

**Evaluación del papel del tipo de hábitat, el tráfico urbano y el tamaño de grupo  
en la variación del tamaño de rango de hogar de los grupos sociales  
pertenecientes a una población semiurbana de *Campylorhynchus griseus*.**

**Fabián Leonardo Perea Espina**

**Trabajo de grado para optar por el título de Biólogo**

**Director:**

**Jorge Enrique Avendaño Carreño, Doctor en Ciencias Biológicas**

**Codirector:**

**José Gregorio Moreno Patiño, Magister Ciencias**

**Universidad Industrial de Santander**

**Facultad de ciencias**

**Escuela de biología**

**Bucaramanga**

**2021**

**Tabla de contenido**

Introducción .....	8
1. Objetivos .....	14
1.1    Objetivo general .....	14
1.2    Objetivos específicos.....	14
2. Cuerpo del trabajo.....	15
2.1 Marco Referencial .....	15
2.1.1 <i>Estimadores del uso del espacio</i> .....	15
2.1.2 <i>Uso del espacio en hábitats urbanos</i> .....	16
2.1.3 <i>Territorialidad y uso del espacio en Troglodytidae</i> .....	17
2.2. Metodología .....	19
2.2.1. <i>Área de estudio</i> .....	19
2.2.2. <i>Sistema de estudio</i> .....	19
2.2.3. <i>Mapeo y estimación del rango de hogar</i> .....	20
2.2.4. <i>Caracterización del hábitat y tráfico urbano</i> .....	24
2.2.5. <i>Variables sociales</i> .....	25
2.2.6. <i>Análisis estadísticos</i> .....	26
3. Resultados .....	28
3.1.    Rangos de hogar .....	28
3.2.    Tipo de hábitat .....	28
3.3.    Variables sociales .....	31
3.4.    Análisis estadísticos .....	34
4. Conclusiones:.....	40
Referencias.....	46
Apéndices.....	59

**Lista de tablas**

Tabla 1. Detalles de la metodología de mapeo.....	23
Tabla 2. Estimaciones del tamaño de rango de hogar.....	29
Tabla 3. Caracterización de diferentes tipos de coberturas vegetales y edificaciones.....	32
Tabla 4. Promedio de tránsito de personas, automotores y potenciales depredadores. ....	33
Tabla 5. Matriz de correlaciones del pc1. ....	35
Tabla 6. Comparación de selección de modelos explicativos.....	37

**Lista de figuras**

Figura 1. Rangos de hogar estimados para 15 grupos sociales.....	30
Figura 2. Análisis de componentes principales.....	36
Figura 3. Relación entre el tamaño del rango de hogar y la densidad de árboles. ....	38
Figura 4. Relación entre el tamaño del rango de hogar y la distancia promedio a vecinos. ...	39

**Listado de apéndices**

Apéndice a. Relación entre PC1 y el tamaño de rango de hogar..... 59

## Resumen

**Título:** Evaluación del papel del tipo de hábitat, el tráfico urbano y el tamaño de grupo en la variación del tamaño de rango de hogar de los grupos sociales pertenecientes a una población semiurbana de *Campylorhynchus griseus*.

**Autor:** Fabián Leonardo Perea Espina

**Palabras claves:** caracterización de hábitat, Colombia, cría cooperativa, estimador de densidad de Kernel, Polígonos mínimos convexos.

**Descripción:** Determinar la variación en el uso del espacio y los factores que la promueven es un primer paso para entender la estructura de las poblaciones y comunidades. Evaluar los patrones de movimiento y tamaños de rango de hogar en especies asociadas a ambientes naturales, pero que subsisten en ambientes urbanos, puede informarnos sobre la capacidad de las especies de adaptarse ante ambientes cambiantes. En este trabajo evaluamos el efecto del tipo de hábitat, y varios aspectos del tráfico urbano y sociales en la variación del tamaño de los rangos de hogar en una población semiurbana de *Campylorhynchus griseus*, un ave con cría cooperativa que defiende territorios en grupos sociales de tamaño variado. Encontramos que los rangos de hogar de 15 grupos sociales oscilaron entre 0.1 ha y 0.7 ha (EDK); siendo notoriamente más pequeños que los reportados en poblaciones asociadas a hábitats naturales. Los tamaños de rango de hogar incrementaron a mayor densidad de árboles (sin incluir palmas) y a mayor distancia promedio a vecinos. Los grupos con mayor número de individuos tendieron a tener mayores rangos de hogar; aunque el efecto de esta variable en nuestros modelos no fue relevante. Los resultados concuerdan con lo esperado para especies generalistas adaptadoras a ambientes urbanos, donde, debido a la alta oferta de recursos, los espacios en uso suelen ser más pequeños que en sus contrapartes silvestres.

---

\* Trabajo de Grado

\*\* Facultad de ciencias. Escuela de biología. Director: Jorge Enrique Avendaño Carreño, doctorado en ciencias biológicas. Codirector: José Gregorio Moreno Patiño, magister en ciencias.

### Abstract

**Title:** Evaluation of the role of habitat type, urban traffic and group size in the variation of the home range size of social groups of a semi-urban population of *Campylorhynchus griseus*.

**Author:** Fabián Leonardo Perea Espina

**Keywords:** habitat characterization, Colombia, cooperative breeding, Kernel density estimator, minimum convex polygon.

**Description:** Determining the variation in the use of space and the factors that promote it is a first step in understanding the structure of populations and communities. Evaluating movement patterns and home range sizes in species associated with natural environments, but that subsist in urban environments, can inform us about the ability of species to adapt to changing environments. In this work we evaluate the effect of the type of habitat, and various aspects of urban and social traffic in the variation of the size of the home ranges in a semi-urban population of *Campylorhynchus griseus*, a bird with cooperative breeding that defends territories in social groups of size varied. We found that the home ranges of 15 social groups oscillated between 0.1 ha and 0.7 ha (EDK); being noticeably smaller than those reported in populations associated with natural habitats. home range sizes increased with higher tree density (not including palms) and with greater average distance to neighbors. Groups with a higher number of individuals tended to have higher home ranges; although the effect of this variable in our models was not relevant. The results agree with the expected for generalist species adapting to urban environments, where, due to the high supply of resources, the spaces in use are usually smaller than in their wild conspecifics.

---

\* Degree work

\*\* Science Faculty. School of Biology. Director: Jorge Enrique Avendaño Carreño, PhD in biological sciences. Co-director: José Gregorio Moreno Patiño, Master of Science.

## Introducción

Entender los factores ecológicos e intrínsecos que determinan cómo las aves usan el espacio es un tema central en la ecología de las poblaciones y comunidades (Churchfield, Hollier, & Brown, 1997; Reinert & Mello, 1995; Reisinger, Carpenter-Kling, Connan, Cherel, & Pistorius, 2020). El espacio puede ser usado a manera de territorio o rango de hogar, los cuales hacen referencia al área defendida (Noble, 1939) y al área total visitada en las actividades diarias (Burt, 1943), respectivamente. La variación en el uso del espacio influye en la posibilidad de atraer parejas y reproducirse, obtener recursos alimenticios y perchas para vocalizar, al igual que sitios para criar (Bekoff & Wells, 1982; Dietz, Peres, & Pinder, 1997; P. R. Evans & Cody, 1986). Estas áreas pueden variar su tamaño en función a múltiples factores, tales como la condición física del animal, tipo de dieta, la densidad poblacional, los niveles de urbanización o la calidad del hábitat (Andersson & Iwasa, 1996; Austad & Rabenold, 1985; Castaño, Cadena, & Avendaño, 2019; Hinde., 1956; López-Sepulcre & Kokko, 2005; Morse, 1976; O'Donnell & DelBarco-Trillo, 2020). Por lo tanto, entender la variación de estos factores intrínsecos y extrínsecos es clave para determinar su influencia en los patrones del uso del espacio dentro y entre especies.

La calidad y heterogeneidad del hábitat son factores extrínsecos que afectan la variación del tamaño de las áreas de uso en las aves (Hixon, Carpenter, & Paton, 1983; Smith & Shugart, 1987). Cuando los recursos se distribuyen homogéneamente como en el caso de ambientes naturales o poco intervenidos, los individuos usualmente necesitan moverse más para obtenerlos, ocupando territorios grandes (Mangipane et al., 2018; Marshall & Cooper, 2004; Renken & Wiggers, 1989; Salomonson & Balda, 1977; Smith & Shugart, 1987). En contraste, en los entornos fragmentados o urbanos los recursos tienden a ser más heterogéneos, aunque

localmente abundantes, conllevando al uso de territorios pequeños en el caso de especies generalistas o que son bastante resilientes a ambientes urbanos (Anderies, Katti, & Shochat, 2007; Juárez, Chacón-Madrigal, & Sandoval, 2020; Lowry, Lill, & Wong, 2013; Mangipane et al., 2018; McGowan, 2001; Mennechez & Clergeau, 2006; O'Donnell & DelBarco-Trillo, 2020). Sin embargo, en el caso de especies con dietas o requerimientos específicos es posible ocupar territorios grandes si estos recursos se encuentran dispersos en los ambientes urbanos (Juárez et al., 2020). A pesar de esta variación en el uso del espacio, el patrón general en aves y otros vertebrados consiste en una disminución en los tamaños de rango de hogar en ambientes urbanos posiblemente como una respuesta adaptativa a una alta variedad de recursos, o debido al efecto de la fragmentación y pérdida de conectividad de hábitats que limita la dispersión de los individuos (O'Donnell & delBarco-Trillo 2020).

Entre las barreras del paisaje que limitan el uso del espacio en ambientes urbanos, el número de edificaciones, el tráfico de automotores y los altos niveles de ruido generados por éstos e industrias, tienen efectos negativos en la densidad poblacional de algunas especies que evaden estos ambientes o alteran sus patrones de actividad (K. L. Evans, Newson, & Gaston, 2009), mientras que especies generalistas y oportunistas, incluidos depredadores, pueden verse favorecidos (Rodrigues, Borges-Martins, & Zilio, 2018). Actualmente existe cierto debate sobre si la depredación se incrementa o disminuye en ambientes urbanos comparado con áreas naturales (Anderies et al., 2007; Fischer, Cleeton, Lyons, & Miller, 2012; Rodewald, Kearns, & Shustack, 2011); sin embargo, la diversidad y abundancia de depredadores puede ser un factor limitante o liberador en los patrones de movimiento y uso del espacio en aves de ambientes urbanos. Por ejemplo, un bajo número de depredadores puede favorecer densidades altas de potenciales presas, lo cual posibilita un incremento en las interacciones intraespecíficas y por tanto una reducción de

las áreas de uso entre conoespecíficos (Abramsky, Rosenweig, & Subach, 1998; Anderies et al., 2007; Sierra, 2012). Evaluar el papel relativo de diferentes factores ambientales y ecológicos en los patrones de movilidad y uso del espacio en aves urbanas es clave para informar estrategias de manejo en las ciudades que permitan la viabilidad de sus poblaciones a largo plazo.

La mayoría de estudios sobre territorialidad en aves y ecología urbana aviar han sido principalmente realizados en especies de zonas templadas (MacGregor-Fors & Escobar-Ibáñez, 2017; Stutchbury & Morton, 2019), las cuales se caracterizan por su defensa territorial restringida a la temporada reproductiva, además de experimentar altas tasas de mortalidad durante el invierno y la migración que afectan la disponibilidad de territorios al regresar en la primavera (Stutchbury & Morton, 2019). En contraste, en las aves tropicales el sistema territorial predominante consiste en la defensa anual en parejas de territorios para alimentación y cría. Adicionalmente, la alta tasa de supervivencia en las aves tropicales hace que los territorios sean temporalmente más estables dada la baja disponibilidad de vacancias (Stutchbury & Morton, 2019). Estas diferencias en las estrategias de historia de vida entre aves de zonas templadas y tropicales limitan generalizaciones sobre los factores que determinan la variación en el uso del espacio y la defensa territorial en aves Neotropicales (MacGregor-Fors & Escobar-Ibáñez, 2017; Stutchbury & Morton, 2019). Adicionalmente, en especies que conforman grupos sociales que comparten y defienden un mismo territorio la variación en el tamaño del grupo así como aspectos de densidad poblacional (e.g. número y distancia a grupos vecinos) puede ser un factor adicional en la variación en el uso del espacio (Duca & Marini, 2014). Sin embargo, la mayoría de estudios sobre uso del espacio en especies que conforman grupos sociales se han enfocado en evaluar el efecto de diferentes factores intrínsecos (e.g. tamaño de grupo; Vehrencamp 1978, Curry & Grant 1990, Jansen 1999) o extrínsecos por separado (e.g. hábitat; Duca & Marini, 2005; Diemer & Nocera, 2014).

La cría cooperativa es un sistema social en donde algunos individuos posponen su dispersión y establecimiento en nuevos territorios para reproducirse, permaneciendo como ayudantes de sus padres o de una pareja dominante con la cual no están necesariamente emparentados (W. Koenig & Dickinson, 2005). Este sistema se considera una consecuencia del comportamiento territorial del grupo (Gaston, 1978) típicamente asociado a restricciones ecológicas, tales como la saturación de hábitat (Emlen, 1982; Walters, Doerr, & Carter, 2010) o la calidad y heterogeneidad del mismo (Stacey & Ligon, 1991). La asistencia de ayudantes en la defensa del territorio podría suplir los requerimientos energéticos del grupo mediante el establecimiento de mejores territorios o de mayor tamaño (Curry & Grant, 1990; Jansen, 1999; Rabenold, 1990), especialmente en hábitats heterogéneos con fuentes de alimento agrupadas (Gaston, 1978; Thompson, Vertinsky, & Krebs, 1974). No obstante, diversos estudios muestran patrones mixtos. En *Phoeniculus purpureus* de Suráfrica el tamaño de los territorios puede permanecer estable a pesar de la variación en el tamaño del grupo, posiblemente debido a que su hábitat es homogéneo y no hay necesidad de defender fuentes de alimento (Radford & du Plessis, 2004). Por otro lado, en *Orthonyx spaldingii* de Australia, y *Mimus parvulus* de las Islas Galápagos, el tamaño del territorio aumenta con el tamaño del grupo (Jansen 1999, Curry & Grant 2010), mientras que en *Crotophaga sulcirostris* el tamaño del territorio varía a mayor número de individuos por grupo (Vehrencamp, 1978). En *Opisthocomus hoazin* y *Cinnycerthia olivascens* no existe ningún tipo de relación entre el tamaño del grupo y el tamaño del territorio (Kattan, Parada, & Beltrán, 2013; Strahl & Schmitz, 1990). Lo anterior indica cierta asociación entre el tamaño de los grupos sociales y el tamaño del territorio en especies con cría cooperativa, aunque la relación puede variar entre especies y tipos de hábitats. En consecuencia, las aves con cría cooperativa representan un potencial sistema de estudio para evaluar de manera simultánea cómo diversos

factores ecológicos y sociales interaccionan (Cousseau et al., 2020; W. D. Koenig, 1981) y determinar relaciones entre estos y el uso del espacio.

El cucarachero chupahuevos *Campylorhynchus griseus* (Troglodytidae) es una especie con cría cooperativa que conforma grupos sociales integrados por una pareja dominante sin ayudantes, o parejas con entre uno y tres ayudantes que defienden territorios a lo largo del año (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Aunque la especie ocupa principalmente ambientes secos con matorral espinoso en el norte de Suramérica, también se le conoce por su tolerancia a ambientes antrópicos y proximidades a construcciones humanas (Hilty, 2010). En un estudio realizado en ambientes naturales en los Llanos de Venezuela, Austad & Rabenold (1985) encontraron que los grupos sociales con mayor número de ayudantes estaban asociados a tamaños de rango de hogar menores (Austad & Rabenold, 1985). Aunque el número de ayudantes podría ser un factor asociado a la variación del tamaño del territorio en esta especie, aspectos como la heterogeneidad de hábitat y densidad de vecinos pueden potencialmente interactuar con el tamaño de las áreas de uso. Contrastar cómo estos factores y otros propios de ambientes urbanos afectan el uso del espacio en esta especie puede ayudarnos a entender las diferentes estrategias de uso del espacio y territorialidad de las aves ante ambientes cambiantes.

El presente estudio tuvo como objetivo determinar el efecto de distintas variables relacionadas con el tipo de hábitat, tráfico urbano y variables sociales respecto a la variación en el rango de hogar en una población semiurbana de *C. griseus* ubicada en el campus principal de la Universidad Industrial de Santander. Dada la alta disponibilidad de recursos esperada en ambientes semiurbanos, hipotetizamos que los grupos sociales dentro del campus usarán áreas (i.e. rangos de hogar) más pequeñas en relación a lo reportado por sus contrapartes silvestres y que la fluctuación de los tamaños de dichas áreas en uso se ve principalmente influenciada por las interacciones

sociales, las cuales potencialmente puede ser altas debido a la baja depredación y alta densidad poblacional esperada en ambientes urbanos. Adicionalmente, se ha reportado una preferencia de *C. griseus* por las palmas en donde construye sus nidos (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Sin embargo, en la población del Campus UIS se ha observado la construcción de dormideros y nidos principales en árboles diferentes a palmas y en estructuras humanas. Dada la alta heterogeneidad asociada al ambiente urbano del Campus (García, Duarte, & García, 2015; Moreno, 2017), hipotetizamos una alta variación en los tamaños de los rangos de hogar en función a recursos limitantes tales como coberturas vegetales que ofrezcan refugio o sitios para anidar. Finalmente, los individuos de *C. griseus* dentro del campus suelen alimentarse de desechos humanos, tolerando la cercanía de las personas, además de construir sus nidos muy cerca de edificios. Por lo tanto, hipotetizamos que las edificaciones y el tráfico de personas podrían beneficiar esta especie al concentrar recursos como alimento y sitios de refugio, aunque aspectos como el tráfico de automotores (i.e. ruido) y presencia de depredadores domésticos (perros y gatos) y aéreos podrían afectar negativamente el uso del espacio en esta especie.

## 1. Objetivos

### 1.1 Objetivo general

Determinar el tamaño del rango de hogar de los grupos sociales pertenecientes a una población urbana de *C. griseus* y su relación con, el tipo de hábitat, el tráfico urbano, y el tamaño del grupo social.

### 1.2 Objetivos específicos

1. Mapear y estimar el rango de hogar de los grupos sociales pertenecientes a una población semiurbana de *C. griseus*.
2. Caracterizar los tipos de hábitat, tráfico urbano y variables sociales asociadas a los rangos de hogar de cada grupo social.
3. Evaluar la relación entre el tamaño de hogar y el tipo de hábitat, el tráfico urbano y el tamaño de grupo social.

## 2. Cuerpo del trabajo

### 2.1 Marco Referencial

#### 2.1.1 *Estimadores del uso del espacio*

Con el fin de estimar los tamaños del territorio en aves y otros grupos de vertebrados, los ecólogos han usado principalmente los métodos de polígonos convexos mínimos (PCM) y los estimadores basados en la distribución de utilización (DU) (Barg, Jones, & Robertson, 2005). Los PMC se construyen conectando con líneas rectas los puntos de observación más externos en un conjunto de datos georreferenciados (Mohr, 1947), siendo su simplicidad una de sus principales fortalezas (Burgman & Fox, 2003). MCP fue recomendado por la (UICN, 1994) para medir áreas de hábitat, pero este método tiene algunos inconvenientes, tales como la poca información sobre la configuración interna de los espacios utilizados, la alta afectación por las ubicaciones en la periferia del área que se está midiendo, y la posibilidad de contener grandes áreas que nunca son visitadas por el organismo estudiado (Harris et al., 1990), lo cual puede resultar en sobrestimaciones del tamaño de los rangos de hogar (Burgman & Fox, 2003). Las técnicas basadas en la distribución de utilización (DU) son ampliamente utilizadas hoy en día gracias al poder de computo actual, siendo las estimaciones de densidad de kernel (EDK) las más usadas para calcular los tamaños del espacio usado (Barg et al., 2005). EDK identifica las áreas centrales más usadas y las menos frecuentadas en función de la distribución de los individuos (Green, Seheult, & Silverman, 1988; D. E. Seaman & Powell, 1996), produciendo directamente una estimación de densidad sin tener influencia de los efectos del tamaño y la ubicación de la cuadrícula (D. E.

Seaman & Powell, 1996). Entre las ventajas del EDK se puede enfatizar que no requiere datos ajustados a una distribución particular, además de que produce una estimación de densidad sin necesidad de "corregir" los datos, permitiendo un alto rendimiento, principalmente en relación con el tamaño de la muestra y la resolución espacial (D. E. Seaman et al., 1999; D. E. Seaman & Powell, 1996; B. J. Worton, 1989; Bruce J. Worton, 1995).

EDK puede verse afectado por el tamaño de la muestra, por tanto, se recomienda obtener un mínimo de 30 observaciones por animal (D. E. Seaman et al., 1999) además de una independencia biológica entre los puntos muestreados, la cual se obtiene con un intervalo de muestreo lo suficientemente largo como para permitir que el individuo se mueva desde cualquier punto de su territorio a cualquier otro (Lair, 1987). Cuando el mapeo se realiza mediante puntos tomados por un observador (spot-mapping) es posible que las áreas resultantes sean subestimaciones del área real (Anich, Benson, & Bednarz, 2009a). Sin embargo, estos efectos no deseados del spot-mapping pueden ser minimizados en estudios desarrollados en ventanas de tiempo cortas y en donde las especies ocupan rangos de hogar pequeños y hábitats abiertos en donde los individuos son altamente visibles (Anich et al., 2009a).

### ***2.1.2 Uso del espacio en hábitats urbanos***

Los hábitats urbanos son un conjunto de piezas de muchos hábitats, las cuales conforman un mosaico que ofrece albergue a diversas especies de animales (Hough, 1998). En el caso de las aves, el remplazo de hábitats naturales por zonas antropogénicas ha causado descensos en el tamaño poblacional de muchas especies (Doherty & Grubb, 2002), siendo las especies generalistas

y oportunistas las que logran establecerse en las urbes debido a la alta heterogeneidad ambiental (Schondube et al., 2018), las constantes fuentes de alimento y, en ocasiones, el bajo número de depredadores (Sierra, 2012). Adicionalmente, en los hábitats urbanos, la proporción de árboles, la abundancia de personas y la presencia de edificios, son variables que favorecen la riqueza de especies de aves, en contraste a los niveles altos de ruido (Rodrigues et al., 2018).

El tamaño de los territorios y del rango de hogar pueden variar dentro de una misma especie en función de los beneficios obtenidos de la defensa de dichas áreas (Brown, 1969; Hixon et al., 1983). En entornos urbanos, algunos recursos pueden ser más abundantes que otros, aunque su calidad se vea reducida (Mennechez & Clergeau, 2006). Los animales que usan estos recursos se ven favorecidos en los hábitats urbanos, lo cual les conduce a requerir territorios de menor tamaño dentro de las ciudades en comparación con hábitats rurales o naturales, como es el caso de *Corvus brachyrhynchos* y *Troglodytes aedon* (Juárez et al., 2020; Lowry et al., 2013; McGowan, 2001). En contraste, las especies que necesitan recursos naturales o específicos se ven desfavorecidas en ambientes urbanos, donde la abundancia de estos es más baja. Estas aves se ven obligadas a defender territorios más grandes para satisfacer sus necesidades tal como ocurre en *Melospiza leucotis* y *Podargus strigoides* (Juárez et al., 2020; Mennechez & Clergeau, 2006; Weaving, White, Hower, Isaac, & Cooke, 2014).

### **2.1.3 Territorialidad y uso del espacio en Troglodytidae**

La familia Troglodytidae está conformada por especies con diferentes estrategias reproductivas. En especies biparentales como *Troglodytes aedon* o *Henicorhina leucosticta*, el

tamaño del territorio se ve afectado por la disponibilidad de recursos (Juárez et al., 2020; Vargas, Sánchez, & Avalos, 2011). En *T. aedon* los territorios son más pequeños en sitios altamente urbanizados, probablemente en respuesta a una mayor oferta de recursos disponibles (Juárez et al., 2020). En el caso de *H. leucosticta*, el tamaño del territorio se relaciona positivamente al índice de área foliar, ya que este determina el nivel de acumulación de hojarasca, lo que constituye un importante reservorio de presas y materiales para el nido (Vargas et al., 2011).

Se ha investigado la relación entre el número de individuos que componen un grupo y el tamaño de su territorio en el caso de las especies con estrategia de cría cooperativa. En una población de *Cinnycerthia olivascens*, en los bosques andinos colombianos, los tamaños de los territorios permanecieron estables a lo largo de extensos periodos de tiempo a pesar del tamaño fluctuante de los grupos (Kattan et al., 2013); mientras que en una población de *Campylorhynchus nuchalis* de los Llanos venezolanos los límites territoriales sufrieron cambios cuando los tamaños relativos de los grupos cambiaron dramáticamente (Rabenold, 1990). Igualmente, en los Llanos venezolanos los grupos sociales de *C. griseus* establecidos en hábitats que carecen de espacios de anidación adecuados tienden a albergar un mayor número de ayudantes (Austad & Rabenold, 1986) ocupando rangos de hogar más pequeños en comparación con grupos establecidos en áreas de menor ocupación en donde el número de ayudantes es menor o nulo ocupando rangos de hogar más grandes (Austad & Rabenold, 1985).

## **2.2. Metodología**

### **2.2.1. Área de estudio**

Estudiamos una población de *C. griseus* en la sede central de la Universidad Industrial de Santander (07°08'N 73°07'W; 1005 msnm) ubicada en la ciudad de Bucaramanga, departamento de Santander, Colombia. El campus UIS cuenta con aproximadamente 337.000 m<sup>2</sup>, los cuales incluyen edificaciones y vías pavimentadas, áreas verdes con césped, árboles, arbustos, jardines y amplios pastizales (García et al., 2015). El régimen de lluvias es bimodal con dos estaciones secas (diciembre-febrero; junio-agosto) y dos estaciones lluviosas (marzo-mayo; septiembre-noviembre; IDEAM, 2018).

### **2.2.2. Sistema de estudio**

Dentro del campus UIS se ha registrado desde hace por lo menos dos décadas una población de *C. griseus* asociada a diferentes tipos de coberturas y edificaciones (Moreno, 2017). En el mes de mayo de 2019 identificamos al menos 17 grupos sociales conformados por una pareja reproductiva con ayudantes o crías mediante censos piloto dentro del campus. Entre el 10 de julio y primero de septiembre de 2019 capturamos al menos un individuo de cada grupo social mediante una red de niebla (12 x 2 m; 36 mm ojo de malla) y la reproducción de cantos de duetos conespecíficos (XC438188, XC438181, XC416105) desde un parlante Jbl Go 2 portable operado

con Bluetooth con el fin de provocar una respuesta territorial agresiva que facilitara su captura. Cada individuo capturado fue marcado con una combinación única de anillos plásticos de color para facilitar su posterior identificación, se tuvo cuidado en marcar a individuos adultos, los cuales fueron diferenciados de los juveniles por su iris más oscuro, coronilla más oscura, pecho más blanco, pico más largo y un canto más elaborado (Austad & Rabenold, 1985). Al finalizar las capturas marcamos al menos un individuo de cada uno de los grupos sociales, aunque logramos marcar dos individuos en tres grupos. Solo 15 de los 17 grupos iniciales se mantuvieron presentes en el área de estudio durante todo el estudio, los dos restantes desaparecieron y los individuos marcados no fueron avistados nuevamente. En aves que conforman grupos sociales existe cierta incertidumbre respecto a si los individuos avistados junto al ave marcada pertenecen al mismo grupo social (Bradley & Mennill, 2009); sin embargo, nuestras observaciones sugieren que las aves marcadas permanecieron en las mismas áreas y sus respectivos grupos mantuvieron tamaños estables a lo largo del estudio (ver Resultados), exceptuando los dos casos anteriormente mencionados donde los grupos desaparecieron, lo cual sugiere que el recambio de individuos tanto marcados como no marcados fue mínimo durante el estudio. Los grupos estudiados mantuvieron nidos y dormideros en el mismo árbol o en estructuras y árboles cercanos dentro del campus, lo cual indica que son grupos residentes y no grupos visitantes de exteriores al campus.

### ***2.2.3. Mapeo y estimación del rango de hogar***

Para estimar el tamaño del rango de hogar mapeamos el área usada por cada grupo social mediante seguimiento focal o “spot mapping”. Esta técnica consiste en el seguimiento y recolección de ubicaciones sucesivas de un individuo focal (Castaño et al., 2019; Williams, 1936).

Aunque este método tiende a subestimar el área usada debido a sesgos del observador hacia áreas de uso conocidas (Anich, Benson, & Bednarz, 2009b); este sesgo puede ser minimizado en especies como *C. griseus* que ocupan rangos de hogar pequeños y que son altamente detectables en hábitats abiertos (Anich et al., 2009b; Juárez et al., 2020).

Un único observador realizó el mapeo entre inicios de septiembre y finales de noviembre de 2019 entre las 06:00 h y 18:00 h, visitando diariamente tres grupos sociales seleccionados de manera aleatoria. Una vez un grupo social fue ubicado e identificado con base en el o los individuos anillados, se recolectaron al menos cinco ubicaciones consecutivas de un mismo miembro del grupo en intervalos de cinco minutos empleando un GPS Garmin eTrex Legend HCx (precisión < 5 m). Al finalizar el mapeo se obtuvieron, como mínimo, 40 puntos GPS por grupo, el cual es un tamaño de muestra suficiente para estimar los tamaños de rango de hogar (E. D. Seaman & Powell, 1996).

Estimamos el tamaño de rango de hogar mediante polígonos mínimos convexos (PMC) y estimadores de densidad de Kernel (EDK) usando el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2006). EDK identifica las áreas centrales más usadas y las menos frecuentadas en función de la distribución de las localidades georreferenciadas para cada grupo social, empleando el 95% de los puntos totales (Green et al., 1988; E. D. Seaman & Powell, 1996). En su lugar, los PCM se estiman conectando con líneas rectas las localidades más externas del conjunto total de datos (Mohr, 1947). Empleamos el parámetro *href* para la estimación de la amplitud de las isoclinas de EDK para todos los grupos (D. E. Seaman et al., 1999; E. D. Seaman & Powell, 1996). Para obtener estimativos más precisos de EDK implementamos un remuestreo con reemplazo de las localidades de cada grupo social durante 100 iteraciones con la finalidad de obtener un polígono EDK consenso de cada grupo (Castaño et al. 2019). Dado que el método de PMC tiende a sobrestimar el tamaño del rango de

hogar, calculamos el porcentaje de solapamiento entre el PMC y EDK, así como el área total sumada por los dos métodos usando la función *gUnion* de paquete *PBSmapping* (Schnute, Haigh, Couture-Beil, & J T, 2010). Adicionalmente, con el fin de estimar el tamaño del grupo social registramos en cada visita el número de individuos que acompañaban a los individuos anillados asumiendo que los individuos pertenecientes a un mismo grupo social tienden a forrajear cerca de manera pacífica (Austad & Rabenold, 1985, 1986; Rabenold, 1990).

**Tabla 1.**

*Detalles de la metodología de mapeo de los rangos de hogar de 15 grupos sociales de C. griseus estudiados en el Campus UIS durante el 2019.*

<i>Grupo social</i>	<i>Promedio puntos/día<sup>1</sup></i>	<i>Días de mapeo<sup>2</sup></i>	<i>de Primer registro<sup>3</sup></i>	<i>Último registro<sup>4</sup></i>	<i>Duración de mapeo (días)<sup>5</sup></i>
<b>A</b>	5	9	29-jul	15-oct	78
<b>C</b>	5	9	09-ago	07-nov	90
<b>D</b>	5.1	8	31-jul	08-oct	69
<b>E</b>	5.6	8	31-jul	10-oct	71
<b>F</b>	5	10	09-ago	04-nov	87
<b>G</b>	4.9	9	02-ago	05-nov	95
<b>H</b>	5.8	8	01-ago	07-nov	98
<b>I</b>	5.1	9	09-ago	09-nov	92
<b>J</b>	5.3	9	10-ago	07-nov	89
<b>K</b>	5	9	16-ago	07-nov	83
<b>M</b>	5.1	9	13-ago	05-nov	84
<b>N</b>	5	9	13-ago	06-nov	85
<b>O</b>	5.2	9	20-ago	07-nov	79
<b>P</b>	5	9	30-ago	28-oct	59
<b>Q</b>	4.5	11	13-ago	05-nov	84
<b>Promedio</b>	<b>5.11</b>	<b>9.00</b>			<b>82.87</b>

Nota: <sup>1</sup> Promedio de puntos GPS recolectados por día de mapeo (puntos medios día). <sup>2</sup> Número total de días de mapeo (visitas). <sup>3</sup> Fecha del primer día de mapeo (primer registro) y <sup>4</sup> fecha del último día de mapeo (último registro). <sup>5</sup> Tiempo transcurrido entre el primer y el último día del mapeo.

#### **2.2.4. Caracterización del hábitat y tráfico urbano**

Para caracterizar el hábitat dentro del rango de hogar de cada grupo social, ubicamos al azar tres parcelas con un radio de 10 m<sup>2</sup> dentro de cada rango de hogar previamente delimitado. El tamaño de estas parcelas fue definido con el fin de que cada rango de hogar pudiera contener al menos tres parcelas (exceptuando el grupo D donde solo cupieron dos). Estimamos nueve variables de caracterización de hábitat para cada parcela que incluyeron: el área (m<sup>2</sup>) correspondiente a las coberturas de edificaciones, piso pavimentado, piso natural y cobertura de arbustos (alturas entre 1.5 y 5 metros), así como la densidad (número de individuos/m<sup>2</sup>) de arbolitos (altura = 5-12 m), árboles (altura > 12 m) (Rangel & Lozano, 1986) y palmas presentes en cada parcela. Adicionalmente, contamos el número de pisos cuando la parcela presentaba edificaciones y la densidad del dosel. Esta última variable fue obtenida mediante una fotografía tomada en el centro de cada parcela a una altura de 1.8 metros en dirección al cielo, la cual fue posteriormente transformada a blanco y negro y analizada mediante el panel Histograma en Photoshop CS6 para determinar el porcentaje de píxeles negros (densidad del dosel) en la imagen. Las palmas fueron contadas aparte de los otros árboles debido a que *C. griseus* prefiere fabricar sus nidos en este tipo de plantas (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Adicionalmente, seleccionamos siete variables asociadas al tráfico urbano que pueden afectar la abundancia de individuos y el tamaño de los territorios defendidos por las aves en áreas urbanas (Sepp, McGraw, Kaasik, & Giraudeau, 2018): Tránsito de depredadores aéreos, gatos, perros, personas, motocicletas, carros y bicicletas. Estas variables fueron cuantificadas mediante puntos de conteo (radio = 10 m) durante 10 min ubicados dentro de las respectivas parcelas de vegetación previamente definidas para cada rango de hogar. Cada punto de conteo fue muestreado en tres momentos del día (06:00-10:00 h, 10:00-14:00 h y

14:00-18:00 h; entre el 29 de julio y 9 de noviembre de 2019) distribuidos en días diferentes, excluyendo domingos y días festivos en los cuales el tráfico de personas y automotores es comparativamente menor que entre semana. Los datos de las 17 variables mencionadas anteriormente fueron promediados entre las parcelas y puntos de conteo de cada territorio para obtener un promedio de cada variable para cada territorio.

### **2.2.5. Variables sociales**

A nivel social estimamos tres variables: tamaño de grupo social, número de grupos sociales vecinos y la distancia promedio a territorios vecinos. Para determinar el tamaño de cada grupo social, un único observador registró el número de individuos que se hallaban cerca al individuo en seguimiento durante el mapeo de los rangos de hogar. Decidimos usar la moda de estos datos en lugar de un promedio ya que usualmente un individuo desaparecía un día y reaparecía al otro, lo cual reflejaba que se encontraban fuera de vista en aquel momento o se localizaban en otra parte del rango de hogar, mas no era un cambio real en el tamaño del grupo.

Determinamos el número de grupos vecinos de cada grupo social, considerando como grupo vecino aquel cuyos límites de rango de hogar se hallaran a una distancia menor a 20 m respecto al grupo focal. Esta distancia fue determinada con base en la observación de encuentros agonísticos que usualmente ocurrieron entre grupos cuyos territorios tenían como máximo esta distancia entre sus bordes. Para determinar la distancia promedio de vecinos primero calculamos los centroides de los rangos de hogar estimados mediante EDK de cada grupo social vecino empleando la función *getSpPPolygonsLabptSlots* del paquete *SP* (Pebesma & Bivand, 2005). Luego, estimamos la distancia promedio de vecinos como la distancia lineal entre el centroide de

cada grupo focal hasta los centroides de sus respectivos vecinos empleando la herramienta “Medir distancias y áreas” de Google maps.

### **2.2.6. Análisis estadísticos**

Realizamos un análisis de componentes principales (ACP) para determinar las variables más representativas en la variación de atributos de hábitat, tráfico y sociales entre los rangos de hogar de nuestra población. Inicialmente para reducir la redundancia de variables y colinealidad descartamos variables altamente correlacionadas ( $r > 0.6$ ; factor de inflación de la varianza (VIF)  $> 10$ ) empleando la función *vifcor* en el paquete ‘USDM’ (Dormann et al., 2013; Naimi, Hamm, Groen, Skidmore, & Toxopeus, 2014). Este procedimiento nos permitió reducir el conjunto inicial de 21 variables (incluyendo duración de mapeo) a once: número de vecinos, distancia promedio a vecinos, tamaño de grupo, tránsito de personas, tránsito de motos, tránsito de gatos, tránsito de depredadores aéreos, cobertura de edificaciones, cobertura de arbustos/jardines, densidad de árboles y densidad de dosel. Luego, realizamos un test de adecuación muestral KMO (Kaiser-Meyer-Oklín) con el fin de comparar la magnitud de los coeficientes de correlación observados con la magnitud de los coeficientes de correlación parcial. Eliminamos una variable a la vez hasta obtener  $KMO \geq 0.7$  calculado para todas las variables en conjunto, el cual indica que las variables finales seleccionadas pueden utilizarse en análisis de reducción de variables como el ACP (Budaev, 2010). Usando este procedimiento redujimos el conjunto de once variables a seis ( $KMO = 0.79$ ): distancia promedio a vecinos, tránsito de personas, tránsito de depredadores aéreos, cobertura de edificaciones, densidad de árboles y densidad de dosel, las cuales tuvieron KMO individuales mayores a 0.75 y presentaron una alta correlación de acuerdo a la Prueba de

Esfericidad de Bartlett ( $X^2 = 404.82$ ,  $GL = 6$ ,  $p < 2.2e-16$ ). Las pruebas de adecuación muestral y de esfericidad fueron implementadas usando las funciones *KMO* y *bartlett.test* del paquete ‘psych’ (Revelle, 2020). Posteriormente, implementamos un análisis de componentes principales con las seis variables seleccionadas usando el paquete FactoMiner (Lê, Josse, & Husson, 2008). Todas las variables fueron escaladas mediante la función *scale* en R. Seleccionamos los componentes principales con autovalores  $> 1.0$ . Las cargas (i.e. coordenadas estandarizadas) de cada componente fueron usadas como los valores de la variación en el tipo de hábitat, tráfico y aspectos sociales de cada grupo de *C. griseus*.

Posteriormente, con la finalidad de determinar el efecto del tipo de hábitat, tráfico y aspectos sociales en la variación del tamaño del rango de hogar, implementamos regresiones lineales múltiples mediante la función *ml* del paquete ‘Tidyverse’ (Wickham et al., 2019). Los modelos fueron corridos separadamente para las estimaciones de rango de hogar de EDK y MCP, teniendo como variables predictoras combinaciones de las seis variables de hábitat y tráfico seleccionadas previamente. El modelo más complejo incluyó las seis variables y modelos más sencillos fueron elaborados eliminando secuencialmente aquellas variables con los coeficientes estandarizados de menor magnitud. Para seleccionar el mejor modelo explicativo de la variación en el tamaño de rango hogar comparamos los valores de Akaike calculado (AICc) de cada modelo debido a su mayor eficiencia con muestras pequeñas. El AICc fue estimado mediante la función “*aictab*” del paquete ‘AICcmodavg’ (Mazerolle, 2020) y se seleccionó como el mejor modelo aquel con un  $\Delta AICc > 2$  sobre los siguientes modelos (Rodrigues et al., 2018). Todos los análisis fueron implementados en R (R Core Team, 2014).

### 3. Resultados

#### 3.1. Rangos de hogar

Después de recolectar un total de 687 puntos a lo largo de los 15 grupos sociales ( $45.8 \pm 2.14$  puntos/grupo) estimamos un tamaño promedio de rango de hogar de  $0.34 \pm 0.19$  ha (rango =  $0.08 - 0.74$  ha) y de  $0.39 \pm 0.20$  ha (SD) ha (rango =  $0.15 - 0.84$  ha), mediante los métodos de EDK Y PMC, respectivamente (Tabla 2). A pesar de que solapamiento promedio entre áreas estimadas por ambos métodos fue relativamente alto  $64\% \pm 13\%$  (rango =  $41-87\%$ ), las áreas estimadas por PMC fueron más grandes que las obtenidas por EDK ( $t_{14} = 2.54, p < 0.05$ ) (Figura 1).

#### 3.2. Tipo de hábitat

Los rangos de hogar presentaron grados variables de cobertura para cada tipo de hábitat, donde el suelo natural fue la cobertura con mayor área dentro de los rangos de hogar, seguido por el suelo pavimentado y las edificaciones mientras que la cobertura de arbustos fue la menos representada (Tabla 3). La densidad de árboles, arbustos y palmas fue comparativamente más baja respecto a otro tipo de coberturas vegetales o edificaciones (Tabla 3). Respecto a las variables de tráfico, las personas fueron registradas más frecuentemente, seguido por los carros.

Comparativamente, los tres tipos de depredadores fueron registrados en menor frecuencia, aunque los “Perros” fueron más frecuentes, seguidos de los “Gatos” y “Depredadores aéreos” (Tabla 4).

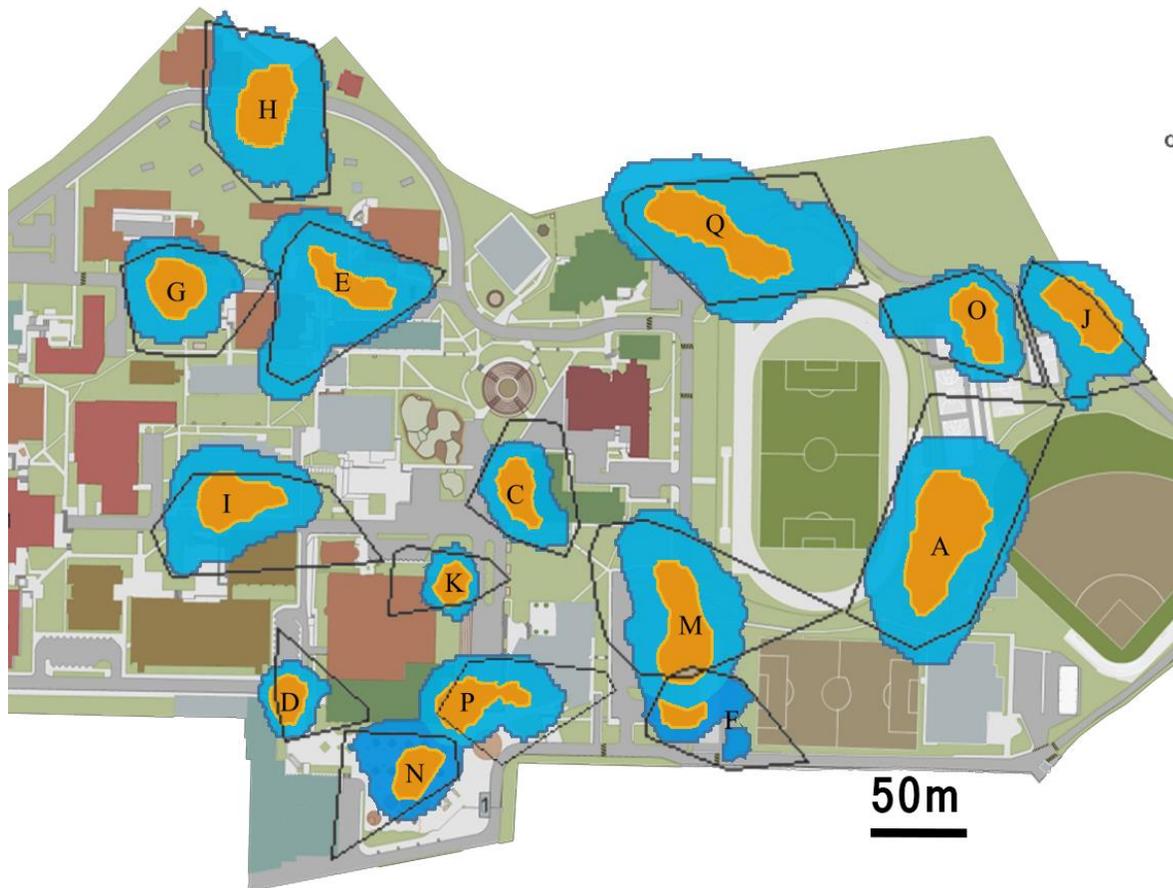
**Tabla 2.**

*Estimaciones del tamaño de rango de hogar en 15 grupos sociales de C. griseus estudiados en el Campus UIS.*

<i>Grupo</i>	<i>EDK (ha)</i>	<i>PMC (ha)</i>	<i>% sobrelapamiento</i>	<i>Área total (ha)</i>
<b>A</b>	0.70	0.84	68.93	1.16
<b>C</b>	0.18	0.28	61.88	0.36
<b>D</b>	0.10	0.16	41.39	0.23
<b>E</b>	0.53	0.43	78.06	0.70
<b>F</b>	0.18	0.27	46.76	0.41
<b>G</b>	0.26	0.33	66.15	0.46
<b>H</b>	0.44	0.50	86.95	0.65
<b>I</b>	0.37	0.47	50.50	0.72
<b>J</b>	0.29	0.27	58.55	0.45
<b>K</b>	0.08	0.15	41.81	0.22
<b>M</b>	0.50	0.63	55.29	0.94
<b>N</b>	0.22	0.27	55.01	0.40
<b>O</b>	0.27	0.29	75.92	0.41
<b>P</b>	0.27	0.30	54.74	0.48
<b>Q</b>	0.72	0.62	70.54	0.98
<b>Promedio</b>	<b>0.34</b>	<b>0.38</b>	<b>63.59</b>	<b>0.57</b>

**Figura 1.**

*Rangos de hogar estimados para 15 grupos sociales de C. griseus en el Campus UIS, Bucaramanga.*



Nota figura 1: Los rangos de hogar estimados mediante PMC corresponden a los polígonos de borde negro y sin relleno, mientras los estimados mediante EDK corresponden a los polígonos azules con sus respectivas áreas núcleo (i.e. áreas donde se concentran el 50% de las observaciones) en naranja. Las letras en mayúscula indican las etiquetas de los grupos sociales de acuerdo a las Tablas 1-2.

### **3.3. Variables sociales**

Los tamaños de los grupos sociales tuvieron un promedio de  $2.53 \pm 0.99$  individuos (rango = 1-5). La variación dentro de los grupos se debió principalmente a efectos de muestreo (i.e. detectabilidad), aunque también se observó la aparición de crías en caso de dos grupos (O y G) y la desaparición de un integrante en el caso de uno de los grupos (C). No hubo avistamiento de nuevos ayudantes que se insertaran en los grupos durante el tiempo del estudio. El número de grupos vecinos fue en promedio de  $2.0 \pm 0.93$  (rango = 1-4), mientras que la distancia promedio de grupos sociales vecinos fue de  $109.54 \pm 37.12$  m (rango = 70-213 m).

**Tabla 3.**

*Caracterización de diferentes tipos de coberturas vegetales y edificaciones presentes dentro los rangos de hogar de 15 grupos sociales de C. griseus en el Campus UIS.*

<i>Grupo social</i>	<i>Cobertura de suelo natural (m<sup>2</sup>)</i>	<i>Cobertura de suelo pavimentado (m<sup>2</sup>)</i>	<i>Cobertura de edificaciones (m<sup>2</sup>)</i>	<i>Número de pisos</i>	<i>Cobertura de arbustos/jardines (m<sup>2</sup>)</i>	<i>Densidad del dosel</i>	<i>Densidad de árboles (ind/ m<sup>2</sup>)</i>	<i>Densidad de Arbolitos (ind/ m<sup>2</sup>)</i>	<i>Palmas (ind/ m<sup>2</sup>)</i>
<b>A</b>	233.13	78.33	1.67	1.00	0.36	0.49	4.33	0.67	0.00
<b>C</b>	108.51	128.00	56.67	1.00	20.24	0.63	1.67	1.33	0.33
<b>D</b>	230.83	50.50	23.86	3.00	8.25	0.45	1.00	1.00	7.00
<b>E</b>	154.54	144.67	6.67	1.33	7.51	0.56	2.67	1.33	0.00
<b>F</b>	132.17	178.33	0.00	0.00	2.64	0.55	1.67	2.00	0.00
<b>G</b>	158.57	94.00	55.77	1.00	4.98	0.56	1.67	0.33	0.00
<b>H</b>	306.20	0.00	1.33	1.67	6.03	0.88	4.33	3.00	0.00
<b>I</b>	68.62	198.00	13.83	4.00	33.31	0.49	2.00	1.00	0.00
<b>J</b>	213.41	100.00	0.00	0.00	0.59	0.56	3.67	0.67	0.00
<b>K</b>	91.77	125.00	90.60	3.00	5.97	0.50	2.00	0.67	1.00
<b>M</b>	93.81	210.00	0.00	0.00	9.40	0.61	2.67	0.33	0.00
<b>N</b>	31.32	272.67	3.33	0.33	6.27	0.34	0.33	6.00	5.67
<b>O</b>	142.58	169.33	0.00	0.00	1.72	0.82	3.00	0.00	1.33
<b>P</b>	104.70	201.00	1.67	1.00	6.25	0.53	1.33	0.33	1.00
<b>Q</b>	228.92	84.67	0.00	0.00	0.09	0.63	2.33	0.00	0.00
<b>Promedio</b>	<b>153.27</b>	<b>135.63</b>	<b>17.03</b>	<b>1.16</b>	<b>7.57</b>	<b>0.57</b>	<b>2.31</b>	<b>1.24</b>	<b>1.09</b>
<b>SD</b>	<b>75.32</b>	<b>70.82</b>	<b>28.04</b>	<b>1.27</b>	<b>8.69</b>	<b>0.14</b>	<b>1.16</b>	<b>1.54</b>	<b>2.19</b>

**Tabla 4.**

*Promedio de tránsito de personas, automotores y potenciales depredadores domésticos y silvestres durante puntos de conteo de 10 min para cada uno de los rangos de hogar de 15 grupos sociales de C. griseus en el Campus UIS.*

<i>Grupo social</i>	<i>Personas</i>	<i>Ciclas</i>	<i>Motos</i>	<i>Carros</i>	<i>Perros</i>	<i>Gatos</i>	<i>Depredadores aéreos</i>
<b>A</b>	23.67	0.44	0.00	0.00	0.44	0.11	0.00
<b>C</b>	48.33	1.11	0.11	0.00	0.11	0.22	0.00
<b>D</b>	109.50	5.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
<b>E</b>	16.78	0.89	0.89	1.78	0.11	0.00	0.11
<b>F</b>	6.00	1.89	1.78	2.44	0.00	0.00	0.00
<b>G</b>	9.00	0.78	0.22	2.44	0.11	0.00	0.22
<b>H</b>	6.78	0.33	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00
<b>I</b>	36.78	0.22	0.00	0.00	0.11	0.00	0.11
<b>J</b>	3.89	0.44	2.89	11.89	0.00	0.00	0.00
<b>K</b>	44.44	0.56	0.00	0.00	0.44	0.11	0.11
<b>M</b>	20.67	2.33	1.11	9.67	0.11	0.00	0.00
<b>N</b>	65.67	1.11	0.00	0.00	0.22	0.00	0.22
<b>O</b>	7.11	1.11	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00
<b>P</b>	79.78	5.78	0.00	0.00	0.33	0.00	0.33
<b>Q</b>	13.56	1.33	1.22	2.78	0.44	0.00	0.00
<b>Promedio</b>	32.80	1.56	0.55	2.07	0.26	0.03	0.07
<b>SD</b>	31.48	1.67	0.87	3.72	0.25	0.07	0.11

### 3.4. Análisis estadísticos

El ACP resumió la varianza de las seis variables de hábitat y tráfico en un solo componente principal (PC1 = 47.2%). Las variables de vegetación (densidad de árboles y densidad de dosel) y la distancia promedio de vecinos estuvieron correlacionadas positivamente con el PC1, mientras que las variables relacionadas con el tráfico (número de personas y depredadores aéreos) y cobertura de edificaciones estuvieron correlacionadas negativamente con el PC1 (Figura 2). Por lo tanto, valores positivos en el PC1 están mayormente asociados a mayor presencia de coberturas vegetales y grupos sociales vecinos más distantes, mientras que valores negativos indican ambientes con menor vegetación y mayor tráfico de personas y potenciales depredadores aéreos (Tabla 5). Se observó que el PC1 y el tamaño del rango de hogar se encuentran correlacionados (Anexo.1). Al evaluar el efecto de las seis variables de hábitat y tráfico en el tamaño de rango de hogar, encontramos que los grupos sociales con mayor tamaño en sus rangos de hogar tienden a tener mayor densidad de árboles y/o vecinos más distantes en promedio. Los modelos mejor soportados incluyeron únicamente densidad de árboles ( $p = 0.02$ ,  $F = 7.35$ ,  $R^2 = 0.31$ ,  $GL = 13$ ; Figura 3) para los rangos de hogar estimados a partir de PMC, y densidad de árboles junto con la distancia promedio de vecinos ( $p = 0.006$ ,  $F = 7.98$ ,  $R^2 = 0.5$ ,  $GL = 12$ ; Figura 4) en el caso de los rangos de hogar estimados a partir de EDK (Tabla 6). Debido a que el tamaño de grupo fue descartado en nuestra metodología de reducción de variables, esta variable no fue incluida en ningún modelo. Sin embargo, encontramos que los grupos sociales con mayor número de integrantes tendieron a tener rangos de hogar más grandes (EDK:  $R^2 = 0.52$ ,  $p = 0.047$ ; PMC:  $R^2 = 0.50$ ,  $p = 0.056$ ).

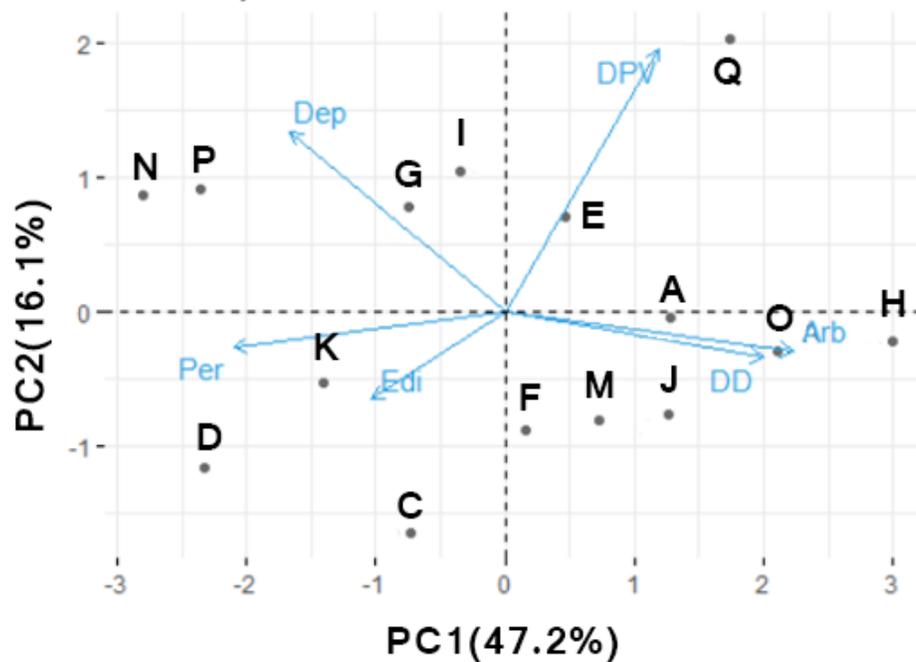
**Tabla 5.**

*Matriz de correlaciones del PCI que resume la mayor parte de la variación en el tipo de hábitat, el tráfico de personas y depredadores aéreos y cercanía a grupos sociales vecinos en 15 grupos sociales de C. griseus en el Campus UIS.*

<i>Variable</i>	<i>PCI</i>
<i>Densidad promedio de vecinos</i>	0.2760606
<i>Tráfico de personas</i>	-0.4852197
<i>Trafico de depredadores</i>	-0.3860930
<i>Coberturas de edificios</i>	-0.2397375
<i>Densidad de arboles</i>	0.5174998
<i>Densidad de dosel</i>	0.4626062

**Figura 2.**

*Análisis de componentes principales resumiendo la variación en seis variables de tipo de hábitat, tráfico urbano y cercanía a grupos sociales vecinos estimadas en los rangos de hogar de 15 grupos sociales de *C. griseus* dentro del Campus UIS.*



Nota: La mayoría de la variación fue resumida en el PC1 con valores positivos asociados a rangos de hogar con mayor presencia de cobertura vegetal y más distantes de otros grupos sociales, mientras que los valores negativos indican rangos de hogar con mayor presencia de edificaciones y tránsito de personas y depredadores aéreos. Las letras mayúsculas y punto grises indican las etiquetas de los grupos sociales estudiados de acuerdo a la Figura 1. Arb = Densidad de árboles, DD = Densidad de dosel, Dep = Tráfico de depredadores aéreos, DVP = Distancia promedio de vecinos, Edi = Área de edificaciones, Per = Tráfico de personas.

**Tabla 6.**

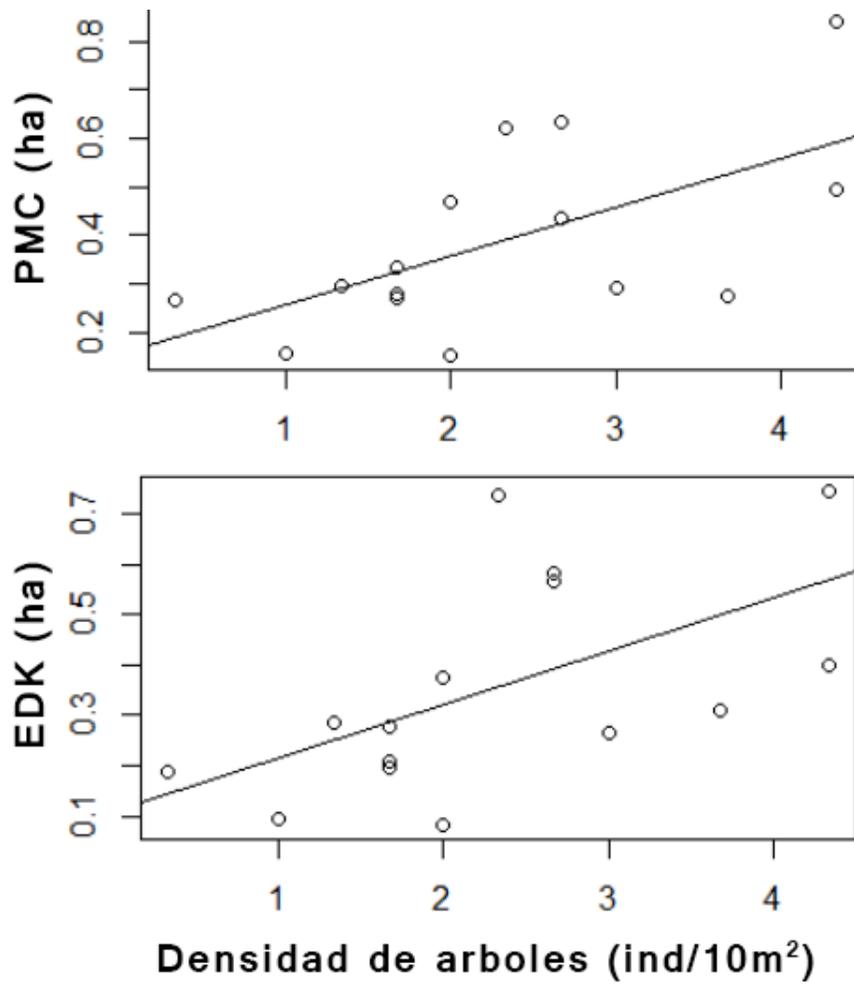
*Comparación de selección de modelos explicativos de la variación en el tamaño de los rangos de hogar estimados a partir de EDK y PCM. El modelo mejor soportado para cada estimación de rango de hogar aparece en la fila superior de acuerdo a sus valores de AICc y pesos de Akaike ( $\omega$ ).*

EDK			PCM		
Modelo	AICc	$\omega$	Modelo	AICc	$\omega$
DPV + Arb	-5.62	0.45	Arb	-6.33	0.72
DPV	-4.42	0.24	Per + Arb	-2.53	0.11
DPV + Arb + DD	-3.25	0.14	Per	-2.4	0.1
Arb	-2.81	0.11	DPV + Per + Arb	-1.46	0.07
DPV + Edi + Arb + DD	-1.67	0.06	DPV + Per + Dep + Arb	4.37	0
DPV + Dep + Edi + Arb + DD	5.82	0	DPV + Per + Dep + Edi + Arb	9.68	0
DPV + Per + Dep + Edi + Arb + DD	15.7	0	DPV + Per + Dep + Edi + Arb + DD	17.27	0
Arb + DD			Arb + DD		

Nota: Arb = Densidad de árboles, DD = Densidad de dosel, Dep = Tráfico de depredadores aéreos, DVP = Distancia promedio de vecinos, Edi = Área de edificaciones, Per = Tráfico de personas.

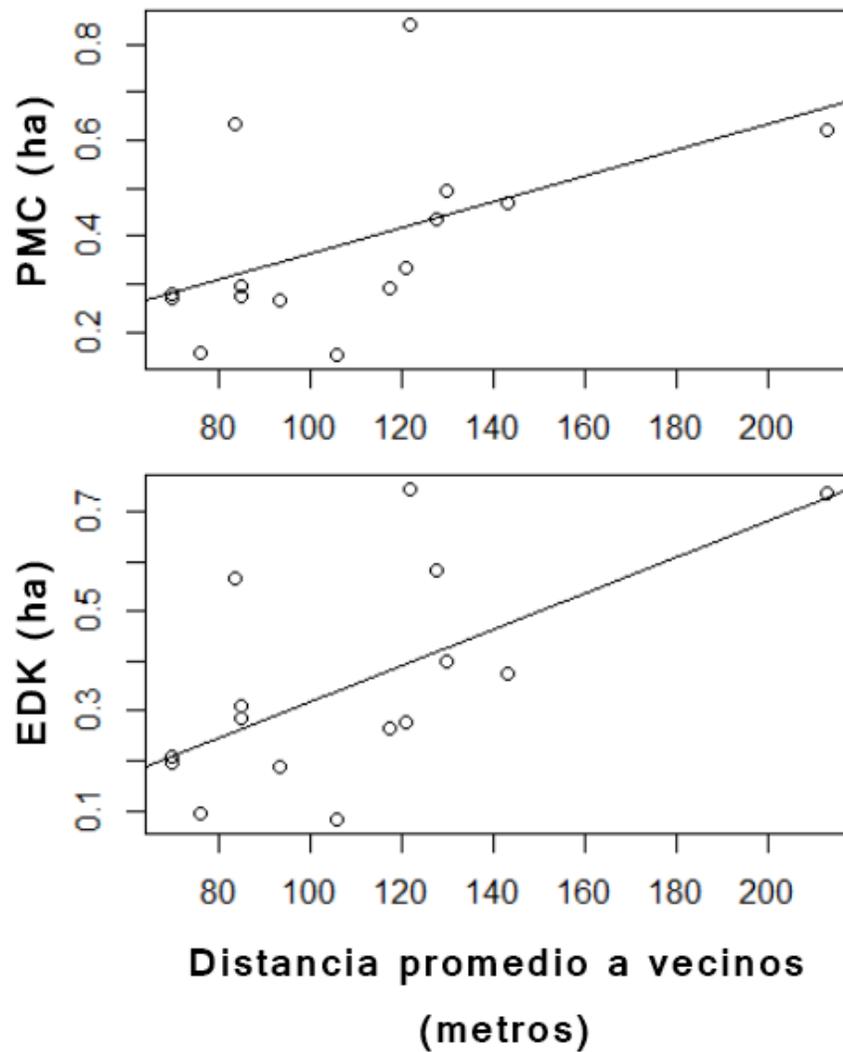
**Figura 3.**

*Relación entre el tamaño del rango de hogar y la densidad de árboles en 15 grupos sociales de C. griseus del Campus UIS.*



**Figura 4.**

*Relación entre el tamaño del rango de hogar y la distancia promedio a vecinos en 15 grupos sociales de C. griseus del Campus UIS.*



#### 4. Conclusiones:

En este estudio evaluamos la variación en el tamaño de rango de hogar en una población semiurbana de *Campylorhynchus griseus*, una especie que conforma grupos sociales dada su estrategia reproductiva de cría cooperativa y que usualmente se encuentra en ambientes naturales, pero que muestra una alta resiliencia a ambientes transformados como áreas rurales y ambientes urbanos. Nuestros resultados indican que la población de estudio presenta una alta variación en los tamaños de rango de hogar diferentes a los reportados para la especie en ambientes naturales (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Esta variación fue mayormente explicada por la variación en el tipo de hábitat (i.e. densidad de árboles) y la distribución de los grupos dentro del Campus (i.e. distancia promedio a vecinos). Los tamaños de los grupos sociales también difieren en nuestra población de estudio respecto a poblaciones silvestres conespecíficas y otras especies de Troglodítidos en ambientes naturales o con diferentes niveles de fragmentación, lo cual indica que los factores ambientales y sociales operan de manera diferente en ambientes urbanos, generando patrones de uso del espacio y movimiento contrastantes con los de poblaciones conespecíficas que habitan ambientes naturales (Anderies et al., 2007; Juárez et al., 2020; MacGregor-Fors & Escobar-Ibáñez, 2017).

Los rangos de hogar de los 15 grupos sociales evaluados en el Campus UIS tuvieron un tamaño entre 0.35 ha y 0.38 ha estimados a partir de los métodos de EDK y PMC, respectivamente. Estos tamaños fueron notoriamente menores a los reportados para dos poblaciones silvestres en los Llanos de Venezuela (4.25 ha y 1.33 ha) (Austad & Rabenold, 1985, 1986); al igual que para una población de *Campylorhynchus nuchalis* cuyo tamaño promedio de territorio fue de 2.5 ha en grupos grandes (> 3 individuos) y 1.1 ha en grupos pequeños (< 4 individuos) (Rabenold, 1990).

Los tamaños reportados por (Austad & Rabenold, 1985, 1986) para las poblaciones silvestres de *C. griseus* hacen referencia a territorios (áreas defendidas; S. N. Austad com. pers.), los cuales teóricamente deberían ser menores a los rangos de hogar, por tanto nuestros datos indican que la población semiurbana de *C. griseus* en el Campus UIS ocupa áreas de uso significativamente más pequeñas que sus contrapartes silvestres. Los tamaños de rango de *C. griseus* reportados por nosotros también son pequeños comparados con los registrados para *Cinnycerthia olivascens* en hábitats naturales, otra especie con sistema de cría cooperativa ( $7.6 \pm 1.2$  ha; (Kattan et al., 2013); aunque similares a los de *Troglodytes aedon* en hábitats semiurbanos ( $0.11 \pm 0.01$  ha), la cual no presenta cría cooperativa (Juárez et al., 2020). El contraste entre los resultados obtenidos a partir de nuestra población de estudio y los publicados por Austad & Rabenold (1985, 1986) para poblaciones silvestres corresponden a lo esperado para una especie adaptadora urbana (Juárez et al., 2020). Estas especies generalistas tienden a aprovechar la abundante oferta de recursos propios de los ambientes heterogéneos urbanos, reduciendo los movimientos de búsqueda de recursos como alimento o protección (Juárez et al., 2020; Mennechez & Clergeau, 2006), favoreciendo así la defensa de territorios de menor tamaño en comparación con poblaciones de hábitats rurales o naturales (Juárez et al., 2020; Lowry et al., 2013; McGowan, 2001).

Diferentes estudios han encontrado que la heterogeneidad y calidad de hábitat tienen un efecto en las áreas de uso en aves (Hixon et al., 1983; Marshall & Cooper, 2004; Smith & Shugart, 1987). Nuestros análisis indicaron que la densidad de árboles distintos a palmas fue la única variable de hábitat correlacionada con el tamaño de rango de hogar, lo cual contrasta con las poblaciones silvestres de los Llanos de Venezuela estudiadas por Austad & Rabenold (1985, 1986) en donde la densidad de palmas (*Copernicia tectorum*) está inversamente correlacionada con el tamaño del territorio, lo cual sugiere una preferencia de la especie por este tipo de vegetación. Una

mayor densidad de palmas parece beneficiar a los grupos de *C. griseus* en los Llanos frente a depredadores terrestres (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Sin embargo, la densidad de especies de palmas (*Adonidia merrillii* y *Roystonea regia*) presentes en el Campus UIS no afectó el tamaño de los rangos de hogar. Es posible que, a pesar de una preferencia de la especie por construir nidos en palmas, la baja oferta de este recurso dentro del área de estudio sea sustituida por una mayor demanda en árboles, los cuales fueron usados por diez (66.7%) de los 15 grupos estudiados, comparado con cuatro grupos que hicieron sus nidos en palmas (26.7%) y uno que los construyó en edificaciones (6.6%). En comparación, el uso de árboles para construcción de nidos en las poblaciones de los Llanos ocurrió en menor frecuencia (9.1%) comparado con el uso de palmas (90.9%) (Austad & Rabenold 1986).

Es válido anotar que, a pesar de haber encontrado una correlación positiva entre la densidad de árboles y el tamaño de los rangos de hogar en nuestra población semiurbana, no podemos concluir que *C. griseus* prefiere áreas con mayor disponibilidad de este recurso. Para determinar este tipo de relación sería necesario evaluar si existe selección de hábitat (P. R. Evans & Cody, 1986; Jokimäki & Suhonen, 1998; McCollin, 1998), evaluando si los grupos sociales habitan áreas con mayor densidad de árboles respecto a la disponibilidad de éste y otros recursos en el área de estudio. Alternativamente, el mayor uso de árboles en la población del Campus UIS podría responder a la menor tasa de depredación propia de ambientes urbanos (Anderies et al., 2007; Sierra, 2012), lo cual flexibilizaría el uso y sustitución de las palmas por árboles.

Por otra parte, ninguna de las variables de tráfico tuvo un efecto significativo sobre el tamaño de rango de hogar en nuestra población, lo cual concuerda con nuestras observaciones que sugieren que *C. griseus* es una especie generalista adaptadora urbana (Juárez et al., 2020) dada su resiliencia ante actividades humanas (tránsito de personas y automóviles), y que evidentemente se

beneficia de desechos generados por humanos y construye sus nidos sobre o cerca de edificaciones. De igual forma, el tránsito de depredadores (perros, gatos y depredadores aéreos) tampoco tuvo un efecto sobre el tamaño de los rangos de hogar. En general, las presiones de depredación por parte animales domésticos y aves rapaces parecen ser bajos sobre la población de *C. griseus* del Campus UIS dada la baja frecuencia de detección de estos animales o avistamientos de dichos animales (0.12 depredadores por cada 10 minutos). No obstante, no podemos descartar que los dos grupos que desaparecieron durante el estudio fueran depredados.

En la población del Campus UIS el tamaño de grupo promedio fue de 2.53 individuos, mientras 33% de los grupos sociales contaron con la presencia de uno o más ayudantes. Estos valores son intermedios respecto a lo reportado para las dos poblaciones silvestres en los llanos de Venezuela, en donde se observaron tamaños de grupo de 2.17 y 3.0 individuos, con porcentajes de presencia de uno o más ayudantes de 22% y 57%, respectivamente (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Además, las poblaciones de los Llanos con menores tamaños de territorio presentaron mayor tamaño promedio de grupo, posiblemente debido a que la saturación del hábitat restringe la dispersión y establecimiento de crías o ayudantes en nuevos territorios (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Aunque en nuestros modelos no incluimos el tamaño de grupo debido a nuestra metodología de reducción de variables, en nuestra población los grupos sociales con mayor número de integrantes tendieron a tener rangos de hogar más grandes.

Esta diferencia entre poblaciones silvestres y semiurbanas de *C. griseus* podría ser explicada si aspectos como la alta variación en el tipo de hábitat y abundancia de recursos en ambientes urbanos permiten la expansión de las áreas de uso en función del tamaño del grupo. Adicionalmente, es posible que tamaños de grupo grande sean más eficientes en ambientes naturales donde la diversidad de depredadores es mayor (Anderies et al., 2007; Austad & Rabenold, 1985, 1986;

Rabenold, 1990); sin embargo, en ambientes urbanos donde el número de depredadores es menor, quizás la ventaja de tamaños grandes de grupo esté relacionada con la eficiencia de forrajeo y sus implicaciones a nivel de tasas de reproducción y supervivencia per cápita, las cuales son más altas en las parejas que cuentan con ayudantes comparadas con las que no tienen (Austad & Rabenold, 1986).

Finalmente, encontramos que aparte del efecto de la densidad de árboles, los rangos de hogar estimados mediante EDK incrementaron con la distancia promedio de vecinos. Esta variable es un indicador del nivel de densidad poblacional, la cual en nuestra población fue de 7.15 individuos/ha (número total de individuos/promedio entre las dos áreas totales estimadas mediante EDK y PMC), mientras que en dos poblaciones silvestres de los llanos fueron de 0.48 a 0.53 y de 2.33 a 2.40 individuos/ha (Austad & Rabenold, 1985, 1986). Esta alta densidad poblacional en nuestra población de estudio puede estar relacionada con los pequeños tamaños de rango de hogar en nuestra población de estudio, ya que se ha observado en otras especies de aves que los tamaños de territorio se correlacionan negativamente con la densidad poblacional (Castaño et al., 2019; Morse, 1976). Sin embargo, a pesar de esta relación, encontramos que el tamaño de los rangos de hogar en el Campus UIS varía en función de la proximidad de vecinos, lo cual indicaría que las interacciones entre grupos sociales probablemente desempeñan un papel importante en el establecimiento de las áreas en uso y límites territoriales de nuestra población, tal como ha sido documentado en otras especies de aves con sistemas de cría biparental y de cría cooperativa (Castaño et al., 2019; Morse, 1976; Searcy & Beecher, 2009).

En conclusión, nuestros datos sugieren que *C. griseus* es una especie adaptadora urbana generalista que, para satisfacer sus necesidades, requiere de áreas más pequeñas en entornos urbanizados en comparación a hábitats naturales (Anderies et al., 2007; Juárez et al., 2020;

MacGregor-Fors & Escobar-Ibáñez, 2017). Esta reducción en los tamaños de rango de hogar puede estar relacionada, tanto con una mayor abundancia de recursos propia de los entornos urbanos (Juárez et al., 2020), como con la relativamente alta densidad poblacional que se observó respecto a poblaciones silvestres (Austad & Rabenold, 1985, 1986; Castaño et al., 2019; Morse, 1976). Se evidenció que los tamaños de rango de hogar se relacionaron con la densidad de árboles y con la distancia promedio de vecinos, por tanto, las características del hábitat y las interacciones intraespecífica desempeñan un papel importante en los patrones de uso del espacio en esta especie.

### Referencias

- Abramsky, Z., Rosenweig, M. L., & Subach, A. (1998). Do gerbils care more about competition or predation? *Oikos*, 83(1), 75–84. <https://doi.org/10.2307/3546548>
- Anderies, J. M., Katti, M., & Shochat, E. (2007). Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology*, 247(1), 36–49. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.01.030>
- Andersson, M. B., & Iwasa, Y. (1996). Sexual selection. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 11, pp. 53–58).
- Anich, N. M., Benson, T. J., & Bednarz, J. C. (2009a). Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *The Auk*, 126(3), 626–634. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08219>
- Anich, N. M., Benson, T. J., & Bednarz, J. C. (2009b). Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *The Auk*, 126(3), 626–634. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08219>
- Austad, S. N., & Rabenold, K. N. (1985). Reproductive enhancement by helpers and an experimental inquiry into its mechanism in the bicolored wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(1), 19–27. <https://doi.org/10.1007/BF00299423>
- Austad, S. N., & Rabenold, K. N. (1986). Demography and the evolution of cooperative breeding in the bicolored wren, *campylorhynchus griseus*. *Behaviour*, 97(3–4), 308–324.

<https://doi.org/10.1163/156853986X00667>

- Barg, J., Jones, J., & Robertson, R. J. (2005). Describing breeding territories of migratory passerines: Suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology*, *74*(1), 139–149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00906.x>
- Bekoff, M., & Wells, M. C. (1982). Behavioral ecology of coyotes: Social organization, rearing patterns, space use, and resource defense. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *60*(4), 281–305. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1982.tb01087.x>
- Bradley, D. W., & Mennill, D. J. (2009). Solos, duets and choruses: Vocal behaviour of the Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*), a cooperatively breeding neotropical songbird. *Journal of Ornithology*, *150*(4), 743–753. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0393-3>
- Brown, J. L. (1969). Territorial behavior and population regulation in birds: A review and re-evaluation. *The Wilson Bulletin*, *81*(3), 293–329. <https://doi.org/10.2307/1443640>
- Budaev, S. V. (2010). Using principal components and factor analysis in animal behaviour research: Caveats and guidelines. *Ethology*, *116*(5), 472–480. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01758.x>
- Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003). Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, *6*(1), 19–28. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003044>
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of*

*Mammalogy*, 24(3), 346. <https://doi.org/10.2307/1374834>

Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516–519.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>

Castaño, M. I., Cadena, C. D., & Avendaño, J. E. (2019). Home-range size of an andean bird: Assessing the role of physical condition. *Biotropica*, 51(4), 591–599.

<https://doi.org/10.1111/btp.12673>

Churchfield, S., Hollier, J., & Brown, V. K. (1997). Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology*, 242(3), 519–530. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb03853.x>

Cousseau, L., Hammers, M., Van de Loock, D., Apfelbeck, B., Githiru, M., Matthysen, E., & Lens, L. (2020). Habitat fragmentation shapes natal dispersal and sociality in an Afrotropical cooperative breeder. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1941), 20202428. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2428>

Curry, R. L., & Grant, P. R. (1990). Galápagos mockingbirds: Territorial cooperative breeding in a climatically variable environment. In *Cooperative Breeding in Birds* (pp. 289–332).

<https://doi.org/10.1017/CBO9780511752452.011>

Diemer, K. M., & Nocera, J. J. (2014). Associations of bobolink territory size with habitat quality. *Annales Zoologici Fennici*, 51(6), 515–525. <https://doi.org/10.5735/086.051.0607>

Dietz, J. M., Peres, C. A., & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 41(4), 289–305.

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)41:4<289::AID-AJP2>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)41:4<289::AID-AJP2>3.0.CO;2-T)

Doherty, P. F., & Grubb, T. C. (2002). Survivorship of permanent-resident birds in a fragmented forested landscape. *Ecology*, 83(3), 844–857. <https://doi.org/10.2307/3071886>

Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>

Duca, C., & Marini, M. Â. (2005). Territory size of the flavescent warbler, *Basileuterus flaveolus* (Passeriformes, Emberizidae), in a forest fragment in Southeastern Brazil. *Lundiana*, 6(1), 29–33.

Duca, C., & Marini, M. Â. (2014). Territorial system and adult dispersal in a cooperative-breeding tanager. *The Auk*, 131(1), 32–40. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-005.1>

Emlen, S. T. (1982). The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119(1), 29–39. <https://doi.org/10.1086/283888>

Evans, K. L., Newson, S. E., & Gaston, K. J. (2009). Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis*, 151(1), 19–39. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00898.x>

Evans, P. R., & Cody, M. L. (1986). Habitat selection in birds. *The Journal of Applied Ecology*, 23(3), 1059. <https://doi.org/10.2307/2403955>

Fischer, J. D., Cleeton, S. H., Lyons, T. P., & Miller, J. R. (2012). Urbanization and the predation paradox: The role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *BioScience*, 62(9), 809–818. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.6>

García, H., Duarte, E., & García, C. (2015). *FLORAUIS Catálogo Ilustrado* (1st ed.; D. de P. UIS, ed.). Bucaramanga.

Gaston, A. J. (1978). The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *The American Naturalist*, *112*(988), 1091–1100. <https://doi.org/10.1086/283348>

Green, P. J., Seheult, A. H., & Silverman, B. W. (1988). Density estimation for statistics and data analysis. *Applied Statistics*, *37*(1), 120. <https://doi.org/10.2307/2347507>

Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollard, T., & Wray, S. (1990). Home-range analysis using radio-tracking data: A review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, *20*(2–3), 97–123. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1990.tb00106.x>

Hilty, S. L. (2010). Birds of Venezuela. In *Birds of Venezuela* (second). <https://doi.org/10.1515/9781400834099>

Hinde., A. (1956). The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, *98*(3), 340–369. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1956.tb01419.x>

Hixon, M. A., Carpenter, F. L., & Paton, D. C. (1983). Territory area, flower density, and time budgeting in hummingbirds: An experimental and theoretical analysis. *The American Naturalist*, *122*(3), 366–391. <https://doi.org/10.1086/284141>

Hough, M. (1998). Naturaleza y ciudad :Planificación urbana y procesos ecológicos. In *Gustavo Gili*.

IDEAM. (2018). Características climatológicas de ciudades principales y municipios turísticos. In *Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales*.

<https://doi.org/http://www.ideam.gov.co/documents/21021/21789/1Sitios+turisticos2.pdf/cd4106e9-d608-4c29-91cc-16bee9151ddd>

Jansen, A. (1999). Home ranges and group-territoriality in Chowchillas *Orthonyx spaldingii*.

*Emu - Austral Ornithology*, 99(4), 280–290. <https://doi.org/10.1071/MU99033>

Jokimäki, J., & Suhonen, J. (1998). Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning*, 39(4), 253–263.

[https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(97\)00089-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(97)00089-3)

Juárez, R., Chacón-Madrigal, E., & Sandoval, L. (2020). Urbanization has opposite effects on the territory size of two passerine birds. *Avian Research*, 11(1), 11.

<https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6>

Kattan, G. H., Parada, M., & Beltrán, J. W. (2013). The social system of Sharpe's Wren

(*Cinnycerthia olivascens*): Fluid group composition in a cooperative breeder. *Ornitologia Colombiana*, 13, 59–68.

Koenig, W. D. (1981). Reproductive success, group size, and the evolution of cooperative breeding in the acorn woodpecker. *The American Naturalist*, 117(4), 421–443.

<https://doi.org/10.1086/283726>

Koenig, W., & Dickinson, J. (2005). Ecology and evolution of cooperative breeding in birds.

*Choice Reviews Online*, 42(05), 42-2812-42–2812. <https://doi.org/10.5860/CHOICE.42-2812>

Lair, H. (1987). Estimating the location of the focal center in red squirrel home ranges. *Ecology*,

68(4), 1092–1101. <https://doi.org/10.2307/1938381>

- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- López-Sepulcre, A., & Kokko, H. (2005). Territorial defense, territory size, and population regulation. *American Naturalist*, *166*(3), 317–329. <https://doi.org/10.1086/432560>
- Lowry, H., Lill, A., & Wong, B. B. M. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, *88*(3), 537–549. <https://doi.org/10.1111/brv.12012>
- MacGregor-Fors, I., & Escobar-Ibáñez, J. F. (2017). Avian ecology in Latin American cityscapes. In *Avian Ecology in Latin American Cityscapes*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63475-3>
- Mangipane, L. S., Belant, J. L., Hiller, T. L., Colvin, M. E., Gustine, D. D., Mangipane, B. A., & Hilderbrand, G. V. (2018). Influences of landscape heterogeneity on home-range sizes of brown bears. *Mammalian Biology*, *88*, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.09.002>
- Marshall, M. R., & Cooper, R. J. (2004). Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology*, *85*(2), 432–445. <https://doi.org/10.1890/02-0548>
- Mazerolle, M. J. (2020). AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). *R Package Version 2.1-1*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- McCollin, D. (1998). Forest edges and habitat selection in birds: A functional approach. *Ecography*, *21*(3), 247–260. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00562.x>
- McGowan, K. J. (2001). Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural

- American Crows. In *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 365–381).  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_17)
- Mennechez, G., & Clergeau, P. (2006). Effect of urbanisation on habitat generalists: Starlings not so flexible? *Acta Oecologica*, *30*(2), 182–191.  
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.03.002>
- Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*, *37*(1), 223–249. <https://doi.org/10.2307/2421652>
- Moreno, J. G. (2017). Aves en los campus UIS. In D. de publicaciones UIS (Ed.), *Colores al vuelo* (1st ed., pp. 188–191). <https://doi.org/9789588819624>
- Morse, D. H. (1976). Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-Woods warblers. *Ecology*, *57*(2), 290–301. <https://doi.org/10.2307/1934817>
- Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., & Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, *37*(2), 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Noble, G. K. (1939). The role of dominance in the social life of birds. *The Auk*, *56*(3), 263–273.  
<https://doi.org/10.2307/4079047>
- O'Donnell, K., & DelBarco-Trillo, J. (2020). Changes in the home range sizes of terrestrial vertebrates in response to urban disturbance: a meta-analysis. *Journal of Urban Ecology*, *6*(1), juaa014. <https://doi.org/10.1093/jue/juaa014>
- Pebesma, E. J., & Bivand, R. S. (2005). Classes and methods for spatial data in R. *R News*, *5*.
- R Core Team. (2014). R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical

computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [Http://Www.R-Project.Org/](http://www.R-Project.Org/).*

Rabenold, K. N. (1990). Campylorhynchus wrens: The ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. In *Cooperative Breeding in Birds* (pp. 157–196). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752452.007>

Radford, A. N., & du Plessis, M. A. (2004). Green woodhoopoe *Phoeniculus purpureus* territories remain stable despite group-size fluctuations. *Journal of Avian Biology*, *35*(3), 262–268. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03235.x>

Rangel, O., & Lozano, G. (1986). Un perfil de vegetacion entre la Plata (Huila) y el volcán del Purace. *Caldasia*, *14*(68–70), 503–547.

Reinert, S. E., & Mello, M. J. (1995). Avian community structure and habitat use in a Southern New England estuary. *Wetlands*, *15*(1), 9–19. <https://doi.org/10.1007/BF03160675>

Reisinger, R. R., Carpenter-Kling, T., Connan, M., Cherel, Y., & Pistorius, P. A. (2020). Foraging behaviour and habitat-use drives niche segregation in sibling seabird species. *Royal Society Open Science*, *7*(9), 200649. <https://doi.org/10.1098/rsos.200649>

Renken, R. B., & Wiggers, E. P. (1989). Forest characteristics related to pileated woodpecker territory size in missouri. *The Condor*, *91*(3), 642–652. <https://doi.org/10.2307/1368115>

Revelle, W. (2020). psych: Procedures for personality and psychological research.

Rodewald, A. D., Kearns, L. J., & Shustack, D. P. (2011). Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships. *Ecological Applications*, *21*(3), 936–943. <https://doi.org/10.1890/10-0863.1>

- Rodrigues, A. G., Borges-Martins, M., & Zilio, F. (2018). Bird diversity in an urban ecosystem: the role of local habitats in understanding the effects of urbanization. *Iheringia. Série Zoologia*, *108*, e2018017. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2018017>
- Salomonson, M. G., & Balda, R. P. (1977). Winter territoriality of townsend's solitaires (*Myadestes townsendi*) in a pinon-juniper-ponderosa pine ecotone. *The Condor*, *79*(2), 148. <https://doi.org/10.2307/1367157>
- Schnute, N., Haigh, R., Couture-Beil, A., & J T. (2010). PBSmapping: Mapping fisheries data and spatial analysis tools. *R Package v2.61.9*.
- Schondube, J. E., Chávez-Zichinelli, C., Linding-Cisneros, R., López-Muñoz, E. C., MacGregor-Fors, I., Maya-Elizarrarás, E., ... Tapia-Harris, C. (2018). Aves en paisajes modificados por actividades humanas. In *Ecología y Conservación de Fauna* (pp. 207–232).
- Seaman, D. E., Millspaugh, J. J., Kernohan, B. J., Brundige, G. C., Raedeke, K. J., & Gitzen, R. A. (1999). Effects of sample size on kernel home range estimates. *The Journal of Wildlife Management*, *63*(2), 739–747. <https://doi.org/10.2307/3802664>
- Seaman, D. E., & Powell, R. A. (1996). An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, *77*(7), 2075–2085. <https://doi.org/10.2307/2265701>
- Seaman, E. D., & Powell, R. A. (1996). An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, *77*(7), 2075–2085. <https://doi.org/10.2307/2265701>
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2009). Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal*

*Behaviour*, 78(6), 1281–1292. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.08.011>

Sepp, T., McGraw, K. J., Kaasik, A., & Giraudeau, M. (2018). A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life? *Global Change Biology*, 24(4), 1452–1469. <https://doi.org/10.1111/gcb.13969>

Sierra, M. (2012). Ciudad y fauna urbana. Un estudio de caso orientado al reconocimiento de la relación hombre, fauna, y hábitat urbano en Medellín.

Smith, T. M., & Shugart, H. H. (1987). Territory size variation in the Ovenbird : The role of habitat structure. *Ecology*, 68(3), 695–704. <https://doi.org/10.2307/1938475>

Stacey, P. B., & Ligon, J. D. (1991). The benefits of philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: Variation in territory quality and group size effects. *The American Naturalist*, 137(6), 831–846. <https://doi.org/10.1086/285196>

Strahl, S. D., & Schmitz, A. (1990). Hoatzins: Cooperative breeding in a folivorous neotropical bird. In *Cooperative Breeding in Birds* (pp. 131–156). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752452.006>

Stutchbury, B. J. M., & Morton, E. S. (2019). Behavioral ecology of neotropical birds. In J. C. Rebores, V. D. Fiorini, & D. T. Tuero (Eds.), *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-14280-3>

Thompson, W. A., Vertinsky, I., & Krebs, J. R. (1974). The survival value offlocking in birds: A simulation model. *The Journal of Animal Ecology*, 43(3), 785–820. <https://doi.org/10.2307/3537>

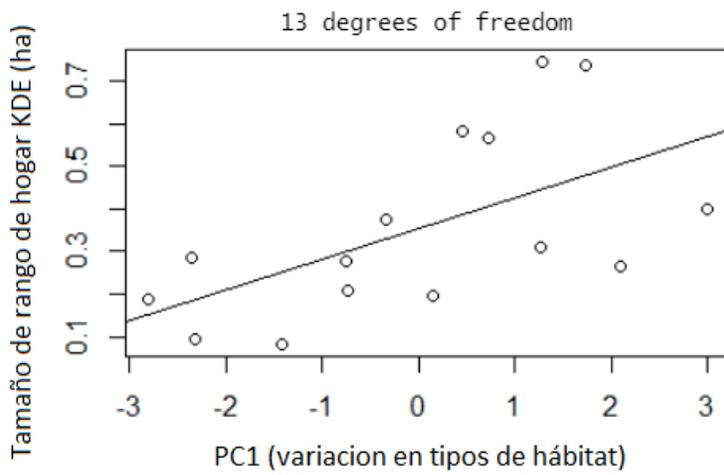
UICN. (1994). *The IUCN red list of threatened species*.

- Vargas, L. E., Sánchez, N. V., & Avalos, G. (2011). Forest structure and territory size relationship in the neotropical understory insectivore *Henicorhina leucosticta*. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 65–72. <https://doi.org/10.1017/S026646741000060X>
- Vehrencamp, S. L. (1978). The adaptive significance of communal nesting in Groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(1), 1–33. <https://doi.org/10.1007/BF00302558>
- Walters, J. R., Doerr, P. D., & Carter, J. H. (2010). The cooperative breeding system of the red-cockaded woodpecker. *Ethology*, 78(4), 275–305. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1988.tb00239.x>
- Weaving, M. J., White, J. G., Hower, K., Isaac, B., & Cooke, R. (2014). Sex-biased space use response to urbanization in an endemic urban adapter. *Landscape and Urban Planning*, 130, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.06.011>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Williams, A. B. (1936). The composition and dynamics of a beech-maple climax community. *Ecological Monographs*, 6(3), 317–408. <https://doi.org/10.2307/1943219>
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70(1), 164–168. <https://doi.org/10.2307/1938423>
- Worton, Bruce J. (1995). Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *The Journal of Wildlife Management*, 59(4), 794.

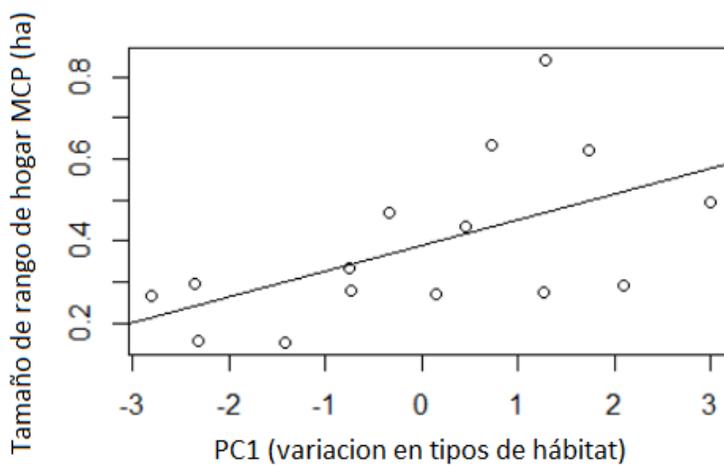
<https://doi.org/10.2307/3801959>

**Apéndices**

**Apéndice a.** Relación entre PC1 y el tamaño de rango de hogar.



p-value: 0.02038  
 Adjusted R-squared: 0.299  
 F-statistic: 6.972 on 1 and 13 DF



p-value: 0.02829  
 Adjusted R-squared: 0.2665  
 F-statistic: 6.086 on 1 and 13 DF