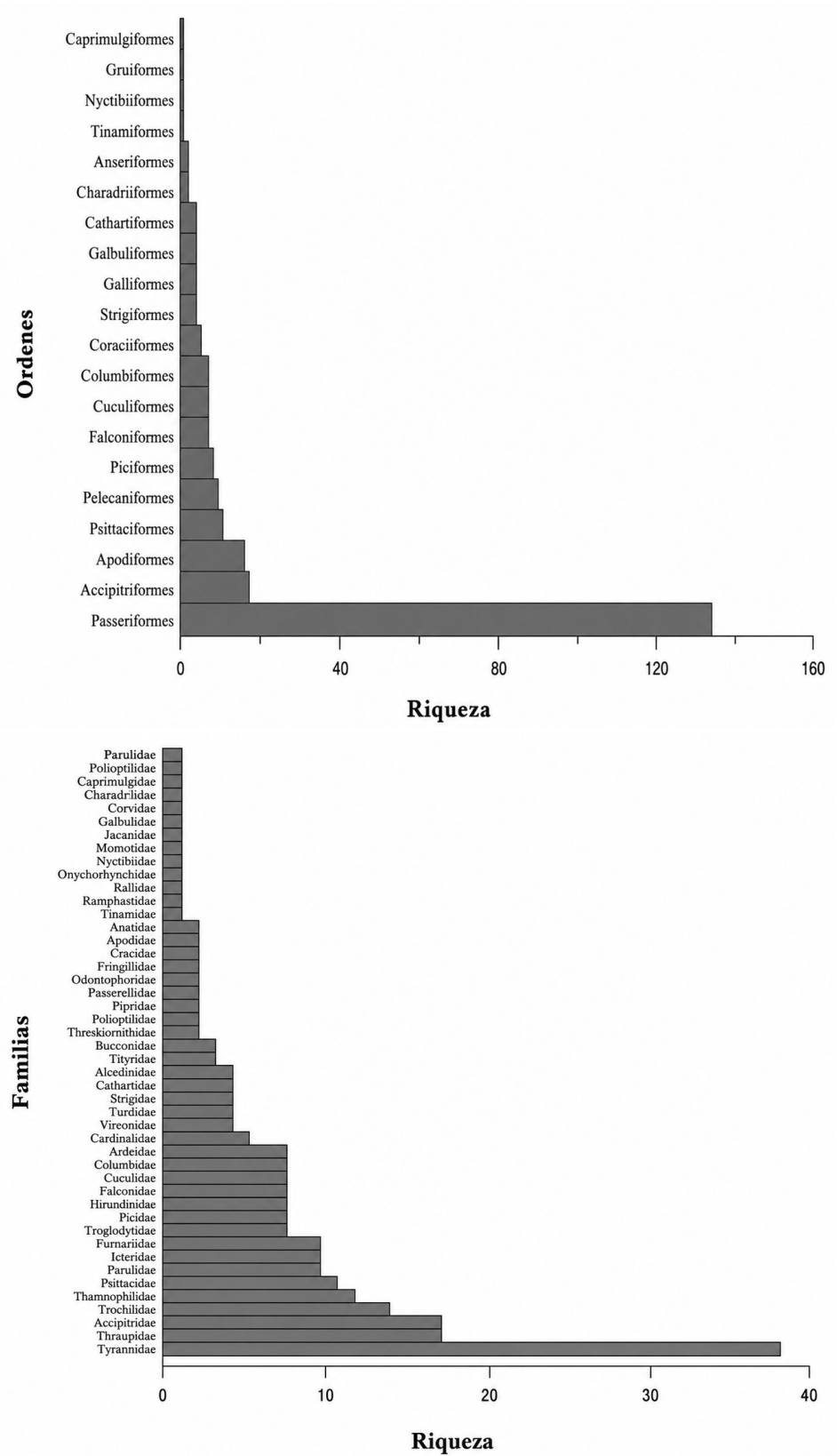


Figura 3. Riqueza de especies por órdenes y familias del bosque seco tropical de las localidades de Montes de María y Norte de Bolívar

especies). En cuanto al número de registros, La Ciénaga presentó el mayor valor (602), seguida por Agrícola Camelias (463), y el cerro Mica Prieta reportó la menor cantidad (268) (Figura 5).

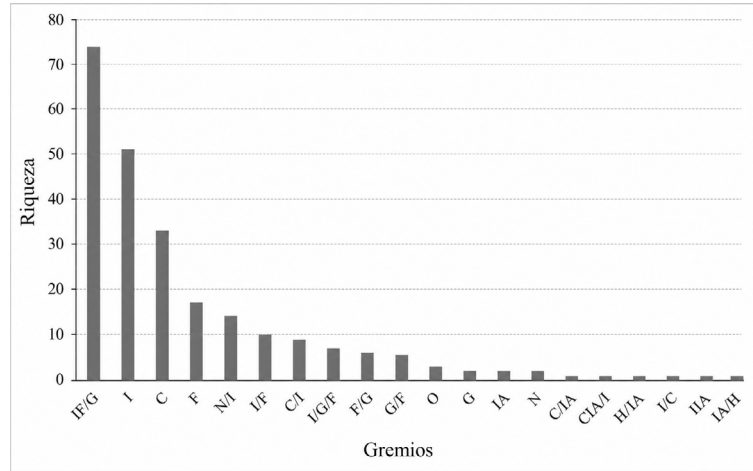


Figura 4. Riqueza de especies por gremio trófico en el bosque seco tropical del norte y el centro del departamento de Bolívar. F: dieta principalmente de frutas; G: fundamentalmente de semillas secas; I: mayormente de invertebrados terrestres; N: principalmente de néctar; IA: sobre todo de crustáceos, bivalvos y otros artrópodos acuáticos; H: fundamentalmente de brotes o plantas acuáticas; C: principalmente de carne de otros animales cazados, o de carroña; O: dieta generalista.

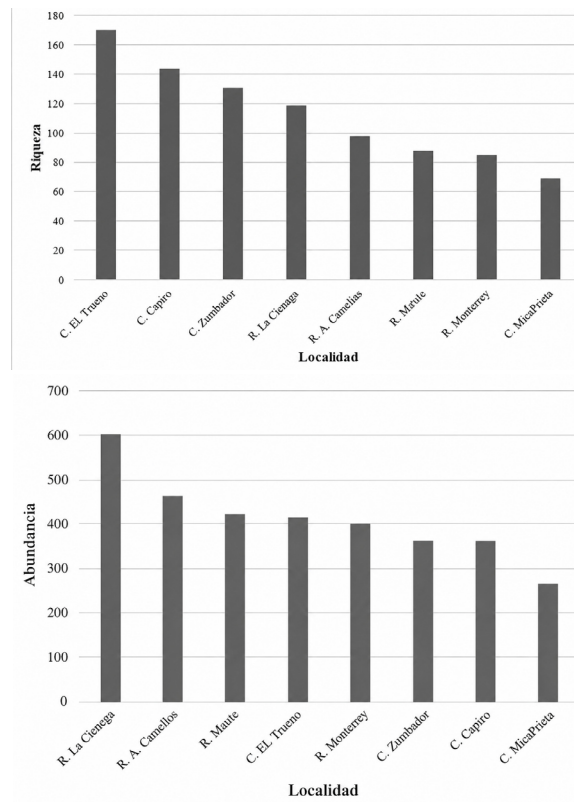


Figura 5. Riqueza y abundancia de especies de aves en el bosque seco tropical del departamento de Bolívar.

La diversidad de la avifauna en las localidades evaluadas evidenció que la riqueza estimada (q_0) fue mayor en el cerro El Trueno (180 especies), seguida por la del Capiro (158) y el Zumbador (144), en tanto que la menor se registró en los cerros Mica Prieta (68,3) y Matute (89). Al considerar la diversidad ponderada por abundancia (q_1), los cerros Trueno (174) y Capiro (146) mantuvieron los valores más altos, evidenciando comunidades más equitativas, mientras que Mica Prieta (53,5) y Camelias (61,4) presentaron valores menores.

En términos de dominancia (q_2), los cerros Trueno (148) y Capiro (123) continuaron destacándose, lo que indica una menor influencia de especies dominantes en comparación con otras localidades. Por el contrario, los valores más bajos en Camelias (37,9) y Mica Prieta (39,1) sugieren comunidades más dominadas por un menor número de especies (**Tabla 2**).

Discusión

En los relictos de bosque seco tropical (BST) estudiados se registraron 242 especies a partir de la información primaria y 323 al incluir la información secundaria. En comparación con estudios previos (**Tabla 3**), este inventario representa el registro más alto documentado hasta ahora para relictos de BST en el departamento de Bolívar y uno de los más altos disponibles para el Caribe colombiano. En conjunto, esta riqueza corresponde a más de la mitad (51,75 %) de la riqueza de las especies de aves documentada para este ecosistema, lo que resalta la importancia de los relictos evaluados para la conservación de la avifauna regional.

La estructura de la dieta observada en los relictos de bosque seco tropical del departamento de Bolívar reveló una alta representación de especies que consumen invertebrados, frutas y granos, así como de insectívoras estrictas, lo que coincide con patrones documentados para ecosistemas secos tropicales. Gillespie y Walter (2001) señalan que en bosques secos de Centroamérica la marcada estacionalidad de la disponibilidad de recursos influye sobre la composición de las comunidades de aves y favorece la presencia de especies con dietas flexibles. Asimismo, Álvarez-Álvarez *et al.* (2018) registraron en un bosque seco tropical del suroeste de México variaciones significativas en la abundancia de las aves y en la representación de los tipos de dieta entre estaciones y usos del suelo, asociadas principalmente a cambios en la disponibilidad de alimento. Ocampo-Ariza *et al.* (2022), por su parte, evidenciaron que en paisajes agroforestales vinculados al bosque seco tropical la respuesta de los grupos funcionales (en particular de las aves insectívoras) difiere entre la estación seca y la lluviosa. En conjunto, estos antecedentes respaldan la interpretación de que la composición trófica registrada en el Bs-T de Bolívar está estrechamente ligada a la dinámica estacional del ecosistema.

Tabla 2. Diversidad de la avifauna por localidad expresada como números efectivos de especies (q_0 , q_1 y q_2); se excluyeron las especies asociadas a ambientes acuáticos.

Localidades	q_0	q_1	q_2
C. Zumbador	144	125	102
C. Capiro	158	146	123
C. Mica Prieta	68,3	53,5	39,1
C. Trueno	180	174	148
A. Camelias	120	61,4	37,9
R. Matute	89	62,6	43,0
R. Monterrey	94,8	62,9	43,9
R. La Ciénaga	108	80,9	59,1

Tabla 3. Comparación de la riqueza de especies de aves registradas en distintos estudios realizados en relictos de *Bosque Seco Tropical* (BST) en el Caribe colombiano y otras regiones

Estudio	Localidad / Región - Departamento	Nº de especies registradas
Haffer & Borrero (1965)	Serranía de San Jacinto, Bolívar	90
Álvarez <i>et al.</i> (1997)	Zambrano y la Isla de Tierra Bomba, Bolívar	35
Buelvas & Buelvas (2015)	Santuario de Flora y Fauna Los Colorados, Bolívar	155
Galván-Guevara & Sierra (2009)	Estación primatológica, Colosó – Sucre	58
Strewe <i>et al.</i> (2009)	Campus Universidad del Magdalena - Magdalena	186
Turizo & Hernández-Palma (2022)	Campus Universidad del Magdalena - Magdalena	92
Paternina <i>et al.</i> (2017)	Cuatro localidades con fragmentos de BST asociados a potreros – Córdoba	180
Castro-Vásquez (2016)	Todos los ecosistemas del departamento - Atlántico	372
Posada <i>et al.</i> (2019)	Atlántico	9
Arteta & Lázaro (2014)	Ocho localidades de bosque seco en la media Guajira - La Guajira	54
Parra <i>et al.</i> (2016)	Hibácharo, San Juan Nepomuceno, Hatonuevo - Atlántico, Bolívar, La Guajira	138
Peñuela-Díaz & Garzón (2019)	San Juan de Rio Seco, Beltrán, Pulí, Jerusalén, Guataquí y Nariño – Cundinamarca	190
Gómez & Robinson (2014)	Comunidades del valle alto del río Magdalena - No especificado	227
Young <i>et al.</i> (1997)	Bosques secos de Centro y Sur América	635

La composición trófica observada también parte del contexto de fragmentación que caracteriza el bosque seco tropical del Caribe. **Paternina *et al.* (2017)** encontraron que en fragmentos de BST inmersos en matrices ganaderas de Córdoba los ensamblajes estuvieron dominados por especies generalistas o de dieta amplia, capaces de explotar recursos tanto del interior del bosque como de la matriz circundante. En los relictos evaluados en Bolívar se observó un patrón comparable, con alta representación de los frugívoros oportunistas, de omnívoros y de insectívoros generalistas. Aunque nuestro estudio no evaluó de manera directa las métricas de configuración del paisaje, estos resultados son consistentes con la idea de que la composición funcional de las comunidades de aves en la región está influida tanto por la estacionalidad del ecosistema, como por la heterogeneidad y transformación del entorno.

La curva de acumulación de especies y los estimadores no paramétricos indicaron una alta completitud del muestreo, con un valor global del 93 %. Aunque ningún inventario agota por completo la diversidad potencial de un paisaje heterogéneo, este resultado sugiere que el esfuerzo aplicado fue adecuado para caracterizar el ensamblaje de aves documentado en las localidades evaluadas. En términos taxonómicos, Passeriformes concentró la mayor riqueza de especies y Tyrannidae fue la familia más diversa, un patrón ampliamente documentado en ensamblajes de aves neotropicales (**Cracraft *et al.*, 2009; Winkler *et al.*, 2020**).

Entre las especies de interés para la conservación, el endemismo de aves en el bosque seco tropical (BST) es relativamente bajo en comparación con otras regiones como los Andes tropicales o el bosque atlántico de Brasil, donde se registran 30 especies y subespecies de rango restringido, de las cuales seis son especies endémicas (**Gómez & Robinson, 2014**). En el caso del departamento de Bolívar, se han registrado 13 especies endémicas (**SiB Colombia, 2022**), y los resultados del presente estudio son consistentes con este patrón, documentándose únicamente dos especies endémicas, *Ortalis garrula* y *Forpus spengeli*. Además, se registraron 62 especies migratorias, lo que resalta la importancia de estos relictos no solo a escala local, sino también como parte de las rutas migratorias del Neotrópico. Asimismo, se identificaron tres especies con alguna categoría de amenaza según la Resolución 0126 de 2024 del MADS y cinco incluidas en categorías de amenaza de la UICN. A esto se suma el registro de 68 especies incluidas en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), así como de 58 especies con hábitos acuáticos. En su conjunto, esto refuerza la importancia de los relictos evaluados como espacios prioritarios para la conservación de la avifauna del BST en el departamento de Bolívar.

La presencia de especies asociadas a zonas abiertas, cuerpos de agua o ecotonos es consistente con el contexto de transformación y heterogeneidad del paisaje que rodea a los fragmentos de bosque seco tropical (BST). En paisajes tropicales fuertemente intervenidos, múltiples especies de aves pueden utilizar de manera simultánea fragmentos de bosque, setos, potreros y áreas abiertas. **Şekercioğlu et al. (2007)** documentaron que en zonas agrícolas de Costa Rica, más de la mitad de las especies nativas hacen uso de áreas deforestadas siempre que persistan árboles remanentes, los cuales proveen microhábitats y actúan como nodos de conectividad. En la misma línea, **Kupfer et al. (2006)** plantean que en paisajes fragmentados la matriz no debe considerarse necesariamente como un lugar inhóspito, sino como un elemento que puede facilitar o restringir el movimiento de la fauna. En este marco, la presencia de especies asociadas a distintos ambientes en el inventario registrado aquí puede interpretarse como una expresión del mosaico de coberturas que caracteriza el paisaje en el que se encuentran los relictos evaluados.

La diversidad de la avifauna varió entre localidades, con los valores más altos de riqueza y diversidad efectiva (q_0 , q_1 y q_2) en el cerro El Trueno y los más bajos en el cerro Mica Prieta. Estos resultados reflejan diferencias en la composición y en la distribución relativa de abundancias entre localidades, con comunidades más equitativas en los cerros Trueno y Capiro, y una mayor concentración de registros en menos especies en Camelias y Mica Prieta. En otros relictos de BST, este tipo de variación se ha relacionado con diferencias en la heterogeneidad del paisaje y en la estructura local del hábitat (**Correa & Mancera-Rodríguez, 2020**), así como con contextos de transformación del entorno (**Paternina et al., 2017**). Si bien el presente estudio no evaluó de manera directa estas variables, los resultados obtenidos son consistentes con esa posibilidad. Además, aunque el esfuerzo de muestreo fue estandarizado y la abundancia relativa se estimó mediante un criterio conservador basado en el mayor número de individuos registrados entre réplicas, algunas localidades se mostraron en época seca y otras en época lluviosa, por lo que la detección estacional de las aves pudo influir parcialmente en los patrones observados. Aun con estas precauciones, los valores registrados se mantienen dentro del rango reportado para otros relictos de BST de Colombia y resaltan la importancia de estos fragmentos para la conservación de la avifauna regional.

En conjunto, la riqueza, composición y diversidad registradas indican que los relictos de bosque seco tropical (BST) de Bolívar albergan ensamblajes de aves de alta relevancia para la conservación regional. En un paisaje históricamente transformado, estos fragmentos constituyen elementos claves para el mantenimiento de la biodiversidad y la persistencia de procesos ecológicos a escala local. En este sentido, los resultados respaldan su incorporación en estrategias de conservación, restauración y ordenamiento territorial en el departamento.

Los resultados obtenidos también adquieren especial relevancia en el contexto de los vacíos de conocimiento sobre los bosques secos colombianos que aún persisten. **Kattan *et al.* (2019)** señalan que los BST presentan una alta diversidad beta y amplias brechas de muestreo, particularmente en la región Caribe colombiano, lo que limita la comprensión de los patrones de composición y recambio a escalas regionales. En este sentido, el inventario realizado en Bolívar aporta una base empírica relevante para reducir parte de estas brechas y fortalecer el conocimiento relativo a la composición de las comunidades de aves en uno de los ecosistemas más amenazados del país.

Conclusión

El bosque seco tropical (BST) del departamento de Bolívar alberga avifauna de gran relevancia para la conservación, con un inventario total de 323 especies que constituye uno de los registros más completos disponibles para este ecosistema en la región Caribe colombiana. En conjunto, los resultados muestran que los relictos evaluados mantienen una riqueza, composición y diversidad de aves que resaltan su valor dentro de un paisaje fuertemente transformado. La alta completitud del muestreo respalda la solidez del inventario obtenido, mientras que el registro de especies endémicas, amenazadas, migratorias e incluidas en los apéndices de la CITES refuerza la importancia regional de estas localidades. En este contexto, los relictos de BST de Bolívar deben considerarse en las estrategias de conservación, restauración y ordenamiento territorial, dada su contribución al mantenimiento de la biodiversidad y de procesos ecológicos en uno de los ecosistemas más amenazados del país.

Información suplementaria

Ver información suplementaria en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/3178/5333>

Agradecimientos

A la Corporación Desarrollo Solidario por financiar parte de la presente investigación por medio del proyecto “Conservación, manejo y agricultura sostenible en Montes de María” y especial reconocimiento a su coordinadora, Daniela Ahumada, por su apoyo y las recomendaciones durante la elaboración del documento. A las comunidades montemarianas por su colaboración y participación durante el desarrollo del estudio. A los propietarios de las reservas de la zona norte por su apoyo y esfuerzo en pro de la conservación del BST: Norman Echavarría, Celedonio Piñeres, Alfredo Díaz (q.e.p.d.) y Rafael Camacho, así como a quienes colaboraron en la toma de datos: Luis Andrés González, Natalia Mora, Arturo Torres, María Ordóñez, Angie Estévez, Angelyn Rocero, Marcelo Ortega y Brandon Valencia, y en especial a la señora Katrin Stella Espitia y a Mónica Barragán por su generosa hospitalidad al abrirnos las puertas de sus casas y recibirnos con el cariño y la calidez propios de un hogar. Su amabilidad y atención durante la realización de los muestreos fueron invaluablemente reconfortantes. Por último, a Johanna Prüssmann por su apoyo, colaboración y recomendaciones para la creación de algunos insumos de esta investigación, y al profesor Gabriel Navas por sus recomendaciones durante la elaboración de este manuscrito. Sin ustedes esto seguiría siendo el sueño de un niño que no se cansaba de mirar al cielo.

Contribución de los autores

GRA: desarrollo de la idea principal, diseño y planificación de los métodos, recolección de datos, análisis de datos, redacción del manuscrito, financiamiento, revisión del contenido. HVA: desarrollo de la idea principal, diseño y planificación de los métodos, recolección de datos, financiamiento, curación de datos y revisión del contenido. HAHC: revisión y análisis de datos, revisión del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses que pueda influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación.

Referencias

- Aldana-Domínguez J., Montes C., Martínez M., Medina N., Hahn J., Duque M.** (2017). Biodiversity and ecosystem services knowledge in the Colombian Caribbean: progress and challenges. *Tropical Conservation Science* (10), 1-41. <https://doi.org/10.1177/1940082917714229>
- Álvarez-Álvarez, E. A., Corcuera, P., Almazán-Núñez, R. C.** (2018). Spatiotemporal variation in the structure and diet types of bird assemblages in tropical dry forest in southwestern Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(2), 457-469. <https://doi.org/10.1676/17-009.1>
- Álvarez, M., Escobar, F., Mendoza, H., Repizzo, A., H. Villareal.** (1997). *Caracterización ecológica de cuatro remanentes de bosque seco de la región Caribe colombiana*. Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental (GEMA), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Arteta, B. R. & Lázaro, M.L.** (2014). Avifauna de Bosque Seco Subtropical Presente en Ocho Localidades de la Media Guajira Colombiana. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 18(2), 125-137. <http://www.scielo.org.co/pdf/bccm/v18n2/v18n2a10.pdf>
- Bernal-González, V. A., Paternina-Hernández, A., Carvajal-Cogollo, J. E., Rangel-Ch, J. O., Ardila-Reyes, M. E.** (2012). Riqueza de la avifauna del Caribe colombiano, pp: 723-766. En Rangel-Ch., J.O. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A.** (2000). *Bird census techniques* (2nd ed.). Academic Press.
- Billerman, S. M., Keeney, B. K., Rodewald, P. G., Schulenberg, T. S.** (2022). *Birds of the World*. Cornell Laboratory of Ornithology. <https://birdsoftheworld.org/bow/home>
- Birdlife international.** (2008). *El estado de conservación de las aves del mundo: indicadores en tiempos de cambio*. BirdLife International.
- Buelvas, C. & Buelvas, V.** (2015). Aves del sendero El Yayal bosque seco tropical del Santuario de Flora y Fauna Los Colorados, Bolívar. *In Situ*, 3, 88-99.
- Bullock, S. H., Mooney, H. A., Medina, E.** (2011). *Seasonally dry tropical forests*. Island Press/ Center for Resource Economics eBooks. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Castro-Vásquez, L.** (2016). Aproximación al estado actual del conocimiento de la avifauna del departamento del Atlántico, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(1), 90-117. <https://doi.org/10.21068/c2016v17r01a07>
- Chaparro-Herrera, S., Lozano, M., Echeverry-Galvis, M. A.** (2024). Listado de las Aves Endémicas y Casi-Endémicas de Colombia: Evaluación 2013-2023. *Ornitología Colombiana*, 25, 34-45. <https://doi.org/10.59517/oc.e580>
- CITES.** (2022). Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. <http://cites.org>. Revisado: marzo de 2024.
- Correa, Á. D. S. & Mancera-Rodríguez, N. J.** (2020). Aves como indicadoras ecológicas de etapas sucesionales en un bosque secundario, Antioquia, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 68(1), <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i1.34913>
- Cracraft, J. Barker, F.K. Hedges, S.B., Kumar, S.** (2009). Aves paseriformes (Passeriformes). En *El árbol del tiempo de la vida* (págs. 423-431). Oxford University Press.
- eBird.** (2023). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <http://www.ebird.org>. Revisado: junio 1, 2024.
- Echeverry-Galvis, M. Á., Acevedo-Charry, O., Avendaño, J. E., Gómez, C., Stiles, F. G., Estela, F. A., Cuervo, A. M.** (2022). Lista oficial de las aves de Colombia 2022: Adiciones, cambios taxonómicos y actualizaciones de estado. *Ornitología Colombiana*, 22, 25-51. <https://doi.org/10.59517/oc.e548>
- Estela, F. A. & Victoria, M. L.** (2005). Aves de la Parte Baja del Río Sinú, Caribe Colombiano; Inventario y Ampliaciones de Distribución. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 34. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2005.34.0.232>
- Galván-Guevara, S. & Sierra, I.** (2009). Biodiversidad en el área de influencia de la estación primates de Colosó, Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 1(1), 98. <https://doi.org/10.24188/recia.v1.n1.2009.417>

- García-Q, H., Carbonó-DelaHoz, E., Barranco-Pérez, W.** (2021). Diversidad beta del bosque seco tropical en el norte del Caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 45, 174(174), 95-108. <https://doi.org/10.18257/raccefn.1267>
- Gillespie, T. W. & Walter, H.** (2001). Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. *Journal Of Biogeography*, 28(5), 651-662. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00575.x>
- Gobernación de Bolívar.** (2020). Plan de Desarrollo 2020-2023: Bolívar primero. Colombia: Bolívar.
- Gómez, J. P. & Robinson, S. K.** (2014). Aves del bosque seco tropical de Colombia: las comunidades del valle alto del río Magdalena. *El bosque seco tropical en Colombia*, pp. 95-128. Instituto Alexander von Humboldt
- Haffer, J. H. & Borrero, J. I.** (1965). On birds from northern Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 13(1), 29-53. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.1965.28726>
- Hilty, S. L. & Brown, W.** (2001). *Birds of Colombia*. Princeton University Press, American Bird Conservancy-ABC, Universidad del Valle, Sociedad Antioqueña de Ornitología-SAO.
- IUCN.** (2022). Red List of Threatened Species. *Choice Reviews Online*, 49(12), 49-6872. <https://doi.org/10.5860/choice.49-6872>
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kattan, G. H., Sánchez, C., Vélez, C., Ramírez, L., Celis, M.** (2019). Beta diversity and knowledge gaps of Colombia's dry forests: implications for their conservation. *Caldasia*, 41(1), 5-11. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.72006>
- Kupfer J. A., Malanson G. P., Franklin S. B.** (2006). Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 8-20. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00204.x>
- Losada-Prado, S. & Molina-Martínez, Y. G.** (2011b). Avifauna del Bosque Seco Tropical en el Departamento del Tolima (Colombia): Análisis de la Comunidad. *Caldasia*, 33(1), 271-294. <https://doaj.org/article/a1be74a958b74ce18fda082154835164>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible-MADS.** (2024). Lista de especies silvestres amenazadas de la diversidad biológica continental y marino-costera de Colombia - Resolución 0126 de 2024 expedida por el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. v1.0. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible - MADS. <https://doi.org/10.15472/frowz3>
- Ocampo-Ariza, C., Maas, B., Castro-Namuche, J. P., Thomas, E., Vansynghel, J., Steffan-Dewenter, I., Tsharntke, T.** (2022). Trait-dependent responses of birds and bats to season and dry forest distance in tropical agroforestry. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 325/326, 107751. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107751>
- Parra, J. L., Sandoval-H, J., García, F. E., Cortés, M., Llano, L., Forrester, T. R.** (2016). *Aves de fragmentos de bosque seco en la región del Caribe Colombiano*. Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados-Universidad de Antioquia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <http://doi.org/10.15472/yrjb5d> <http://doi.org/10.15472/yrjb5d>
- Paternina, J. A. V., Correa, J. B., Charrasquiuel, C. G., Arias, J. C. L.** (2017). Diversidad de aves en fragmentos de bosque seco tropical en paisajes ganaderos del Departamento de Córdoba, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65(4), 1625. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i4.26313>
- Peñuela-Díaz, G. & Garzón, L.** (2019). Avifauna. En: López-Camacho, R. & Rojas, J. 2019. (Editores). *El Bosque Seco en el Territorio CAR*. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca CAR–Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Pérez-Valbuena, G. J.** (2005). *Bolívar : industrial, agropecuario y turístico*. Banco de La República. <https://doi.org/10.32468/dtseru.58>
- Pizano, C., González-M, R., López, R., Jurado, R. D., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., Rojas, A., Pérez, K., Vergara-Varela, H., Idárraga, Á., Isaacs, P., García, H.** (2016). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt eBooks (pp. 21-22). <https://doi.org/10.21068/b001.2015.202>
- Posada, S. E., Vides, H. A., Plazas, G. G.** (2019). *Caracterización de la fauna asociada al Club Lagos de Caujaral, Puerto Colombia, Atlántico*. Club Lagos de Caujaral.
- Ralph, C., Geupel, G., Pyle, P., Martin, T., DeSante, D.** (1993). *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. Forest Service U.S. Department of Agriculture. <https://doi.org/10.2737/psw-gtr-144>
- Ralph, C. J., Sauer, J. R., Droege, S.** (Eds.). (1995). *Monitoring bird populations by point counts*. USDA Forest Service.

- Renjifo, L. M., Amaya-Villarreal, A. M., Butchart, S. H. M.** (2020). Tracking extinction risk trends and patterns in a mega-diverse country: A Red List Index for birds in Colombia. *PLoS ONE*, 15(1), e0227381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227381>
- Renjifo, L. M., Amaya-Villarreal, Á. M., Burbano-Girón, J., Velásquez-Tibatá, J.** (2017). *Libro Rojo de Aves de Colombia. Volumen II*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana, Instituto Alexander Von Humboldt. <http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/34285>
- Rodríguez M., G. M., Banda-R., K., Reyes B., S. P., & Estupiñán González, A. C.** (2012). *Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano)*. *Biota Colombiana*, 13(2). Recuperado a partir de <https://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/261>
- Ruiz-Guerra, C. & Cifuentes-Sarmiento, Y.** (2021). *Aves acuáticas de Colombia*. Asociación Calidris.
- SiB Colombia.** (2022). *Biodiversidad de Colombia en el mundo*. Biodiversidad en Cifras, Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia. <https://biodiversidad.co/cifras>
- Strewe, R., De León, C. V., Alzate, J., Beltrán, J., Moya, J., Navarro, C., Utría, G.** (2009). Las aves del campus de la Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. *Intropica*, 79-91. <https://doaj.org/article/bf104920ddef47589af43a1fc08b4392>
- Şekercioğlu, C.H., Loarie, S.R., Oviedo-Brenes, F., Mendenhall, C.D., Daily, G.C., Ehrlich, P.R.** (2007). Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology*, 21(2), 482-494. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00655.x>
- Turizo, D. T. & Hernández-Palma, T. L.** (2022). Aves de la Universidad del Magdalena: análisis de la diversidad y actualización de registros. *Intropica*, 19-36. <https://doi.org/10.21676/23897864.4224>
- Villareal, H. M., Álvarez, M., Córdoba-Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza-Cifuentes, H., Ospina, M., Umaña, A. M.** (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. En Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt eBooks. <http://repository.humboldt.org.co/bitstream/20.500.11761/32554/1/MM%20Inventarios%20BD.pdf>
- Winkler, D.W. Billerman, S. M., Lovette, I. J.** (2020). Tyrant Flycatchers (Tyrannidae) & Tanagers and Allies (Thraupidae), versión 1.0. En *Birds of the World* (SM Billerman, BK Keeney, PG Rodewald y TS Schulenberg, editores). Laboratorio de Ornitología de Cornell. <https://doi.org/10.2173/bow.tyrann2.01>
- Young, B. E., Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker, T. A., Moskovits, D. K.** (1997). Neotropical Birds: Ecology and Conservation. *Ecology*, 78(5), 1613. <https://doi.org/10.2307/2266160>