

Artículo original

Recambio de especies de aves en la transición de bosque sobre arena blanca y arcilla en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú

[Turnover of bird species in a white sand-clay forest transition in the Allpahuayo Mishana National Reserve, Loreto, Peru]

Francisco Alción Vásquez-Arévalo^{*1}, Joaquín Abel Grández-Casado¹, Meri Ushiñahua-Alvarez¹,
Giussepe Gagliardi-Urrutia^{1,2,3}

1. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP). Facultad de Ciencias Biológicas. Jirón Nauta, Iquitos, Perú.
Correos electrónicos: fvasquezare@gmail.com (F. A. Vásquez-Arévalo, *autor para correspondencia), joagrandez@gmail.com (J. A. Grández-Casado), megwual@yahoo.es (M. Ushiñahua-Alvarez).
2. Peruvian Center for Biodiversity and Conservation (PCB&C). Calle Nanay 373, Iquitos, Loreto, Perú.
Correo electrónico: giussepegagliardi@yahoo.com (G. Gagliardi-Urrutia).
3. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). Dirección de Investigación en Diversidad Biológica Terrestre Amazónica. Av. Abelardo Quiñonez km 2,5, San Juan, Loreto, Perú.

Resumen

En las transiciones de bosques los patrones de diversidad pueden variar gradualmente observándose un recambio de especies con algunas limitaciones de distribución a escala local. En la presente investigación tuvimos como objetivo evaluar los cambios de diversidad y composición de aves en la transición de bosque sobre arena blanca y arcilla al noreste de Perú, entre el 14 de mayo al 13 de agosto del 2015. Establecimos tres transectos que atravesaron el bosque sobre arena blanca y arcilla, donde realizamos censos auditivos y visuales. Diferenciamos tres grupos de aves para nuestros análisis: (1) especialistas de suelos pobres, (2) generalistas y (3) recuento total de aves. Registramos un total de 104 especies y 1324 individuos, con diferencias en la riqueza y número de individuos de especialistas y generalistas por tipo de bosque; sin embargo, no registramos diferencias con el recuento total de especies, pero sí con el número total de individuos. Nuestro análisis de disimilitud mostró una mayor semejanza en la comunidad por tipo hábitat; adicionalmente, el índice de recambio de especies fue mayor al pasar de un hábitat a otro. Resaltamos una influencia marcada de nuestros resultados por el tipo de hábitat.

Palabras clave: Amazonía, Comunidad de aves, Especialistas de suelos pobres, Varillales.

Abstract

In forest transitions, the patterns of diversity may vary gradually, observing the turnover of species with some distribution limitations at the local scale. In the present investigation we aimed to evaluate the changes in diversity and composition of birds in the transition from white sand forest and clay forest in northeastern Peru, between May 14 to August 13, 2015. We established three transects, where we conducted auditory and visual surveys. We differentiate three groups of birds for our analyzes: (1) poor soil specialists, (2) generalists, and (3) total bird count. We cataloged a total of 104 species and 1324 individuals with differences in richness and number of individuals of specialists and generalists by type of forest. Furthermore, we do not register differences with the total count of species, but with the total number of individuals. Our dissimilarity analysis showed association of the bird community by habitat type, with higher species turnover values when changing from white sand forest to clay forest. We emphasize a marked influence of our results by the type of habitat.

Keywords: Amazon, Bird community, Poor soil specialists, White sand forest.

INTRODUCCIÓN

La diversidad y composición de especies de una comunidad puede cambiar gradualmente a lo largo de un gradiente ambiental (Vellend, 2001; Calderón-Patrón *et al.*, 2012), como en el patrón clásico de diversidad en gradientes altitudinales donde se observa la disminución de la riqueza de aves conforme aumenta la altitud en la cordillera de los Andes (Terborgh, 1977; Patterson *et al.*, 1998; Kattan y Franco, 2004; Dehling *et al.*, 2014). Asimismo, en el bosque Amazónico se conoce que la estructura de la comunidad de aves se relaciona positivamente con el aumento de la heterogeneidad del hábitat en el gradiente de sucesión de bosque ripario (Robinson y Terborgh, 1997). También en ambientes perturbados la diversidad de aves aumenta gradualmente hacia áreas menos intervenidas (Canaday, 1996; Laurance, 2004; Hidalgo y Ugarte, 2020).

En Amazonía oeste y central se ha descrito ampliamente la diversidad de aves asociada a bosque sobre arena blanca (WSF, por sus siglas en inglés), encontrándose incluso nuevas especies que en algunos casos se distribuyen estrictamente en bosques que crecen sobre suelo pobre en nutrientes (Whitney y Alonso, 1998; Álvarez y Whitney, 2001; Isler *et al.*, 2002; Whitney y Álvarez, 2005; Álvarez *et al.*, 2013; Borges *et al.*, 2016). Los bosques sobre arena blanca se distribuyen a lo largo de Amazonía en forma de parches disyuntos semejantes a islas (Prance, 1996; Adeney *et al.*, 2016), y en el Perú forman parte del mosaico de hábitats de tierra firme distribuidas al norte y sur de los ríos Amazonas y Marañón (Álvarez *et al.*, 2013). A lo largo del eje del río Nanay, en el departamento de Loreto, Perú, los bosques sobre arena blanca son encontrados en forma de archipiélagos rodeados por una matriz de bosque que crece sobre un suelo arcilloso rico en nutrientes (CF, por sus siglas en inglés), de acuerdo a Kauffman *et al.* (1998) y Fine *et al.* (2010).

En la zona del río Nanay se han encontrado relaciones estrechas entre la composición florística con las características edáficas de la zona (Vormisto *et al.*, 2000; García-Villacorta *et al.*, 2003; Fine *et al.*, 2006; Fine *et al.*, 2010; Za-

rate *et al.*, 2015); además, se han detectado asociaciones entre la diversidad y composición de aves con las características del hábitat (Pomara *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013). En primer lugar, los bosques que crecen sobre arena blanca presentan baja diversidad de especies de aves en comparación con el bosque circundante que crece sobre arcilla (Álvarez *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013; Borges *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2019); y en segundo lugar, la comunidad de aves del bosque sobre arena blanca se diferencia del bosque sobre arcilla principalmente por su componente de especialistas de suelos pobres (Pomara *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013). Si bien la comunidad de aves en el eje del río Nanay ha sido ampliamente descrita (Rodríguez, 2011; Álvarez *et al.*, 2012; Fong y Herrera, 2014; Torres *et al.*, 2018; Díaz *et al.*, 2019), pocas investigaciones se enfocaron en identificar patrones de diversidad de aves en el gradiente de hábitat de bosque sobre arena y bosque sobre arcilla, donde se espera que la comunidad de aves presente cambios graduales debido a su estrecha asociación con el tipo de hábitat.

Es por ello que nuestra investigación tuvo como objetivo evaluar los cambios en la diversidad y composición de aves en el gradiente de hábitats del bosque sobre arena blanca y arcilla en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú. Categorizamos y delimitamos ambos hábitats para registrar los cambios transicionales de la riqueza, abundancia, disimilitud de la comunidad y recambio de especies de aves. Basados en la premisa de la productividad primaria y coexistencia de aves (Pigot *et al.*, 2016), y de la complejidad estructural del bosque y la diversidad de especies (MacArthur y MacArthur, 1961), hipotetizamos que los hábitats influyen los patrones de diversidad y estructuración de la comunidad de aves en nuestro gradiente de estudio. Para esta hipótesis tuvimos las siguientes predicciones: (1) debido a que los hábitats de arena blanca son conocidos por su baja diversidad de aves (Álvarez *et al.*, 2013; Borges *et al.*, 2016) esperamos un aumento gradual de la riqueza y abundancia de aves al cambio de hábitat a bosque sobre arcilla; (2) debido a que la comunidad de aves se relaciona

a las características del hábitat del bosque sobre arena y arcilla (Pomara *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013), esperamos una diferenciación de la comunidad de aves con un intercambio progresivo de especies.

MATERIALES Y MÉTODO

La investigación se llevó a cabo entre el 14 de mayo y 13 de agosto del 2015 en la Estación Biológica "José Álvarez Alonso" (EBJAA) ubicada dentro de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM) en las coordenadas 3°57'56,6784"S 73°25'05,6283"W, 126 msnm, departamento de Loreto, Perú (Figura 1). En nuestro sitio de estudio realizamos censos de aves por puntos de conteo en tres transectos de 1 km de longitud que recorrieron el gradiente de bosque sobre arena (500 m) hacia el bosque sobre arcilla (500 m). Previamente delimitamos la transición de bosque usando el cambio de

textura del suelo (arenoso a arcilloso) como una medida *a priori* del tipo de bosque, ya que la composición de plantas indicadoras de ambos hábitats muestra estrecha relación a la edafología de la zona (Vásquez, 1997; Vormisto *et al.*, 2000; García-Villacorta *et al.*, 2003; Fine *et al.*, 2010; Zárate *et al.*, 2012).

En cada transecto establecimos 6 puntos de conteo con 200 metros de separación. Codificamos los puntos según el metro de recorrido y el tipo de bosque, iniciando desde el bosque sobre arena con los puntos WSF.0m, WSF.200m y WSF.400m, y consecutivamente los puntos de conteo en el bosque sobre arcilla (CF.600m, CF.800m y CF.1000m) (Figura 1). Los censos consistieron en registros auditivos y visuales entre las 5:30 a 8:30 horas de la mañana, con periodos de 10 minutos y un radio de detección de 20 metros por punto. Adicionalmente, en cada punto realizamos grabaciones de 10 minutos para corroborar en gabinete las iden-

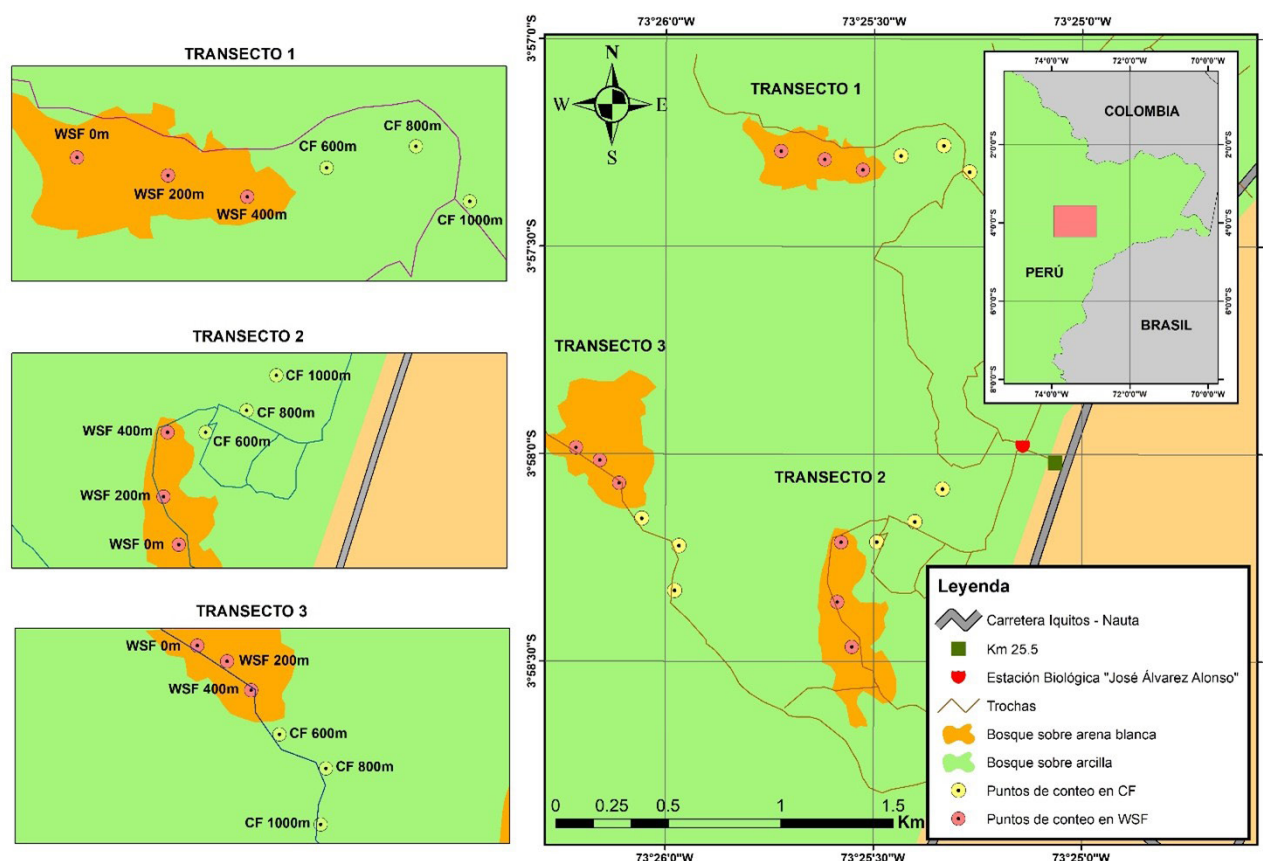


Figura 1. Mapa del área de muestreo en el bosque sobre arena blanca y bosque sobre arcilla en la Estación Biológica "José Álvarez Alonso", RNAM, Loreto, Perú. WSF: bosque sobre arena blanca, CF: bosque sobre arcilla.

tificaciones auditivas con el banco de sonidos en línea de Xeno-canto (www.xeno-canto.org).

Análisis de datos

Establecimos tres categorías de aves para los análisis: (1) aves especialistas de suelos pobres, (2) aves generalistas y (3) recuento total de aves. Para asignar cada especie registrada a una categoría usamos las listas de aves especialistas de suelos pobres propuesto por Álvarez *et al.* (2012, 2013); aquellas especies no registradas dentro de las listas en mención fueron consideradas especies generalistas, mientras que la categoría de todas las aves correspondió al conteo general de todas las especies.

Obtuvimos la riqueza de especies y el número de individuos por cada categoría de ave registradas en los puntos de conteo; asimismo, tomamos todos estos valores para probar relaciones entre las categorías de aves por tipo de hábitat, usando modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) donde la variable respuesta fue la riqueza de especies y el número de individuos (Poisson con función de enlace de logaritmo para ambos casos), variable explicativa el tipo de hábitat y la variable aleatoria a controlar el transecto de muestreo. Para estos análisis utilizamos el paquete "lme4" de R (Bates *et al.*, 2015). Comparamos los cambios en la comunidad de especies a través de la transición mediante los índices de similitud de Bray-Curtis (usando el método de agrupamiento ward.2D) en el programa R (R Core Team, 2020) y de recambio de especies de Harrison 2 usando el programa past 4.03 (Hammer *et al.*, 2019). Mientras que el primer índice nos permite aplicar comparaciones de la comunidad de aves entre todas las unidades de muestreo independientemente de la direccionalidad, el índice de recambio de especies presenta un enfoque de comparación gradual en el gradiente preestablecido mediante el recuento de especies ganadas y perdidas (Vellend, 2001; Calderón-Patrón *et al.*, 2012; Hammer *et al.*, 2019).

RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestreo de 25,98 horas registramos una riqueza total de 104 especies de aves y 1324 individuos (Apéndice 1). Registramos un descenso tanto de la riqueza y número de individuos de aves especialistas en los puntos de conteo dentro del bosque sobre arcilla (Tabla 1 y Figura 2); de manera opuesta, las generalistas aumentaron en el bosque sobre arcilla (Tabla 1 y Figura 2). En el recuento total no se observó una tendencia clara (Tabla 1 y Figura 2).

Por un lado, la riqueza y número de individuos de aves especialistas fue mayor en el bosque sobre arena blanca ($p < 0,05$); mientras que las aves generalistas presentaron mayor riqueza y número de individuos en el bosque sobre arcilla ($p < 0,05$). Sin embargo, en el recuento total de aves únicamente encontramos diferencias en el número de individuos ($p < 0,05$), siendo mayor en el bosque sobre arcilla (Figura 3).

El análisis de disimilitud usando el índice de Bray-Curtis mostró una variación de 0,35 y 0,63 (0,55 en promedio) a lo largo de la transición. En el bosque sobre arena el valor medio de disimilitud fue de 0,39; mientras que en el bosque sobre arcilla fue de 0,43. Este resultado también mostró que la composición de especies era más similar entre los mismos tipos de hábitats (Figura 4). Se observaron cambios estructurales en la composición con ganancias y pérdidas de especies desde el comienzo de la transición; el mayor recambio encontrado fue de 0,4 en un punto dentro del bosque sobre arcilla, mientras que el menor valor de recambio de 0,19 se encontró en el punto más cercano al comienzo de la transición (Tabla 2).

Tabla 1. Riqueza y número de individuos de aves registrados en la transición de bosque sobre arena blanca (WSF, por sus siglas en inglés) y bosque sobre arcilla (CF, por sus siglas en inglés) en la Estación Biológica “José Álvarez Alonso”, RNAM, Loreto, Perú.

| | Bosque sobre arena | | | Bosque sobre arcilla | | | Total |
|--------------------|--------------------|----------|----------|----------------------|---------|----------|-------|
| | WSF.0m | WSF.200m | WSF.400m | CF.600m | CF.800m | CF.1000m | |
| Riqueza | | | | | | | |
| (1) Especialistas | 9 | 11 | 6 | 1 | 2 | 2 | 104 |
| (2) Generalistas | 38 | 46 | 39 | 52 | 46 | 54 | |
| (3) Todas las aves | 47 | 57 | 45 | 53 | 48 | 56 | |
| N° individuos | | | | | | | |
| (1) Especialistas | 56 | 83 | 26 | 5 | 2 | 2 | 1324 |
| (2) Generalistas | 143 | 154 | 116 | 243 | 228 | 266 | |
| (3) Todas las aves | 199 | 237 | 142 | 248 | 230 | 268 | |

Tabla 2. Matriz de disimilaridad (índice de Bray-Curtis) e índice de recambio (Harrison 2) entre los puntos de conteo en la transición de bosque sobre arena blanca (WSF, por sus siglas en inglés) y bosque sobre arcilla (CF, por sus siglas en inglés) en la Estación Biológica “José Álvarez Alonso”, RNAM, Loreto, Perú.

| Índice de disimilaridad (Bray-Curtis) | WSF.200m | WSF.400m | CF.600m | CF.800m | CF.1000m |
|---------------------------------------|----------|----------|---------|---------|----------|
| WSF.0m | 0,36 | 0,35 | 0,53 | 0,59 | 0,52 |
| WSF.200m | 1 | 0,45 | 0,58 | 0,63 | 0,57 |
| WSF.400m | | 1 | 0,48 | 0,54 | 0,52 |
| CF.600m | | | 1 | 0,41 | 0,40 |
| CF.800m | | | | 1 | 0,47 |
| Índice de recambio (Harrison 2) | WSF.200m | WSF.400m | CF.600m | CF.800m | CF.1000m |
| WSF.0m | 0,19 | 0,25 | 0,34 | 0,4 | 0,31 |

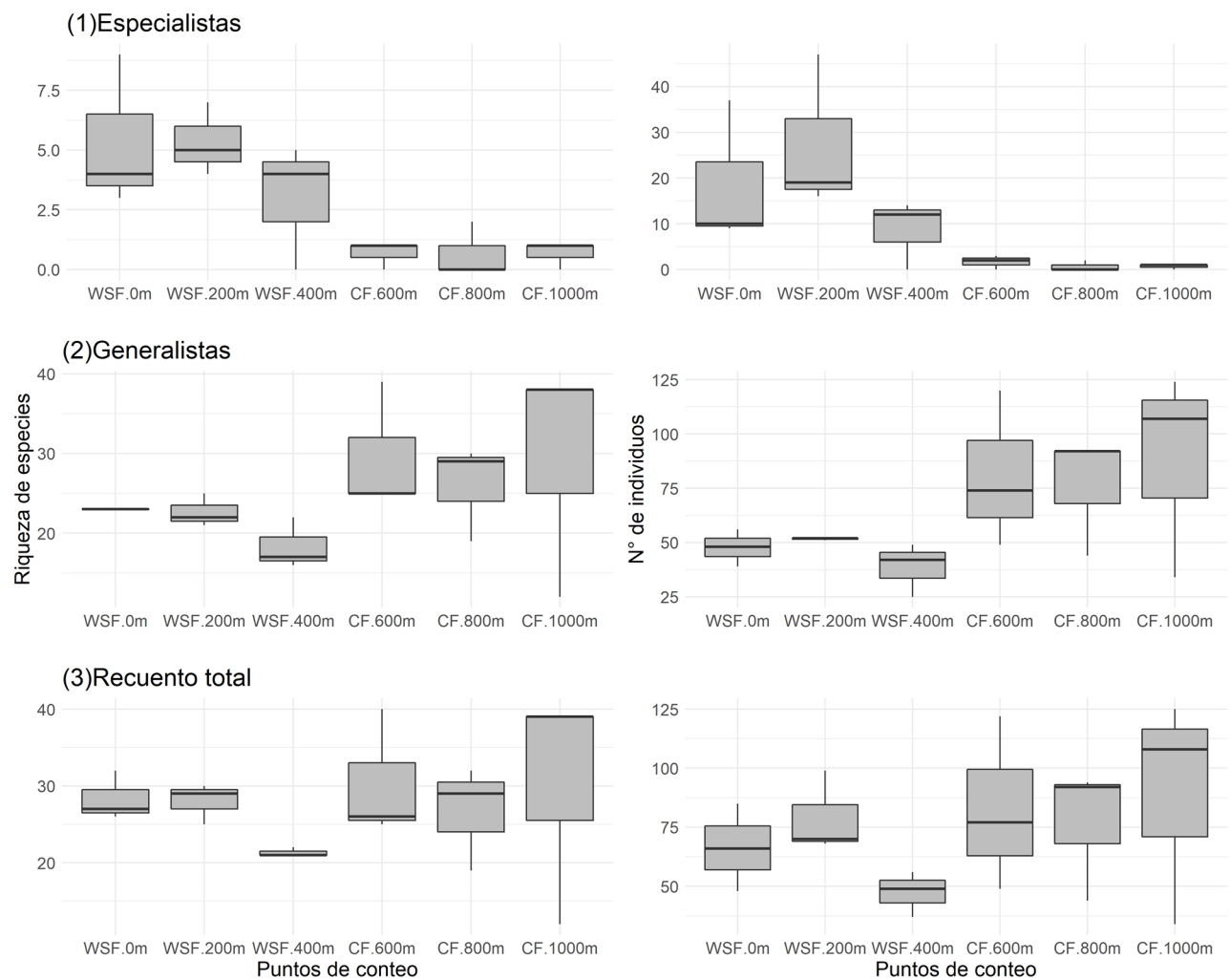


Figura 2. Número de especies e individuos de aves por categoría en la transición del bosque sobre arena blanca y bosque sobre arcilla en la Estación Biológica "José Álvarez Alonso", RNAM, Loreto, Perú. WSF: bosque sobre arena blanca, CF: bosque sobre arcilla.

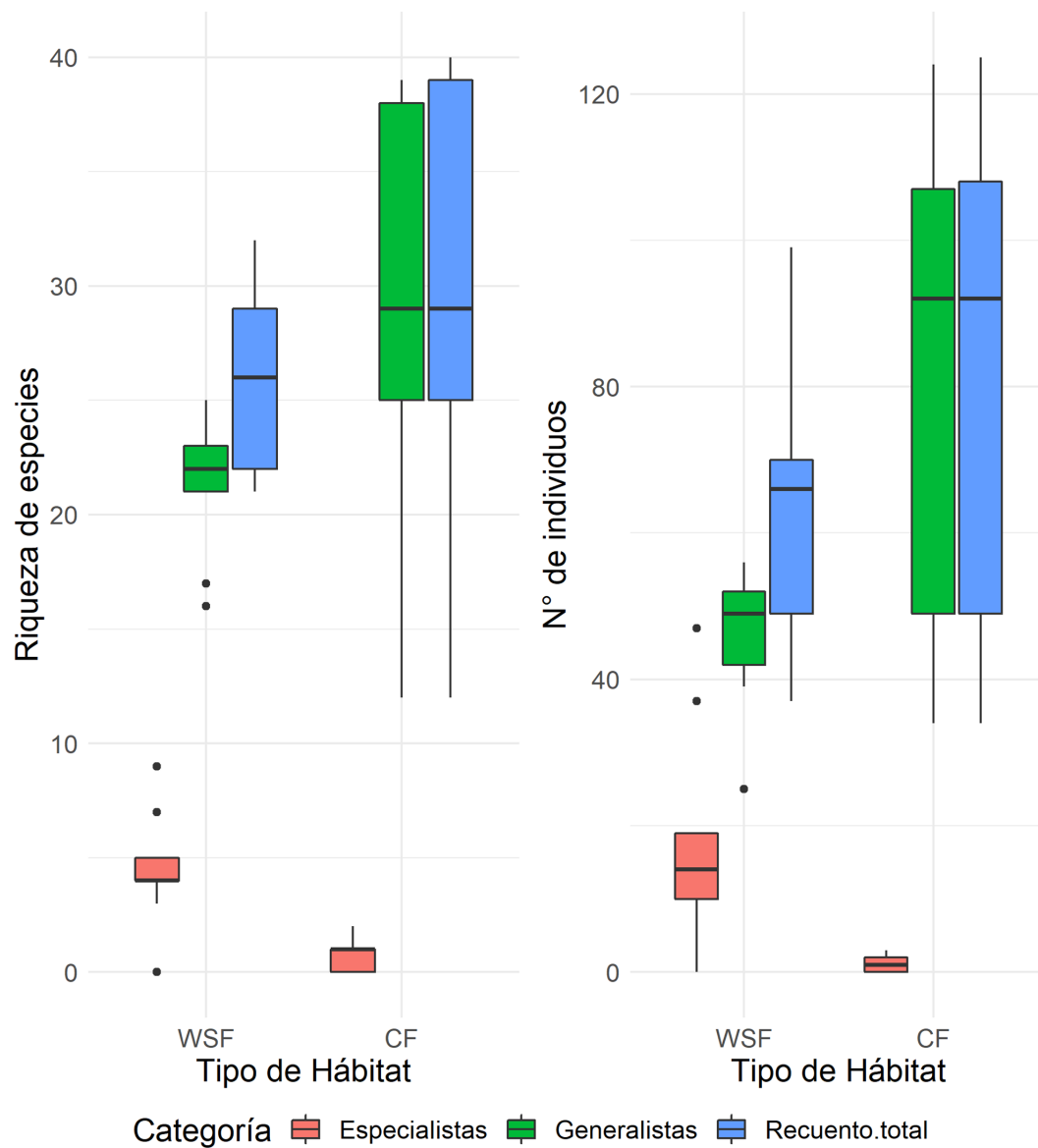


Figura 3. Número de especies e individuos de aves por categoría y tipo de bosque en la Estación Biológica "José Álvarez Alonso", RNAM, Loreto, Perú. WSF: bosque sobre arena blanca, CF: bosque sobre arcilla.

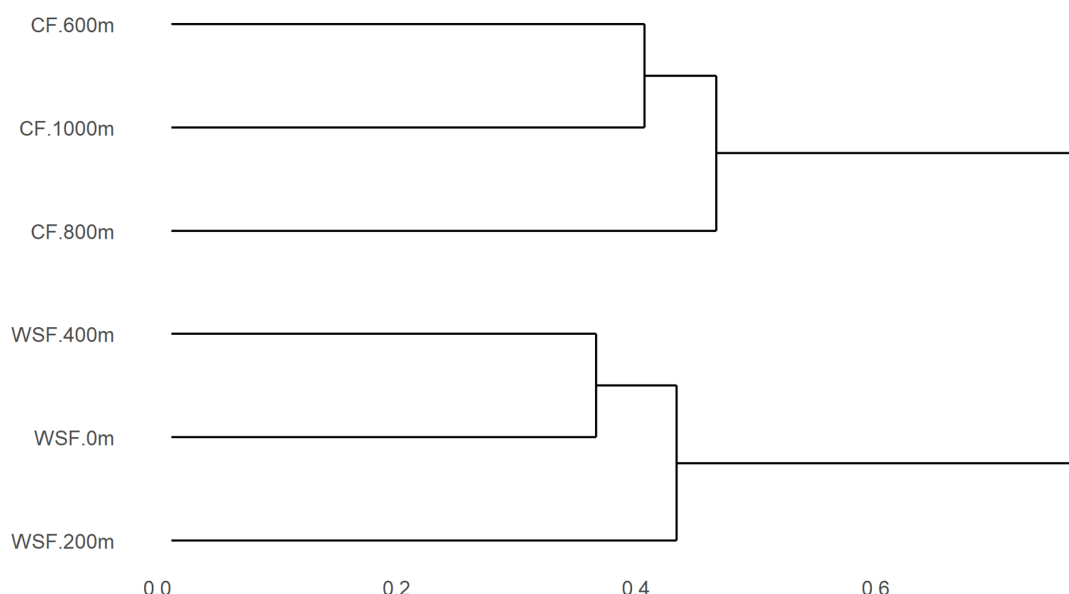


Figura 4. Dendrograma (índice de disimilaridad de Bray-Curtis) mostrando las agrupaciones entre los puntos de conteo en función de la composición de especies aves en la transición de bosque sobre arena blanca y bosque sobre arcilla en la Estación Biológica "José Álvarez Alonso", RNAM, Loreto, Perú. WSF: bosque sobre arena blanca, CF: bosque sobre arcilla.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que tanto la riqueza como la abundancia de especies de aves varían a lo largo de la transición de bosque sobre arena blanca y arcilla, observándose que las aves especialistas de suelos pobres disminuyen en riqueza y abundancia en el bosque sobre arcilla, mientras que las generalistas aumentan. Sin embargo, en el recuento total de riqueza y abundancia, únicamente se observa diferencias en la abundancia total, mientras que la riqueza no presentó relación con el tipo de hábitat. Asimismo, observamos cambios graduales en la composición de la comunidad de aves, presentándose una diferencia importante de la similitud de especies de un hábitat a otro a pesar de la corta escala de evaluación. Adicionalmente, encontramos un recambio de especies variado en la transición de hábitats, con mayores valores en los puntos ubicados en el bosque sobre arcilla en comparación con la iniciación de la transición en el bosque sobre arena.

Los bosques sobre arena blanca son conocidos por su baja diversidad de especies en comparación con otros hábitats de tierra firme (Álvarez *et al.*, 2013; Borges *et al.*, 2014; Borges *et al.*, 2015); por ejemplo, Álvarez *et al.* (2013) promediaron el número de especies registradas en 06 localidades en Amazonía oeste en Perú y encontraron que los bosques sobre arena blanca evaluados contaron con cerca de la mitad de especies (94 especies) en comparación con bosques sobre arcilla (186 especies). Asimismo, en el Parque Nacional Jaú en Brasil, Borges (2013) encuentra el mismo patrón con un menor número de especies en el bosque sobre arena (20-60 especies) comparado con bosques de tierra firme en la zona (65-80 especies). Del mismo modo, Borges *et al.* (2014) detectan que en la región de Serra do Aracá en Brasil, los bosques sobre arena blanca presentan un menor número de especies esperadas (153 especies) en comparación con otros hábitats de tierra firme (250-257 especies). Por otro lado, con nuestra investigación resaltamos que, en una transición de hábitats de bosque sobre arena y

arcilla, ambos hábitats pueden ser igualmente ricos en especies, pero con diferencias a nivel de nuestras categorías de estudio, es decir: los bosques sobre arena se mostraron más ricos en especialistas, pero menos ricos en generalistas a comparación de los bosques sobre arcilla. Por otro lado, con respecto al conteo de individuos, registramos que los puntos de conteo se diferenciaron a través de la transición, siendo el bosque sobre arena menos abundante en el recuento total de aves, al igual que en número de generalistas, pero más abundante en número de especialistas a comparación de los bosques sobre arcilla.

Durante nuestra investigación también encontramos que la comunidad de aves en la transición se agrupó, según nuestro análisis de disimilitud, en función del tipo de hábitat a pesar de la escala espacial corta. Adicionalmente, observamos que los valores más elevados del recambio de especies se dan en el bosque sobre arcilla, indicando así que los hábitats se encuentran limitando en cierto grado la presencia de algunas especies. Por ejemplo, encontramos un conjunto de 28 especies que no fueron registradas en el bosque sobre arena; del mismo modo, encontramos un conjunto de 22 especies que no fueron registradas en el bosque sobre arcilla. Entre las especies que no pasaron al bosque sobre arcilla, registramos especialistas de suelos pobres (Álvarez et al., 2013): *Herpsilochmus gentryi*, *Dixiphia pipra*, *Sciaphylax castanea*, *Attila citriniventris*, *Ramphotrigon ruficauda*, *Hemitriccus minimus*, *Notharchus ordii* y *Pernostola arenarum*. Al inicio del bosque sobre arena, el especialista *Herpsilochmus gentryi* fue la especie dominante; a partir del siguiente punto, el generalista *Thamnophilus murinus* se vuelve la especie más dominante, mientras que, al ingresar al bosque sobre arcilla, disminuye la presencia de especialistas y se observa el dominio de las generalistas como *Lepidothrix coronata*, *Myrmoborus myotherinus* y *Thamnomanes caeius*.

Estas limitaciones en la distribución de especies se relacionan con algunos factores como la composición florística del área, ya que se cono-

ce que la comunidad de aves en bosque sobre suelos pobres y ricos varía en conjunto con el ensamble de especies de plantas, relacionándose a su vez con la edafología de la zona (Pomara et al., 2012). Específicamente en la RNAM existen delimitaciones en la composición florística en relación a gradientes edáficas (Vormisto et al., 2000), observado principalmente en comparaciones no transicionales entre hábitats de suelos pobres y ricos (García-Villacorta et al., 2003; Fine et al., 2004; Fine et al., 2006; Fine et al., 2010; Pomara et al., 2012; Zarate et al., 2015).

La estructura del hábitat también es un factor predictor conocido de variaciones en la diversidad de especies (Vellend, 2001; López-Barra, 2004; Tews et al., 2004; Calderón-Patrón et al., 2012). En la RNAM los bosques sobre arena son heterogéneos en su estructura, tanto que García-Villacorta et al. (2003) los clasificaron en cinco tipos que difieren en altura del dosel, densidad de tallos, capacidad de drenaje, capa de hojarasca, además de diferentes especies dominantes. Álvarez et al. (2012) encontraron que ciertas especies de especialistas de suelos pobres prefieren parches con características específicas, como *Cnemotriccus fuscatus duidae* que fue registrado únicamente en un parche de bosque sobre arena achaparrado, con dosel de alrededor de 5 m de altura, y abundantes árboles con fustes delgados, localmente conocido como "chamizal" (García-Villacorta et al., 2003). Otra especie como la perdiz *Crypturellus duidae*, prefiere parches con abundante hojarasca y suelo con mal drenaje o "varillales húmedos" (Vásquez-Arévalo et al., 2020), o *Neopelma chrysocephalum*, un especialista que aparentemente prefiere parches extensos de bosque sobre arena blanca. Así mismo, registramos en menor abundancia otros especialistas como *Sciaphylax castanea*, *Attila citriniventris*, *Pernostola arenarum*, *Hemitriccus minimus* y *Notharchus ordii*, que son mucho más abundantes dentro de los parches más extensos de bosques sobre arena blanca dentro de la RNAM (Álvarez et al., 2012; Álvarez et al., 2013; Stevens et al., 2019).

Nuestra investigación muestra la dinámica de la diversidad y composición de especies de aves en la transición de dos tipos de hábitats de tierra firme en un área natural protegida; el enfoque de nuestra investigación podría ser adoptada para comparar la dinámica de especies entre otros escenarios de transición en el mosaico de ecosistemas que caracteriza a la RNAM (SERNANP, 2013), ya que se conoce que el intercambio de especies entre hábitats puede variar e incluso verse afectado negativamente por la degradación y fragmentación de los hábitats (Sreekar *et al.*, 2017; Socolar *et al.*, 2019).

AGRADECIMIENTO

Agradecemos al Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) por el financiamiento del presente estudio; principalmente a K. Mejía, director de la Dirección de Diversidad Biológica Terrestre (DBIO), y a F. Arévalo, responsable de la Estación Biológica "José Álvarez Alonso" (EBJAA); así mismo, a la Jefatura de la RNAM y al personal guardaparque. También agradecemos por su apoyo a J. Díaz, E. Ruelas, S. Cubas, P. Saboya, M. Ríos, D. Urquiza, J. Gaviria, I. Celis, C. Reátegui, L. Torres, G. Muñoz. Agradecemos a A. Alva, R. Zárate y J. Palacios por la información brindada para la elaboración del mapa. De igual modo, agradecemos a P. Abreu por las sugerencias y comentarios sobre los análisis y a J. Socolar por los comentarios a las primeras versiones del manuscrito. Finalmente agradecemos a Fernando Angulo y al revisor anónimo por las sugerencias.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adeney, J. M., Christensen, N. L., Vicentini, A., Cohn-Haft, M. (2016) White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48 (1): 7–23.
- Álvarez, J. A., Díaz, J. A., Shany, N. (2012) Avifauna de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto. Perú. *Cotinga*, 34: 132–152.
- Álvarez, J. A., Metz, M. R., Fine, P. V. A. (2013) Habitat Specialization by Birds in Western Amazonian White-sand Forests. *Biotropica*, 45 (3): 365–372.
- Alvarez, J. A., Whitney, B. M. (2001) A new *Zimmerius* Tyrannulet (Aves: Tyrannidae) from white sand forests of northern Amazonian Peru. *Wilson Bull*, 113 (1): 1–9.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., Walker, S. C. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw*, 67 (1): 1–48.
- Borges, S. H., Cornelius, C., Ribas, C., Almeida, R., Guilherme, E., Aleixo, A., *et al.* (2015) What is the avifauna of Amazonian white-sand vegetation? *Bird Conservation International*, 26 (2): 192–204.
- Borges, S. H., Whittaker, A., Almeida, R. A. M. (2014) Bird diversity in the Serra do Aracá region, northwestern Brazilian Amazon: preliminary check-list with considerations on biogeography and conservation. *Zool*, 31 (4): 343–360.
- Borges, S. H. (2013) Bird species distribution in a complex Amazonian landscape: species diversity, compositional variability and biotic–environmental relationships. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48 (2): 106–118.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., Zuria, I. (2012) La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83 (3): 879–891.

- Canaday, C. (1996) Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation*, 77 (1): 63–77.
- Dehling, D. M., Fritz, S. A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M. (2014) Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, 37 (11): 1047–1055.
- Díaz, A. A., Ayapi-Da-Silva, J., Ocampo-Rodríguez, M., Carrillo, H. G. (2019) Riqueza y características morfológicas de aves de sotobosque en Varillal Alto Seco de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30 (2): 709–720.
- Fine, P. V. A., Mesones, I., Coley, P. D. (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 305 (5684): 663–665.
- Fine, P. V. A., García-Villacorta, R., Pitman, N. C. A., Mesones, I., Kembel, S. W. (2010) A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Ann Missouri Bot Gard*, 97 (3): 283–305.
- Fine, P. V. A., Mesones, I., García-Villacorta, R., Miller, Z. J., Daly, D. C., Coley, P. D. (2006) Especialización edáfica en plantas de la Amazonía peruana. *Folia Amazónica*, 15 (1–2): 39–99.
- Fong, E. E. R., Herrera, R. E. P. (2014) *Diversidad de sotobosque de varillal alto seco en el Centro de Investigaciones Allpahuayo IIAP-Loreto*. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Iquitos.
- García-Villacorta, R., Ahuite-Reátegui, M., Olor-tegui-Zumaeta, M. (2003) Clasificación de bosques sobre arena blanca de la Zona Reservada Allpahuayo-Mishana. *Folia Amazónica*, 14 (1): 17–33.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2019) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis.
- Hidalgo, N. A., Ugarte, M. (2020) Loss of riparian vegetation associated with decreases in bird specialists: A case study from a subtropical desert. *Austral Ecology*, 45 (7): 1016–1024.
- Isler, M. L., Alonso, J. A., Isler, P. R., Valqui, T., Begazo, A., Whitney, B. M. (2002) Rediscovery of a Cryptic Species and Description of a New Subspecies in The *Myrmeciza Hemimelaena* Complex (Thamnophilidae) of the Neotropics. *Auk*, 119 (2): 362–378.
- Kattan, G. H., Franco, P. (2004) Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13 (5): 451–458.
- Kauffman, S., Paredes, G. A., Marquina, R. (1998) *Suelos de la zona de Iquitos. En: Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. Ed. por Kalliola, R., y Flores, S. P. Turku, Finland: University of Turku Press, 139–230.
- Laurance, S. G. W. (2004) Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecological Applications*, 14 (5): 1344–1357.
- López-Barrera, F. (2004) Estructura y función en bordes de bosques. *Revista Ecosistemas*, 13 (1): 67–77.
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W. (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42 (3): 594–598.
- Patterson, B. D., Stotz, D. F., Solari, S., Fitzpatrick, J. W., Pacheco, V. (1998) Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25 (3): 593–607.

- Pigot, A. L., Tobias, J. A., Jetz, W. (2016) Energetic Constraints on Species Coexistence in Birds. *PLoS Biology*, 14 (3): e1002407.
- Pomara, L. Y., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Young, K. R. (2012) Avian Composition Co-varies with Floristic Composition and Soil Nutrient Concentration in Amazonian Upland Forests. *Biotropica*, 44 (4): 545–553.
- Prance, G. T. (1996) Islands in Amazonia. *Philos Trans Royal Society London Serie B Biological Sciences*, 351 (1341): 823–833.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput R Found Stat Comput Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Robinson, S. K., Terborgh, J. (1997) Bird Community Dynamics along Primary Successional Gradients of an Amazonian Whitewater River. *Ornithol Monogr*, 48: 641–672.
- Rodríguez, A. M. V. (2011) *Comunidades de aves de sotobosque en bosques sobre suelo de arena blanca y suelo arcilloso, en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto-Perú*. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Iquitos.
- SERNANP (Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegida por el Estado). (2013) *Plan Maestro Reserva Nacional Allpahuayo Mishana*. Iquitos.
- Socolar, J. B., Valderrama, E. H. S., Wilcove, D. S. (2019) Overlooked biodiversity loss in tropical smallholder agriculture. *Conservation Biological*, 33 (6): 1338–1349.
- Sreekar, R., Corlett, R. T., Dayananda, S., Goodale, U. M., Kilpatrick, A., Kotagama, S. W., et al. (2017) Horizontal and vertical species turnover in tropical birds in habitats with differing land use. *Biology Letters*, 13 (5): 20170186.
- Stevens, H. C., Metz, E. M., Saboya, C. P., Díaz A., J., Bowler, M. T. (2019) Use of autonomous audio recordings for the rapid inventory of birds in the white-sand forests of the Peruvian Amazon. *Journal of Field Ornithology*, 90 (1): 70–79.
- Terborgh, J. (1977) Bird species diversity on an andean elevational gradient. *Ecology*, 58 (5): 1007–1019.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31 (1): 79–92.
- Torres-Vásquez, M. I., Díaz, J. A., Pizango, J. M. (2018) Primer registro del Águila Blanca y Negra *Spizaetus Melanoleucus* en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, al noreste de la Amazonía peruana. *Folia Amazónica*, 26 (2): 161–166.
- Vásquez-Arévalo, F. A., Zárate-Gómez, R., Socolar, J. B., Díaz-Alván, J., Pérez-Peña, P. E. (2020) First record of the gray-legged tinamou, *Crypturellus duidae*, and other poor-soil specialist birds from peatlands in the Putumayo River basin, Loreto, Peru. *Acta Amazonica*, 50 (2): 155–158.
- Vásquez, R. (1997) *Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú*. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis-USA.
- Vellend, M. (2001) Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12 (4): 545–552.
- Vormisto, J., Phillips, O. L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Vásquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, 23 (3): 349–359.
- Whitney, B. M., Alonso, J. A. (1998) A New *Herpsilochmus Antwren* (Aves: *Thamnophilidae*) from Northern Amazonian Peru and

- Adjacent Ecuador: The Role of Edaphic Heterogeneity of Terra Firme Forest. *Auk*, 115 (3): 559–576.
- Whitney, B. M., Alvarez, J. A. (2005) A new species of gnatcatcher from white-sand forests of northern Amazonian Peru with revision of the *Polioptila guianensis* complex. *Wilson Bull.*, 117 (2): 113–127.
- Zárate, G. R., Mori, V. T. J. M., Ramirez, A. F. F., Davila, D. H. P., Gallardo, G. G. P., Cohello, H. G. (2015) Updated List and identification key of 219 tree species of white sand forests of the Allpahuayo Mishana National Reserve, Loreto, Peru. *Acta Amazonica*, 45 (2): 133–156.
- Zárate, R. G., Mori, T. J. V., Valles, L. A. P. (2012) Composición florística, diversidad y estructura de los Bosques sobre arena blanca de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto, Perú. *Arnaldoa*, 19 (2): 211–224.

Conflicto de interés

Los autores declaramos que no tenemos conflicto de interés con la presente investigación y publicación.

Apéndice 1. Lista de especies de aves con el número de individuos registrados por punto de conteo en la transición de bosque sobre arena blanca (WSF, por sus siglas en inglés) y bosque sobre arcilla (CF, por sus siglas en inglés) en la Estación Biológica “José Álvarez Alonso”, RNAM, Loreto, Perú. *: aves especialistas de suelos pobres de acuerdo con Álvarez *et al.* (2013).

| Nombre científico | Número de individuos por punto de conteo | | | | | |
|----------------------------------|------------------------------------------|-----------|-----------|----------------------|----------|-----------|
| | Bosque sobre arena blanca | | | Bosque sobre arcilla | | |
| | WSF.0m | WSF. 200m | WSF. 400m | CF. 600m | CF. 800m | CF. 1000m |
| Orden TINAMIFORMES | | | | | | |
| Familia TINAMIDAE | | | | | | |
| <i>Tinamus guttatus</i> | | | | 1 | | 1 |
| <i>Crypturellus cinereus</i> | 2 | 1 | 1 | 6 | 3 | 10 |
| <i>Crypturellus soui</i> | | | | | 2 | |
| <i>Crypturellus variegatus</i> | | | 1 | 1 | 2 | |
| Orden GALLIFORMES | | | | | | |
| Familia CRACIDAE | | | | | | |
| <i>Ortalis guttata</i> | 5 | | 4 | 2 | 12 | 5 |
| Orden CUCULIFORMES | | | | | | |
| Familia CUCULIDAE | | | | | | |
| <i>Dromococcyx phasianellus</i> | | | | | | 1 |
| <i>Piaya cayana</i> | | | | 1 | | 1 |
| Orden COLUMBIFORMES | | | | | | |
| Familia COLUMBIDAE | | | | | | |
| <i>Patagioenas plumbea</i> | | 1 | | 2 | | |
| <i>Geotrygon montana</i> | | | | | | 1 |
| <i>Leptotila rufaxila</i> | | | | 1 | | |
| Orden APODIFORMES | | | | | | |
| Familia TROCHILIDAE | | | | | | |
| <i>Phaethornis bourcierii</i> | | 15 | | | | |
| <i>Phaethornis malaris</i> | 4 | 3 | 2 | 3 | 1 | 4 |
| <i>Campylopterus largipennis</i> | | 1 | | | | 1 |
| Orden TROGONIFORMES | | | | | | |
| Familia TROGONIDAE | | | | | | |
| <i>Trogon viridis</i> | | 1 | | | | 1 |
| <i>Trogon ramonianus</i> | | | 1 | | | |
| Orden CORACIIFORMES | | | | | | |
| Familia MOMOTIDAE | | | | | | |
| <i>Electron platyrhynchum</i> | | | | 6 | | |
| <i>Baryphthengus martii</i> | | | | 1 | | |
| <i>Momotus momota</i> | 5 | 2 | 3 | 7 | 6 | 5 |
| Orden GALBULIFORMES | | | | | | |
| Familia GALBULIDAE | | | | | | |
| <i>Galbula albirostris</i> | | 1 | | | | |
| <i>Galbula cyanescens</i> | | 1 | | | | |
| Familia BUCCONIDAE | | | | | | |
| <i>Notharchus hyperrhynchus</i> | 5 | | | | | |
| <i>Notharchus ordii</i> * | | 3 | | | | |

| Nombre científico | Número de individuos por punto de conteo | | | | | |
|----------------------------------|------------------------------------------|-----------|-----------|----------------------|----------|-----------|
| | Bosque sobre arena blanca | | | Bosque sobre arcilla | | |
| | WSF.0m | WSF. 200m | WSF. 400m | CF. 600m | CF. 800m | CF. 1000m |
| Orden PICIFORMES | | | | | | |
| Familia CAPITONIDAE | | | | | | |
| <i>Capito auratus</i> | 12 | 9 | 12 | 16 | 17 | 11 |
| Familia RAMPHASTIDAE | | | | | | |
| <i>Ramphastos tucanus</i> | 1 | | 3 | 4 | 5 | 1 |
| <i>Ramphastos vitellinus</i> | | | | 2 | | |
| <i>Selenidera reinwardtii</i> | 2 | 2 | 2 | 6 | 5 | 3 |
| Familia PICIDAE | | | | | | |
| <i>Melanerpes cruentatus</i> | | | | | 1 | |
| <i>Veniliornis affinis</i> | | 1 | | | | |
| <i>Campephilus melanoleucos</i> | | | | | | 1 |
| <i>Celeus grammicus</i> | 6 | 5 | 5 | 4 | 4 | 6 |
| <i>Celeus flavus</i> | | 1 | | | | 1 |
| <i>Celeus elegans</i> | | 1 | 1 | 2 | | 1 |
| <i>Piculus chrysocloros</i> | | 2 | | | | |
| Orden FALCONIFORMES | | | | | | |
| Familia FALCONIDAE | | | | | | |
| <i>Herpetotheres cachinnans</i> | | | | 1 | | |
| <i>Daptrius ater</i> | | | | | 1 | |
| Orden PSITTACIFORMES | | | | | | |
| Familia PSITTACIDAE | | | | | | |
| <i>Pionites melanocephalus</i> | | 4 | 1 | 3 | | |
| <i>Pyrrhura melanura</i> | | | | | | 1 |
| Orden PASSERIFORMES | | | | | | |
| Familia THAMNOPHILIDAE | | | | | | |
| <i>Thamnophilus murinus</i> | 20 | 11 | 12 | 11 | 7 | 15 |
| <i>Thamnophilus schistaceus</i> | | | | 1 | 1 | 1 |
| <i>Thamnomanes ardesiacus</i> | | | 4 | 7 | 1 | 14 |
| <i>Thamnomanes caesioides</i> | 2 | 4 | 4 | 14 | 3 | 25 |
| <i>Megascictus margaritatus*</i> | 7 | 6 | 4 | 5 | 1 | 1 |
| <i>Isleria huxwelli</i> | 4 | 4 | 3 | 7 | 3 | 4 |
| <i>Pygiptila stellaris</i> | | | | 2 | | 3 |
| <i>Myrmotherula brachyura</i> | | | | | | 2 |
| <i>Myrmotherula axillaris</i> | 1 | 3 | 3 | 3 | | 17 |
| <i>Myrmotherula menetriesii</i> | 1 | 3 | 1 | 2 | 3 | 9 |
| <i>Herpsilochmus gentryi*</i> | 24 | 24 | 8 | | | |
| <i>Hypocnemis peruviana</i> | 2 | 1 | | 1 | 3 | |
| <i>Hypocnemis hypoxantha*</i> | | 1 | | | | 2 |
| <i>Cercomacra cinerascens</i> | | 1 | 3 | 3 | 2 | 3 |
| <i>Myrmoborus myotherinus</i> | 7 | 11 | 4 | 15 | 19 | 18 |
| <i>Pernostola arenarum*</i> | | 1 | | | | |
| <i>Myrmelastes leucostigma</i> | | | | | | 1 |
| <i>Sciaphylax castanea*</i> | 6 | 14 | 2 | | | |
| <i>Hafferia fortis</i> | | 3 | | 3 | 5 | 2 |

| Nombre científico | Número de individuos por punto de conteo | | | | | |
|-----------------------------------|------------------------------------------|-----------|-----------|----------------------|----------|-----------|
| | Bosque sobre arena blanca | | | Bosque sobre arcilla | | |
| | WSF.0m | WSF. 200m | WSF. 400m | CF. 600m | CF. 800m | CF. 1000m |
| <i>Pithys albifrons</i> | | 1 | | 2 | | 1 |
| <i>Gymnopathys leucaspis</i> | | | | 6 | | |
| <i>Rhegmatorhina melanosticta</i> | | | | 4 | | |
| <i>Willisornis poecilinotus</i> | 1 | 5 | 1 | 5 | 3 | 4 |
| Familia CONOPOPHAGIDAE | | | | | | |
| <i>Conopophaga peruviana</i> | 1 | 2 | | | | |
| Familia RHINOCRYPTIDA | | | | | | |
| <i>Liosceles thoracicus</i> | 1 | | | | | |
| Familia FORMARIDAE | | | | | | |
| <i>Formicarius colma</i> | | | | 1 | | |
| Familia FURNARIIDAE | | | | | | |
| <i>Dendrocincla merula</i> | | | | 1 | | |
| <i>Glyphorhynchus spirurus</i> | 8 | 12 | 9 | 9 | 12 | 16 |
| <i>Xiphorhynchus elegans</i> | 2 | 1 | 1 | 3 | 1 | 4 |
| <i>Xiphorhynchus guttatus</i> | | | 1 | 2 | 2 | 8 |
| <i>Lepidocolaptes duidae*</i> | 1 | 1 | | | 1 | |
| <i>Xenops minutus</i> | | 1 | | | | |
| <i>Ancystrops strigilatus</i> | 1 | 2 | | | 1 | |
| <i>Synallaxis rutilans</i> | 1 | | | | | |
| Familia TYRANNIDAE | | | | | | |
| <i>Tyrannulus elatus</i> | 3 | 8 | 3 | 1 | 2 | 4 |
| <i>Myiopagis gaimardii</i> | 1 | | | | | |
| <i>Myiopagis caniceps</i> | | 2 | | | | |
| <i>Zimmerius gracilipes</i> | 1 | 2 | 1 | | | 2 |
| <i>Camptostoma obsoletum</i> | 6 | 1 | | | | 2 |
| <i>Mionectes oleagineus</i> | | | | | | 2 |
| <i>Myiornis ecaudatus</i> | 5 | 3 | 5 | 2 | | |
| <i>Lophotriccus vitiosus</i> | 1 | 1 | | | 1 | |
| <i>Hemitriccus minimus*</i> | 1 | 2 | | | | |
| <i>Todirostrum maculatum</i> | | | | | 1 | |
| <i>Tolmomyias poliocephalus</i> | 3 | 3 | 2 | 1 | | 2 |
| <i>Tolmomyias flaviventris</i> | 3 | 6 | 5 | 3 | 10 | 4 |
| <i>Rhytipterna simplex</i> | | 1 | | | | |
| <i>Ramphotrigon ruficauda*</i> | 5 | 3 | | | | |
| <i>Attila citriniventris*</i> | 3 | 3 | 1 | | | |
| <i>Attila spadiceus</i> | 9 | 6 | 3 | 7 | 5 | 11 |
| Familia COTINGIDAE | | | | | | |
| <i>Querula purpurata</i> | | | | 2 | 7 | 2 |
| Familia PIPRIDAE | | | | | | |
| <i>Tyranneutes stolzmanni</i> | | | | 1 | 1 | |
| <i>Lepidothrix coronata</i> | 1 | 1 | | 29 | 12 | 1 |
| <i>Machaeropterus striolatus</i> | 1 | | 1 | | | |
| <i>Dixiphia pipra*</i> | 7 | 23 | 6 | | | |
| <i>Ceratopipra erythrocephala</i> | 6 | | 2 | 6 | 17 | 5 |

| Nombre científico | Número de individuos por punto de conteo | | | | | |
|-----------------------------------|------------------------------------------|--------------|--------------|----------------------|-------------|--------------|
| | Bosque sobre arena blanca | | | Bosque sobre arcilla | | |
| | WSF.0m | WSF. 200m | WSF. 400m | CF. 600m | CF. 800m | CF. 1000m |
| Familia TITYRIDAE | | | | | | |
| <i>Pachyramphus polychopterus</i> | 1 | | | 1 | | 2 |
| <i>Pachyramphus minor</i> | | | | | 1 | |
| Familia VIREONIDAE | | | | | | |
| <i>Tunchiornis ochraceiceps</i> | | | | | | 3 |
| <i>Pachysylvia hypoxantha</i> | 2 | 3 | 5 | | | 1 |
| Familia TROGLODYTIDAE | | | | | | |
| <i>Microcerculus marginatus</i> | 5 | 3 | 3 | 5 | 1 | 2 |
| <i>Campylorhynchus turdinus</i> | | | 1 | | 2 | 1 |
| <i>Pheugopedius coraya</i> | 3 | | 1 | 3 | 12 | 6 |
| Familia FRINGILLIDAE | | | | | | |
| <i>Euphonia lanirostris</i> | | | 1 | 1 | | |
| Familia ICTERIDAE | | | | | | |
| <i>Psarocolius angustifrons</i> | | | 2 | 5 | 3 | |
| <i>Cacicus cela</i> | | | 3 | | 8 | |
| Familia THRAUPIDAE | | | | | | |
| <i>Saltator grossus</i> | | | 1 | 2 | 3 | 1 |

