

**IMPACTOS DEL CAMBIO EN LOS USOS DEL SUELO SOBRE GRUPOS
FUNCIONALES DE AVES EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA: PROPUESTA DE
INDICADORES DE VULNERABILIDAD BASADOS EN DIVERSIDAD FUNCIONAL**



VÍCTOR JULIO RINCÓN-PARRA

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito para obtener el título de

BIOLOGO

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA DE BOGOTÁ

FACULTAD DE CIENCIAS

BOGOTÁ D.C. - COLOMBIA 2018

**IMPACTOS DEL CAMBIO EN LOS USOS DEL SUELO SOBRE GRUPOS
FUNCIONALES DE AVES EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA: PROPUESTA DE
INDICADORES DE VULNERABILIDAD BASADOS EN DIVERSIDAD FUNCIONAL**



VÍCTOR JULIO RINCÓN-PARRA

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito para obtener el título de

BIOLOGO

APROBADO

Concepción Puerta Bula, PhD

Decana Académica

Facultad de Ciencias

Jorge Hernán Jácome Reyes, PhD

Director Programa Académico

Carrera de Biología

**IMPACTOS DEL CAMBIO EN LOS USOS DEL SUELO SOBRE GRUPOS
FUNCIONALES DE AVES EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA: PROPUESTA DE
INDICADORES DE VULNERABILIDAD BASADOS EN DIVERSIDAD FUNCIONAL**



VÍCTOR JULIO RINCÓN-PARRA

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito para obtener el título de

BIOLOGO

APROBADO

María Angela Echeverry, PhD

Directora

Silvia J. Álvarez, PhD

Codirectora

Oscar Laverde, PhD

Jurado

Nota de advertencia: Artículo 23 de la Resolución No. 13 de julio de 1946.

"La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque la tesis no contenga ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la Verdad y la Justicia".

RESUMEN

Los cambios en los usos del suelo son uno de los principales impulsores de pérdida de diversidad biológica. La respuesta de la diversidad a estos cambios está determinada por su diversidad de rasgos, y su estudio permite comprender el funcionamiento de los ecosistemas. Este estudio evaluó la respuesta de grupos funcionales de aves a cambios en los usos del suelo de coberturas naturales por agrícolas, con el fin de aportar a una mayor comprensión y capacidad de predicción del impacto de cambios en el uso del suelo sobre la diversidad biológica. Se recopilaron y midieron 13 rasgos morfométricos y de historia de vida de 364 especies registradas en bosques, sabanas, cultivos de arroz y palma de aceite, y pasturas en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta, y el Anfibioma Arauca – Casanare en la Orinoquia colombiana. Mediante sucesivas repeticiones de análisis Random Forest se identificaron los rasgos que potencialmente influyen en la respuesta de las especies en los diferentes cambios de uso evaluados, y a partir de la influencia de cada rasgo, por medio de análisis de agrupamientos jerárquicos se relacionaron grupos funcionales de respuesta. Los grupos funcionales variaron en su respuesta a los cambios entre coberturas y uso, de forma que algunos grupos estuvieron representados en menor o mayor proporción en coberturas de uso agrícola que en coberturas naturales. Cultivo de arroz, seguidas de pasturas de ganadería presentaron el mayor impacto sobre grupos funcionales de aves en bosque en los dos biomas evaluados. En el Anfibioma Arauca - Casanare, cultivos de arroz, seguidos de cultivos de palma presentaron el mayor impacto sobre los grupos funcionales de aves de sabanas. Los análisis realizados se proponen como una herramienta para priorizar rasgos funcionales de respuesta como indicadores de vulnerabilidad que abarcan varios grupos funcionales.

1. INTRODUCCIÓN

La pérdida y degradación de hábitat naturales producto de cambios en los usos del suelo es uno de los principales impulsores de pérdida de diversidad biológica (Sala et al. 2000; Foley et al. 2005; Millenium Ecosystem Assessment 2005). Se estima, que la conversión de hábitats naturales por cambio los uso del suelo variará entre 13% y 20% entre 1970 y 2050, lo que conducirá a la disminución poblacional de varios taxones, y en algunos casos a extirpaciones y extinciones (Millenium Ecosystem Assessment 2005).

Las aves en general responden rápida y marcadamente a los cambios ambientales (Gregory et al. 2018), por lo que el estudio de su vulnerabilidad como indicador de respuesta a amenazas como el cambio en los usos del suelo es útil en el desarrollo de aproximaciones metodológicas para el estudio y monitoreo de la diversidad biológica (Koskimies 1989; Temple & Wiens 1989; Vandewalle et al. 2010). Los impactos antrópicos sobre la diversidad biológica son en general clasificados mediante el uso de indicadores taxonómicos tradicionales como riqueza y diversidad de especies, sin embargo, estos no consideran las características de las especies, considerándolas así como equivalentes ecológicos en cuanto a sus probabilidades de supervivencia (Chave 2004; Magurran 2004; De Souza et al. 2013; Luck et al. 2013; Córdova-Tapia & Zambrano 2015).

Frente a esta perspectiva, surge el enfoque de la diversidad funcional, que a diferencia de los indicadores taxonómicos tradicionales, le da un valor particular a cada especie mediante el entendimiento y análisis de las diferencias del rango, abundancia relativa y valor de atributos de sus rasgos funcionales en su interacción con la dinámica del ecosistema (Díaz & Cabido 2001; Tilman 2001a; Petchey et al. 2004; Díaz et al. 2007; Kattge et al. 2011; Córdova-Tapia & Zambrano 2015). Estos rasgos funcionales, son características morfológicas, fisiológicas, fenológicas o comportamentales que pueden ser medidos o clasificados en un individuo y que están relacionados con sus funciones en procesos ecológicos, interacciones biológicas y/o respuestas a presiones ambientales (Díaz & Cabido 2001; Martín López et al. 2007; Violle et al. 2007; Harrington et al. 2010; Luck et al. 2012; De Souza et al. 2013). A su vez, los rasgos funcionales se dividen en rasgos de respuesta y efecto; los de respuesta reflejan la respuesta de los organismos a los cambios ambientales, y los de efecto determinan el efecto de las especies sobre el funcionamiento del ecosistema y sus servicios ecosistémicos (Lavorel & Garnier 2002; Harrington et al. 2010; Luck et al. 2012).

La Orinoquía Colombiana es un territorio de gran diversidad biológica y ecosistémica que abarca aproximadamente 17 millones de hectáreas y está dividida en cuatro tipos generales de biomas: Pedobioma del zonobioma húmedo tropical, Zonobioma húmedo tropical, Orobioma del zonobioma húmedo tropical, y Zonoecotono del zonobioma húmedo tropical y pedobioma (Romero Ruíz et al. 2004). Esta heterogeneidad ambiental, posiciona la región como una de las de mayor riqueza de aves en Colombia con registros de 761 especies, de las cuales 14 son endémicas de la Orinoquía colombo-venezolana (Acevedo-Charry et al. 2014). El piedemonte Orinocense del Zonobioma húmedo tropical y el Anfibioma de Arauca-Casanare del Pedobioma del zonobioma húmedo tropical sustentan una alta riqueza de especies de aves que representan el 54.4% y 69.4% respectivamente de las especies de aves en la Orinoquía colombiana (Acevedo-Charry et al. 2014).

En esta investigación se identificaron los rasgos funcionales de respuesta que influyen en la vulnerabilidad de las aves frente a cambios en los usos del suelo de coberturas naturales por antrópicas mediante el análisis de grupos funcionales en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta y el Anfibioma de Arauca-Casanare. Generando así, una herramienta que estima la vulnerabilidad de los grupos funcionales a las perturbaciones ambientales en base a rasgos funcionales de respuesta.

2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La principal transformación de los ecosistemas naturales de la Orinoquía colombiana ha sido conversión a pastoreo extensivo para ganadería, y la introducción de pastos exóticos (Romero Ruíz et al. 2004). Sus áreas agrícolas representan aproximadamente el 5.5% del total de hectáreas con vocación agrícola de Colombia, y en los últimos años han tenido un continuo y extensivo crecimiento producto del remplazo de vegetación nativa por cultivos fomentados por la ampliación de la frontera agrícola como iniciativa del gobierno colombiano (Departamento Nacional de Planeación 2017, WWF-Colombia 2017). El piedemonte Orinocense del Zonobioma húmedo tropical, y el Anfibioma de Arauca-Casanare se proyectan como una oportunidad de crecimiento para Colombia si se materializa un escenario de sostenibilidad entre el medio ambiente, la agroindustria y el sector minero energético (Departamento Nacional de Planeación 2015, WWF-Colombia 2017).

Así pues, la proyección de desarrollo agroindustrial en la zona genera preocupaciones frente a la vulnerabilidad de la diversidad biológica de la región. Por lo tanto, es relevante adelantar acciones de planeación que disminuyan y prevengan daños sobre la diversidad biológica. Sin embargo, en general las acciones de conservación se dirigen hacia las amenazas, y no hacia el riesgo intrínseco de la diversidad biológica que refleja su vulnerabilidad. Por ello, es importante adelantar acciones de conservación que tengan en cuenta la vulnerabilidad y amenazas de la diversidad biológica en el desarrollo de herramientas de planeación que predigan su impacto frente a perturbaciones antropicas, y como mitigarlo.

Por esto, comprender cuáles rasgos funcionales de respuesta influyen en la vulnerabilidad de los grupos funcionales de aves frente a cambios en los usos del suelo de coberturas naturales por antropicas en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta y el Anfibioma de Arauca-Casanare, genera una herramienta que permite comprender el impacto de perturbaciones antropicas sobre la diversidad biológica, examinar los factores que modulan ese impacto, y predecir su respuesta a similares perturbaciones.

3. MARCO TEÓRICO

La diversidad funcional estudia la diversidad biológica en base a las características de las especies, y como estas influyen en su supervivencia y procesos relacionados con el funcionamiento del ecosistema (Díaz & Cabido 2001; Tilman 2001b; Hooper D. U. et al. 2002; Petchey et al. 2004; Violle et al. 2007). Los estudios en diversidad funcional en general buscan resolver objetivos principales: i) identificar los efectos de las especies en las propiedades de los ecosistemas mediante el análisis de grupos funcionales de rasgos de efecto, y ii) comprender la respuesta de las especies a los cambios ambientales mediante el análisis de grupos funcionales de rasgos de respuesta (Hooper D. U. et al. 2002; Lavorel & Garnier 2002; Naeem & Wright 2003). Estos grupos funcionales son agrupaciones de organismos emparentados filogenéticamente dentro de una comunidad, con respuestas y efectos similares en su interacción con el ecosistema (Jaksi 1981; Fauth et al. 1996; Tilman 2001a; Ricklefs 2008; Stroud et al. 2015), y su estudio tiene como base fundamental la recopilación de múltiples rasgos individuales y la evaluación de sus efectos en los procesos del ecosistema, y en las respuestas de las diferentes especies a gradientes ambientales (Díaz & Cabido 2001; Hooper D. U. et al. 2002; Luck et al. 2012). Así, la identificación de grupos

funcionales permite comprender los roles de las especies en las propiedades del ecosistema, y predecir cómo las comunidades y las propiedades del ecosistema responden frente a perturbaciones ambientales (Díaz & Cabido 2001; Hooper D. U. et al. 2002; Luck et al. 2012).

El uso de la diversidad funcional como herramienta de análisis de impacto ambiental en conservación biológica se ha desarrollado principalmente en plantas (de Bello et al. 2010; Blaum et al. 2011; Freitas & Mantovani 2017), dado que como productores primarios, sus respuestas y efectos influyen en las interacciones de todos los niveles tróficos, influenciando directamente la dinámica y servicios de los ecosistemas (Crutsinger et al. 2006; de Bello et al. 2010; Kattge et al. 2011; Mouillot et al. 2011). En animales, los estudios que utilizan diversidad funcional de manera explícita como herramienta de análisis de impacto ambiental son más escasos (de Bello et al. 2010; Freitas & Mantovani 2017), al parecer por la dificultad en la selección, medición y evaluación de la funcionalidad de rasgos y grupos funcionales (Wright et al. 2006; Luck et al. 2012; Ortiz & Moreno 2017). Aunque, algunos estudios contemplan ciertos parámetros funcionales de manera superficial, por ejemplo, si bien el estudio de gremios locales y ensamblajes aborda rasgos funcionales como dieta o estrategias de forrajeo (Root 1962; Luck et al. 2012), no son grupos funcionales per se, dado que su clasificación implica rasgos estrictamente relacionados con la competencia por explotación del mismo recurso (Fauth et al. 1996; Blondel 2003). Del mismo modo, estudios en ecomorfología que analizan rasgos funcionales como características morfológicas en la adaptabilidad de los organismos en su interacción con el ecosistema (Leisler & Winkler 1985; Bock 1990), difieren de ser grupos funcionales per se al no contemplar rasgos funcionales comportamentales (Harrington et al. 2010; Luck et al. 2012); y estudios en diversidad fenotípica, difieren de ser grupos funcionales per se al contemplar rasgos del fenotipo que no influyen directamente en las interacciones de respuesta y efectos del individuo con la dinámica del ecosistema (Tilman 2001b; Petchey & Gaston 2006; De Souza et al. 2013).

A pesar de esto, las aves parecen ser el modelo más apropiado para estudios de diversidad funcional en vertebrados, dada su relativa facilidad de métodos censales y medición de rasgos en comparación con otros grupos taxonómicos (Vandewalle et al. 2010; Ortiz & Moreno 2017). Además, son un modelo práctico para la evaluación de rasgos funcionales, ya que en general responden rápidamente a los cambios ambientales (Gregory et al. 2018), y hay evidencia de que su desaparición modifica las propiedades de los ecosistemas (Sekercioglu 2006). Se han realizado

metaanálisis a escala global que evalúan el impacto de intervenciones antrópicas sobre comunidades de aves desde la perspectiva de la diversidad funcional (Flynn et al. 2009; Newbold et al. 2013; Bregman et al. 2014), que muestran como las intervenciones antrópicas disminuyen la diversidad de rasgos funcionales de las comunidades de aves en zonas tropicales, reflejando la vulnerabilidad de especies con características particulares, y como esto afecta la provisión de servicios ecosistémicos. Esta vulnerabilidad hace referencia a la predisposición de las especies a ser afectadas por amenazas como factores extrínsecos, en función de sus rasgos como factores intrínsecos, que modulan su sensibilidad y adaptabilidad al cambio (Foden et al. 2013; Pacifici et al. 2015). En ese sentido, los rasgos funcionales de las especies son considerados como factores intrínsecos que modulan su vulnerabilidad, y los cambios en los usos del suelo factores extrínsecos de amenaza, direccionando en conjunto la probabilidad de riesgo de supervivencia al cambio.

Colombia es el país con mayor riqueza de aves en el mundo (BirdLife-International 2018), y a su vez, contempla una alta heterogeneidad ambiental que promueve potencialmente una alta diversidad de rasgos funcionales, sin embargo, la diversidad funcional en comunidades de aves en Colombia ha sido poco estudiada (Lopez Ordoñez et al. 2016). No obstante, se han realizado estudios que evalúan la vulnerabilidad de las especies a perturbaciones antrópicas en función de sus rasgos funcionales (Renjifo 1999; Gilroy et al. 2014; Prescott et al. 2016; López-Ricaurte et al. 2017; Moreno Mojica 2017), que describen como las características particulares de los grupos funcionales determinan su vulnerabilidad a perturbaciones antrópicas.

En la Orinoquia colombiana se han realizado estudios que evalúan las respuestas de las comunidades de aves a cambios en los usos del suelo, en base a sus rasgos funcionales. En el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta, McKay (1980) describió qué rasgos funcionales como la escogencia del sitio de ubicación del nido y el estatus migratorio, influyen en la vulnerabilidad de las aves al cambio en el uso del suelo de bosques por cultivos de arroz y pastizales para ganadería. Prescott et al., (2016) realizaron un análisis de diversidad funcional de aves en bosques, pasturas para ganadería y cultivos de palma de aceite en el Anfibioma de Arauca-Casanare, cuyos resultados muestran que los bosques tienen mayores índices de diversidad y riqueza funcional que los otros usos del suelo, y que los rasgos funcionales de masa corporal, estrato de forrajeo y dieta influyen en la vulnerabilidad de las especies al cambio de uso de suelo de bosques por pasturas para ganadería. Por el contrario, los cultivos de palma de aceite presentaron

menores índices de diversidad y riqueza funcional que los otros usos del suelo, pero no se encontraron rasgos funcionales que explicaran la respuesta de las especies a esta perturbación. Y, López-Ricaurte et al., (2017) analizaron el impacto del remplazo de sabanas naturales por cultivos de palma de aceite sobre las comunidades de aves, a partir de un conjunto de datos tomados en el Anfibioma de Arauca-Casanare y el Peinobioma de sabanas altas (ver Romero Ruíz et al., 2004), cuyos resultados indican que los rasgos funcionales de estrato de forrajeo, dieta, y estatus migratorio influyen en la vulnerabilidad de las especies al cambio de uso de suelo de sabanas naturales por cultivos de palma de aceite.

4. OBJETIVOS

4.1 General

- Identificar los rasgos relacionados con la vulnerabilidad de grupos funcionales de aves frente a cambios de coberturas naturales por antrópicas en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta y el Anfibioma Arauca - Casanare, como apoyo para la elaboración de una herramienta que permita comprender y predecir el impacto de perturbaciones antrópicas sobre grupos funcionales de aves.

4.2 Específicos

- Determinar la composición de las comunidades de aves en diferentes usos del suelo en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta y el Anfibioma Arauca - Casanare.
- Evaluar la influencia de diferentes rasgos funcionales en la vulnerabilidad de grupos funcionales de aves al cambio en los usos del suelo de coberturas naturales por antrópicas.
- Describir el papel de los rasgos funcionales como apoyo en la elaboración de una herramienta que permita comprender y predecir los efectos de cambios en los usos del suelo sobre las aves.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación fue realizada en el marco del proyecto “Alianza por la Ciencia para la Naturaleza y las Personas en la Orinoquia” SNAPP Orinoquia, desarrollado por Wildlife Conservation Society

– Colombia WCS, el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), y The Nature Conservancy (TNC), que pretende entender los impactos de los cambios en los usos del suelo derivados del desarrollo agroindustrial en la Orinoquía y sus consecuencias sobre la biodiversidad, y, apoyar la agenda de planificación de la región, mediante el desarrollo de herramientas de planeación que aporten en la toma de decisiones.

5.1 Área de estudio

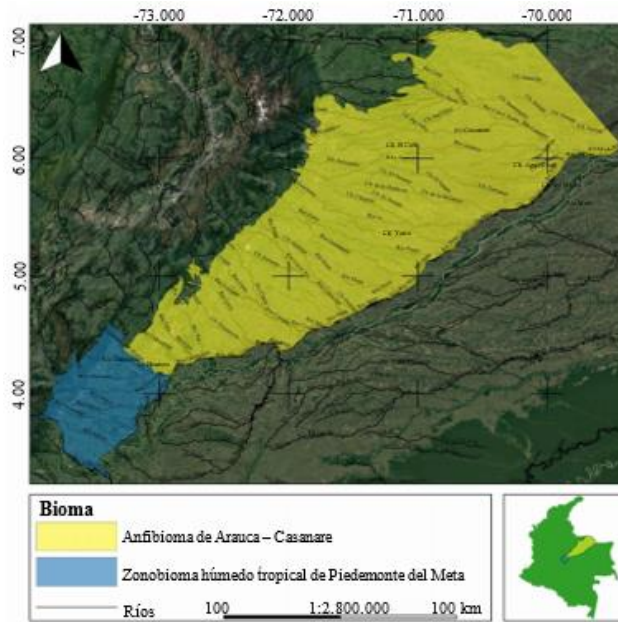


Figura 1. Area de estudio: Anfibioma de Arauca – Casanare y Zonobioma humedo tropical del piedemonte del Meta en la Orinoquía colombiana.

El área de estudio comprende los biomas del Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta (perteneciente al piedemonte Orinocense del zonobioma húmedo tropical), y el Anfibioma de Arauca-Casanare (perteneciente al Pedobioma del zonobioma húmedo tropical) en la Orinoquia colombiana (Figura 1). El Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta está localizado entre las estribaciones de la cordillera oriental de los andes a 1100 msnm al occidente, el río Guacavía al Norte, el río Metica al oriente y el río Ariari a sur (Figura 1) (Romero Ruíz et al. 2004); presenta precipitaciones anuales de entre 2200 mm a 5500mm, temperatura promedio anual de 25°C, épocas de invierno de 8 meses y épocas secas de cuatro meses (CORPOICA, 2001). El Anfibioma de Arauca-Casanare está localizado entre las estribaciones del piedemonte Arauca-Casanare en la cordillera oriental a 400 msnm al occidente, el río Arauca al norte, y el Río Meta al

Suroriente (Figura 1) (Romero Ruíz et al. 2004); presenta precipitaciones anuales de entre 2200 mm a 2500mm, temperatura promedio anual de entre 27 y 30°C; épocas de invierno de ocho meses y épocas secas de cuatro meses (CORPOICA, 2001).

5.1 Datos de ocurrencia

Los datos de ocurrencia de especies de aves utilizados en esta investigación provienen de conjuntos de datos de inventarios de aves independientes realizados en el Zonobioma húmedo tropical del Piedemonte del Meta y el Anfibioma de Arauca-Casanare en la Orinoquia Colombiana (Figura 1). La lista de datos de ocurrencia se generó a partir de la búsqueda en bases de información en línea, colecciones biológicas, publicaciones arbitradas, y contacto con organizaciones que contaran con información de fecha, localidad, coordenadas, y cobertura para cada especie registrada en estudios de avifauna en la región. Se seleccionaron los registros documentados a nivel de especie en cambios de uso de suelo de coberturas naturales de bosques por coberturas antrópicas de cultivos de arroz, cultivos de palma de aceite, y pasturas para ganadería en el Zonobioma húmedo tropical del Piedemonte del Meta; y de coberturas naturales de bosques, sabanas naturales por coberturas antrópicas de cultivos de arroz, cultivos de palma de aceite, y pasturas para ganadería en el Anfibioma de Arauca-Casanare.

La base de datos consultada fue el Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia SiB Colombia (SiB Colombia 2018), donde se recopilaron registros de inventarios (Ramírez et al. 2012; Zamudio et al. 2013; Eusse Gonzales et al. 2014; Trujillo et al. 2015; Vieira et al. 2015; Barrera Zambrano 2017), y registros de colecciones biológicas (Borja-Acosta & Medina Uribe 2012; Echeverry-Galvis & Forero Fuentes 2015; Stiles et al. 2016) de aves en la región. Los datos de publicaciones arbitradas provienen de los trabajos de Prescott et al., (2016) y López-Ricaurte et al., (2017) quienes realizaron inventarios de aves en estudios de análisis en diversidad funcional en diferentes usos de suelo en la región. Los datos de organizaciones incluidos en el listado provienen del “Proyecto Conocimiento Biodiversidad Sabanas y Piedemonte” de La Palmita Centro de investigación. La veracidad de los registros de especies según su distribución fue verificada a partir de la revisión de los registros de las aves de la Orinoquia colombiana (Acevedo-Charry et al. 2014), y la taxonomía de las especies fue verificada y actualizada según el South American Classification Committee (South American Classification Committee 2018).

Tabla 1. Rasgos funcionales potencialmente influyentes en las relaciones entre las aves y su entorno

Rasgo	Justificación	Categorías	Lineamiento
AP	Relacionado con la manipulación y la fuerza de mordida (Willson 1971; Herrel et al. 2005; Tellería et al. 2013). Influye en el tipo de alimento consumido, la estrategia de forrajeo y el hábitat de preferencia (Luck et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).	Cuantitativo (mm)	Línea perpendicular al eje longitudinal del pico, entre el culmen y la parte inferior de la mandíbula (Lopez Ordoñez et al. 2016).
AnPC	Relacionado con la manipulación y el tamaño de los alimentos consumidos (Willson 1971; Tellería et al. 2013; Lopez Ordoñez et al. 2016). Influye en el tipo de alimento consumido, la estrategia de forrajeo y el hábitat de preferencia (Luck et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).	Cuantitativo (mm)	Longitud entre las comisuras localizadas entre la base de la maxila y la mandíbula (Lopez Ordoñez et al. 2016).
CA	Relacionado con la eficacia del vuelo (Edwards et al. 2013; Tellería et al. 2013). Influye en la capacidad de dispersión, maniobras de vuelo, estrategias de forrajeo y evitación de la depredación (Swaddle & Lockwood 1998; Claramunt et al. 2012; Luck et al. 2012).	Cuantitativo (mm)	Longitud entre el carpo y la punta pluma primaria más larga (Lopez Ordoñez et al. 2016).
LC	Relacionado con la maniobrabilidad, estabilidad, elevación y resistencia del cuerpo en el vuelo. (Thomas 1993; Tellería et al. 2013). Influye en la capacidad de dispersión y maniobras de vuelo (Tellería et al. 2013; Lopez Ordoñez et al. 2016)	Cuantitativo (mm)	Longitud de la rectriz más larga en vista dorsal desde el centro del individuo y hasta el borde del pigostilo (Lopez Ordoñez et al. 2016).
LCT	Relacionado con la capacidad de acceder al alimento y la velocidad lineal del movimiento mandibular (Lederer 1975; Moermond & Denslow 1985). Influye en el tipo de alimento consumido, la estrategia de forrajeo y el hábitat de preferencia (Luck et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).	Cuantitativo (mm)	Longitud entre la bisagra naso frontal y la punta de la maxila (Lopez Ordoñez et al. 2016).
LT	Relacionado con la capacidad de buscar y acceder el alimento (Moermond & Denslow 1985; Tellería et al. 2013). Influye en el comportamiento de forrajeo (Luck et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).	Cuantitativo (mm)	Longitud entre la saliente ósea y la parte frontal de la última escama (Lopez Ordoñez et al. 2016).
Peso	Relacionado con la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo. Influye en la aerodinámica y capacidad de dispersión de semillas (Lopez Ordoñez et al. 2016).	Cuantitativo (gramos)	Peso registrado en la etiqueta de colección. Medido a través de una pesa o balanza al momento de la colecta.
CS	Influye en el comportamiento de forrajeo y la supervivencia (Buskirk 1976; Morse 1977; Powell 1985; Jullien & Clobert 2000; Henle et al. 2004; Sridhar et al. 2009).	Bandadas mixtas	Especies cuyos individuos en general se agrupan en bandadas con individuos de diferentes especies.
		Bandadas monoespecíficas	Especies cuyos individuos en general se agrupan en bandadas de la misma especie.
		Bandadas oportunistas	Especies cuyos individuos en general permanecen solitarios, en parejas, o agrupados en bandadas mixtas.
		Gregarios oportunistas	Especies cuyos individuos en general permanecen solitarios, en parejas, o agrupados en bandadas monoespecíficas.
		Solitario o en parejas	Especies cuyos individuos en general permanecen solitarios o en parejas.

***AP:** Alto del pico a la altura de las narinas; **AnPC:** Ancho del pico a la altura de las comisuras; **CA:** Cuerda del ala cerrada; **LC:** Longitud de la cola; **LCT:** Longitud del culmen total; **LT:** Longitud del tarso; **Peso:** Masa corporal; **CS:** Comportamiento social.

Tabla 1. Rasgos funcionales potencialmente influyentes en las relaciones entre las aves y su entorno (**Continuación**)

Rasgo	Justificación	Categorías	Lineamiento
D	Influye en el comportamiento de forrajeo, el comportamiento social, y la preferencia alimentaria (Sridhar et al. 2009; Luck et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).	Carnívoro	Especies que se alimentan principalmente de vertebrados, y artrópodos grandes.
		Carroñero	Especies que se alimentan principalmente de carroña.
		Frugívoro	Especies que se alimentan principalmente de frutos carnosos.
		Frugívoro-Granívoro	Especies que se alimentan principalmente de semillas, granos y frutos carnosos
		Frugívoro-Insectívoro	Especies que se alimentan principalmente de frutos carnosos y artrópodos pequeños.
		Granívoro	Especies que se alimentan principalmente de semillas y granos.
		Granívoro-Insectívoro	Especies que se alimentan principalmente de semillas, granos y artrópodos pequeños.
		Herbívoro	Especies que se alimentan principalmente de material vegetal como hojas, raíces y brotes.
		Insectívoro	Especies que se alimentan principalmente de artrópodos pequeños.
		Malacófago	Especies que se alimentan principalmente de macroinvertebrados asociados a cuerpos de agua.
		Nectarívoro	Especies que se alimentan principalmente de néctar.
EM	Influye en la selección del hábitat (Leck 1972; Hutto 1989; Flather & Sauer 2014).	Migración altitudinal	Especies cuyos individuos migran en la misma franja latitudinal a distintas franjas altitudinales (Naranjo et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).
		Migración latitudinal	Especies cuyos individuos migran grandes distancias latitudinales (Naranjo et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).
		Migración local	Especies cuyos individuos migran en el mismo cinturón latitudinal, en respuesta a la disponibilidad de hábitat y recursos (Naranjo et al. 2012; Lopez Ordoñez et al. 2016).
		Residente	Especies que no evidencian ningún tipo de movimiento migratorio (Lopez Ordoñez et al. 2016).
F	Influye en el comportamiento de forrajeo, el comportamiento social y la supervivencia (Robinson et al. 1982; Martínez et al. 2016).	Atrapador	Especies que en general obtienen el alimento al capturar sus presas mediante técnicas de acecho.
		Atrapador-Rebuscador	Especies que en general obtienen el alimento mediante búsqueda activa de los recursos y mediante técnicas de acecho para capturar presas.
		Rebuscador	Especies que en general obtienen el alimento mediante búsqueda activa de los recursos.
		Rebuscador-Escarbador	Especies que en general obtienen el alimento mediante búsqueda activa de los recursos escarbando en el sustrato.
EF	Influye en el comportamiento de forrajeo, el comportamiento social y la supervivencia (Martin & Possingham 2005; Hua et al. 2016; Sitters et al. 2016).	Agua	Especies que en general forrajean de manera directa o indirecta en ambientes acuáticos.
		Aire	Especies que en general forrajean en espacios aéreos.
		Dosel	Especies que en general forrajean en las copas de los árboles.
		Sotobosque	Especies que en general forrajean entre el subdosel y el suelo.
		Suelo	Especies que en general forrajean en el suelo.
UN	Influye en la selección del hábitat y la supervivencia (Root 1962; McKay 1980; Finch 1991; Higginson 2017).	Todos los niveles	Especies que forrajean en todos los niveles de la vegetación.
		Bajo tierra	Especies que en general ubican sus nidos bajo tierra en excavaciones o madrigueras.
		En cavidad	Especies que en general ubican sus nidos en cavidades naturales o artificiales.
		En el suelo	Especies que en general ubican sus nidos en depresiones, raspados o plataformas a nivel del suelo.
		En ramas	Especies que en general ubican sus nidos en ramas.
		Parasito oportunista	Especies parasitas que en general utilizan cualquier nido de otras especies.

***D**: Dieta; **EM**: Estatus migratorio; **EF**: Estrategia de forrajeo; **F**: Estrato de forrajeo; **UN**: Ubicación del nido.

5.2 Matriz de rasgos

La selección de rasgos se realizó siguiendo el marco metodológico propuesto por Luck et al., (2012) para el análisis de influencia de rasgos en la respuesta de especies de aves a perturbaciones ambientales. Se generó a partir de literatura especializada una lista de rasgos de respuesta morfométricos y de historia de vida, potencialmente influyentes en la vulnerabilidad de las especies a cambios en los usos del suelo (Tabla 1).

A continuación, se elaboró una matriz en la que se recopilaron los rasgos listados en la tabla 1. Los rasgos de historia de vida fueron recopilados en base a literatura especializada (Hilty & Brown 1986; Ridgely et al. 1989; Restall et al. 2007; Ridgely & Tudor 2009; Handbook of the Birds of the World Alive 2018). Los rasgos morfométricos fueron recopilados mediante la medición de ejemplares de museo colectados en la región, preservados en la Colección de Aves de Colombia del Instituto Alexander von Humboldt, Colección Ornitológica del Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, y la Colección de aves del Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana (Borja-Acosta & Medina Uribe 2012; Echeverry-Galvis & Forero Fuentes 2015; Stiles et al. 2016). Se midieron seis ejemplares adultos de cada especie según disponibilidad, tres hembras y tres machos, y en los casos que no había suficientes ejemplares disponibles, la información fue inferida en base a literatura especializada. (Anexo 1). Los individuos medidos fueron agrupados en función de sexo y especie, se evaluó y corrigió la normalidad de cada rasgo (según fuera el caso transformación $\log(n)$) con el fin de estandarizar los datos para el análisis posterior, tomando como valor el promedio de la medida de cada rasgo por especie/sexo.

5.3 Análisis de datos

Los análisis estadísticos realizados en esta investigación fueron ejecutados en el software estadístico R versión 3.5.0 (R Core Team 2018) mediante el uso de los paquetes caret (Kuhn et al. 2017), cluster (Maechler et al. 2018), randomForest (Breiman & Cluter 2018), ROCR (Sing et al. 2015), y sampling (Tillé et al. 2016).

Para evaluar los rasgos funcionales que influyen en la vulnerabilidad de las aves a los cambios en los usos del suelo, Luck et al., (2012) propone un análisis de vinculación RLQ como enfoque multivariado que relaciona la abundancia de las especies, sus rasgos funcionales y las

características ambientales para evaluar la relación existente entre los rasgos seleccionados y los diferentes usos del suelo. Sin embargo, los análisis RLQ requieren valores de abundancia de los registros, que no se consideraron debido a las diferentes técnicas y esfuerzos de muestreo utilizados en los conjuntos de datos incluidos en este análisis.

Así pues, utilizando datos de presencia/ausencia de los registros recopilados en cada uso de suelo, se utilizó como alternativa el modelo predictivo “Random Forest” RF, un clasificador estadístico de aprendizaje que a partir de la combinación de predictores (variables independientes) de un conjunto de datos de entrenamiento, predice la clasificación de una variable dependiente, mediante la selección aleatoria en n rondas de datos del conjunto de entrenamiento y variables predictivas, en sucesivas repeticiones de nodos que establecen diferentes arboles predictivos de clasificación (Breiman 2001; Cutler et al. 2007). A continuación, los arboles son anidados en la formación de un árbol consenso, cuyas predicciones son contrastadas con la clasificación de la variable dependiente en los conjuntos de prueba y entrenamiento original, y la asertividad de sus predicciones es evaluada mediante el cálculo la tasa de error “out-of-bag error” OOB (media de las tasas de error de los arboles predictivos que conforman el árbol consenso) (Breiman 2001), y el índice de precisión predictiva calculado como el “área bajo la curva” AUC de curvas de característica operativa ROC (tasa de predicciones asertivas) (Fawcett 2006). La diferencia entre la tasa de error OOB de cada árbol y cada uno de sus predictores es promediada con las diferencias de los demás árboles y estandarizada mediante la desviación estándar de las diferencias en el cálculo de la “precisión media de disminución” MDA, que refleja la importancia de cada predictor en la clasificación de la variable dependiente (Breiman & Cluter 2018).

Se evaluó la relación entre los rasgos recopilados y los diferentes usos del suelo mediante las probabilidades de clasificación de modelos RF entre coberturas naturales y agrícolas, considerando altos valores de precisión como altos niveles de especificidad entre usos del suelo. Los modelos RF fueron realizados mediante modelos comparativos de 1000 árboles aleatorios para clasificaciones de a pares entre cada uso de suelo natural y agrícola: bosques frente a cultivos de arroz, cultivos de palma de aceite, y ganadería en el Zonobioma húmedo tropical de piedemonte del Meta y el Anfibioma Arauca-Casanare; y sabanas, frente a cultivos de arroz, cultivos de palma de aceite, y ganadería en el Anfibioma Arauca – Casanare. Dada la diferencia en la riqueza de especies entre usos del suelo por bioma (Figura 2), se realizaron submuestreos estratificados en

cada modelo para balancear la proporción de datos con el fin de reducir el ruido en la clasificación, ya que los modelos RF son sensibles a producir resultados sesgados en clasificaciones con datos desbalanceados (Chen et al. 2004). Para corregir el sesgo en la selección de individuos entre submuestreos estratificados, se realizaron 1000 repeticiones por comparación en la selección aleatoria de submuestreos para cada análisis, promediando los resultados de la clasificación de las repeticiones por comparación (Anexo 2).

De este modo, los usos del suelo fueron considerados como variables dependientes a clasificar, y los rasgos de las especies registradas en cada uso de suelo como variables predictivas. Valores altos en los índices de precisión predictiva AUC en los diferentes modelos RF fueron considerados como una mayor diferencia de individuos entre usos en base a los rasgos, lo que significa una mayor especificidad de los individuos a cada uso direccionada por sus rasgos, y por ende una mayor vulnerabilidad frente a escenarios cambio (figura 3). Se seleccionaron los rasgos que influyeron en la clasificación de los individuos en la cobertura natural de cada Modelo RF (MDA positivo) (figuras 4,5 y 6), y posteriormente se evaluaron los atributos influyentes en la clasificación de los rasgos mediante análisis de dependencia parcial, que representan el efecto marginal de los valores de los rasgos sobre la probabilidad de clasificación de los individuos en el uso de suelo natural (Friedman 2001; Cutler et al. 2007).

A continuación, se generó una matriz de distancias con los valores de dependencia parcial de los atributos de los rasgos de cada especie, para posteriormente realizar un análisis de conglomerados a partir de “distancias de Ward” en la conformación de grupos funcionales de respuesta al cambio de uso de suelo en cada Modelo RF (Anexos 4 y 6), de tal manera que cada grupo contiene especies con rasgos similares, y respuestas similares al cambio. La estimación del número óptimo de grupos a generar se calculó a partir del ancho de silueta promedio máximo en cada Modelo RF con un rango de entre dos y diez conglomerados (Rousseeuw 1987). La vulnerabilidad de las especies fue calculada a partir de la suma de la dependencia parcial de sus atributos, y la vulnerabilidad de los grupos a partir del promedio de los valores de vulnerabilidad de las especies de cada grupo (Anexo 5).

6. RESULTADOS

6.1 Recopilación de datos de ocurrencia

Se recopilaron 11 conjuntos de datos correspondientes a 11443 registros de 370 especies, repartidos en 1794 registros de 193 especies en el Zonobioma húmedo tropical del Piedemonte del Meta, y 9649 registros de 357 especies en el Anfibioma de Arauca-Casanare (Anexo 1). En el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del meta fueron recopilados registros de 74 especies en cultivos de arroz, 147 especies en bosques, 100 especies en cultivos de palma de aceite, y 58 especies en pasturas de ganadería (Figura 2A). En el anfibioma Arauca - Casanare fueron recopilados registros de 81 especies en cultivos de arroz, 272 especies en bosques, 142 especies en cultivos de palma de aceite, 180 especies en pasturas de ganadería, y 252 especies en sabanas (Figura 2b y 2c).

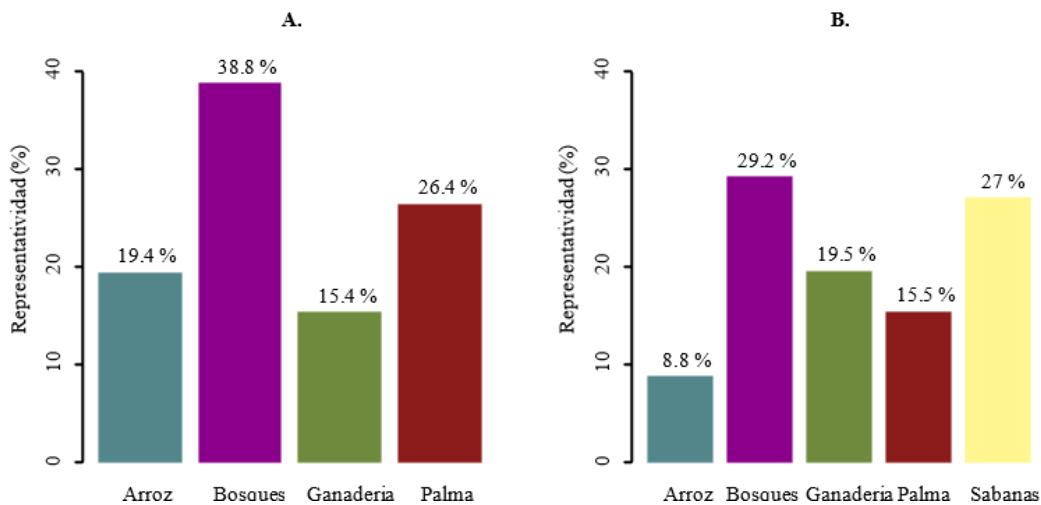


Figura 2. Representatividad (%) de los diferentes usos del suelo analizados en cada bioma (riqueza relativa porcentual de especies). **A.** Zonobioma húmedo tropical del Piedemonte del Meta; **B.** Anfibioma de Arauca-Casanare.

6.2 Rasgos funcionales de respuesta

Todos los modelos presentaron potencias predictivas mayores al 60% (Figura 3). En el Zonobioma húmedo tropical de piedemonte del Meta, el modelo con mayor potencia predictiva entre bosques y coberturas agrícolas, fue cultivos de arroz (AUC 0.77), seguido de pasturas de ganadería (AUC 0.75), y por último cultivos de palma de aceite (AUC 0.63) (Figura 3a). De manera similar, en el Anfibioma Arauca – Casanare el modelo con mayor potencia predictiva entre bosques y coberturas agrícolas, fue cultivos de arroz (AUC 0.83), seguido de pasturas de ganadería (AUC 0.68), y por último cultivos de palma de aceite (AUC 0.65) (Figura 3b). En cuanto a sabanas, el modelo con mayor potencia predictiva fue la clasificación frente a cultivos de arroz (AUC 0.74), seguido de

cultivos de palma de aceite (AUC 0.67), y por último pasturas de ganadería (AUC 0.6) (Figura 3c). Los resultados indican que el escenario de cambio de uso de suelo más perjudicial para las especies de bosques en los dos biomas es cultivos de arroz, seguido de pasturas de ganadería, y por último cultivos de palma de aceite (Figuras 3a y 3b). Por otro lado, el escenario de cambio más perjudicial para las especies de sabana es cultivos de arroz, seguido de cultivos de palma de aceite, y por último pasturas de ganadería (Figura 3c).

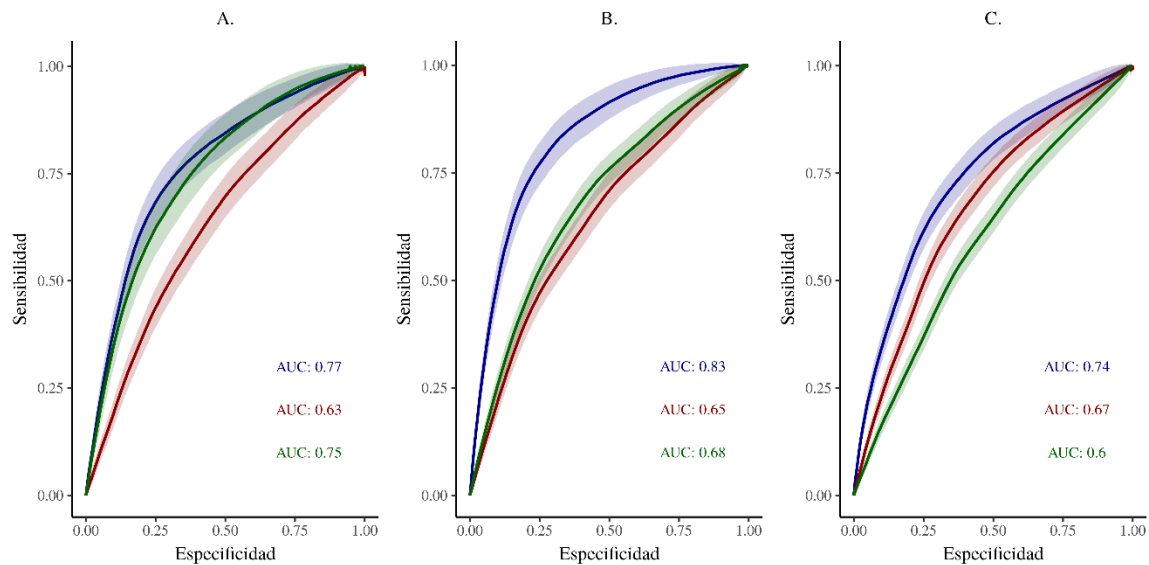


Figura 3. Curvas ROC de los modelos Random forest realizados. **A.** Cambio de uso de suelo de coberturas naturales de bosque por agrícolas en el Zonobioma húmedo tropical de piedemonte del Meta; **B.** Cambio de uso de suelo de coberturas naturales de bosque por agrícolas en el Anfibiotoma de Arauca-Casanare. **C.** Cambio de uso de suelo de coberturas naturales de sabana por agrícolas en el Anfibiotoma de Arauca-Casanare. ■ Modelo entre cobertura natural y cultivos de arroz; ■ Modelo entre cobertura natural y cultivos de palma de aceite; ■ Modelo entre cobertura natural y pasturas de ganadería.

Los análisis MDA indican que en la mayoría de modelos, todos los rasgos presentaron valores de importancia mayor a cero, por lo que en general todos fueron considerados para los análisis posteriores (Anexo 3). En el modelo de bosques del Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta, todos los rasgos fueron importantes, siendo estrato de forrajeo y dieta los más importantes en el modelo con cultivos arroz, dieta en el modelo con cultivos de palma de aceite, y estrato de forrajeo y cuerda alar en el modelo con pasturas de ganadería (Anexo 3). En los modelos de bosques del Anfibiotoma Arauca – Casanare, todos los rasgos evaluados fueron importantes, siendo dieta y estrato de forrajeo los más relevantes en el modelo con pasturas de ganadería, y al igual que en el

Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta, el rasgo más importante para cultivos de palma de aceite fue dieta, y para cultivos de arroz fueron estrato de forrajeo y dieta (Anexo 3). En cuanto a sabanas, los modelos indican que el rasgo longitud del tarso no es importante en el modelo con cultivos de palma de aceite, mientras que altura de pico no es importante en el modelo con pasturas de ganadería. Por otro lado, el rasgo estrato de forrajeo es el más importante en todos los modelos de sabanas, seguido de longitud del tarso en cultivos de arroz, ubicación del nido en cultivos de palma de aceite, y peso en pasturas de ganadería (Anexo 3)

6.3 Análisis de grupos funcionales

El análisis de grupos funcionales generó un dendograma funcional para cada modelo, en el que cada rama terminal representa las especie/sexo evaluadas, y cada color un grupo funcional de respuesta en el que se aglomeraron (Anexo 6). Se seleccionaron los atributos funcionales más representativos de cada grupo de acuerdo a dos criterios: i) Atributos presentes en la mayoría de las especies que componen el grupo funcional (Proporción de especies con el atributo evaluado mayor a la media de las proporciones de todos los atributos del grupo), y ii) Atributos más representativos de la vulnerabilidad del grupo (Valor absoluto de la dependencia parcial del atributo evaluado mayor a la media del valor absoluto de la dependencia parcial de todos los atributos del grupo).

De esta manera se generaron gráficos de vulnerabilidad funcional que representan los grupos funcionales obtenidos para cada modelo (Figuras 4 a 12). En el centro del gráfico se encuentra el dendograma de conglomeración de grupos funcionales (Anexo 6), y en sus ramas terminales agrupaciones de barras que representan cada grupo y sus atributos principales. La altura de las barras indica la representatividad del atributo en el grupo funcional (0 como ausente, y 1 como presente en todas las especies/sexo del grupo), y su coloración representa la vulnerabilidad del grupo como la probabilidad de respuesta positiva o negativa al cambio según el análisis de dependencia parcial, siendo 0 respuestas neutras, valores negativos respuestas favorables (respuesta positiva al cambio), y valores positivos respuestas desfavorables (respuesta negativa al cambio).

La mayoría de los modelos generaron diez grupos funcionales (a excepción del modelo entre bosques y cultivos de palma de aceite en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta

con nueve grupos, figura 6), al parecer por lo grueso de la escala de analisis. A continuacion se presentan los graficos de vulnerabilidad funcional por modelo, y la descripcion en orden de los rasgos mas representativos de la vulnerabilidad de los grupos. GF hace referencia a grupo funcional, y el significado de las siglas que preceden los atributos hacen referencia a los rasgos que se explican en la tabla 1.

6.3.1 Cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de arroz

El modelo entre bosques y cultivos de arroz en el Zonobioma humedo tropical del piedemonte del Meta genero cinco grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos ubicacion del nido en cavidades, seguido de estrato de forrajeo en sotobosque y dosel, cuerda alar menor a ≈ 115 mm, longitud del culmen total menor a ≈ 20 mm y longitud del tarso menor a ≈ 20 mm (Figura 4 GF: 1,3,5,6 y 10); y cinco grupos funcionales que responden de manera favorable al cambio, representandolos principalmente los atributos estrato de forrajeo en agua, seguido de longitud del tarso mayor a ≈ 22 mm, cuerda alar mayor a ≈ 158 mm, dieta carnivoros, y masa corporal entre ≈ 130 y 2000 gramos (Figura 4 GF: 2,4,8 y 9).

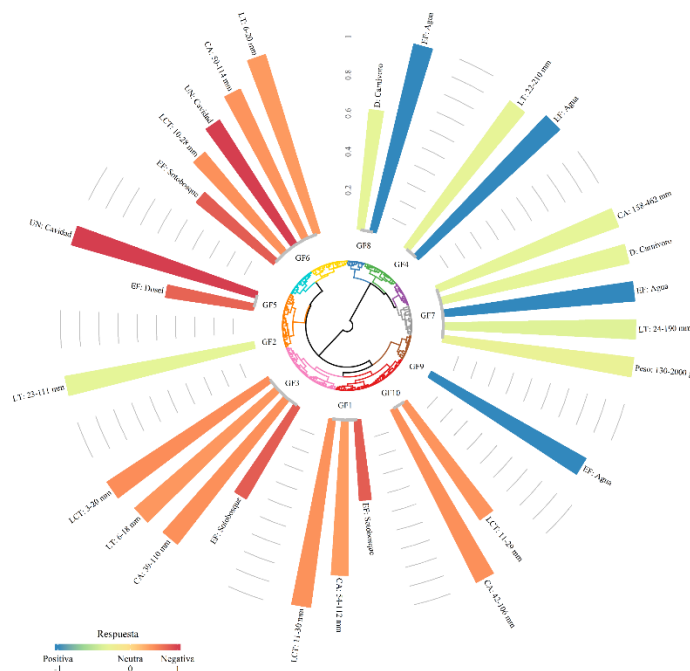


Figura 4. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de arroz en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta.

En el Anfibioma Arauca – Casanare, el modelo entre bosques y cultivos de arroz genero seis grupos que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos estrato de forrajeo en dosel, seguido de dieta frugivoro-insectivoro y frugivoro, peso menor a ≈ 60 gramos, ubicación del nido en cavidades, longitud del tarso menor a ≈ 22 mm, y cuerda alar entre ≈ 50 y 90 mm (Figura 5 GF: 1 a 4, 7 y 10); y cuatro grupos que responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta frugivoro-insectivoro y frugivoro, peso mayor a ≈ 60 gramos, longitud del tarso mayor a ≈ 22 mm, y cuerda alar entre ≈ 100 y 150 mm (Figura 5 GF: 5 a 6, 8 y 9).



Figura 5. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de arroz en el Anfibioma Arauca - Casanare.

6.3.2 Cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de palma de aceite

El modelo entre bosques y cultivos de palma de aceite en el Zonobioma humedo tropical del piedemonte del Meta genero cinco grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta carnivor, seguidos de estrategia de forrajeo atrapador, longitud del tarso menor a ≈ 20 mm, longitud del culmen total entre ≈ 50 y 215 mm, y cuerda alar menor a ≈ 130 mm (Figura 6 GF: 2,4, y 7 a 9); y cuatro grupos que responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta frugivoro-insectivoro y frugivoro, peso mayor a ≈ 60 gramos, longitud del tarso mayor a ≈ 20 mm, y cuerda alar entre ≈ 130 y 150 mm (Figura 6 GF: 3, 5, 6 y 8).

de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta frugivoro-insectívoro, nectarívoro, y granívoro, seguido de ancho de pico menor a ≈ 7 mm, estrategia de forrajeo atrapador-rebuscador, comportamiento social en bandadas monoespecíficas, longitud del tarso menor a ≈ 76 mm, peso entre ≈ 60 y 750 gramos, ubicación del nido en ramas y estrategia de forrajeo rebuscador (Figura 6 GF: 2,4, y 7 a 9).

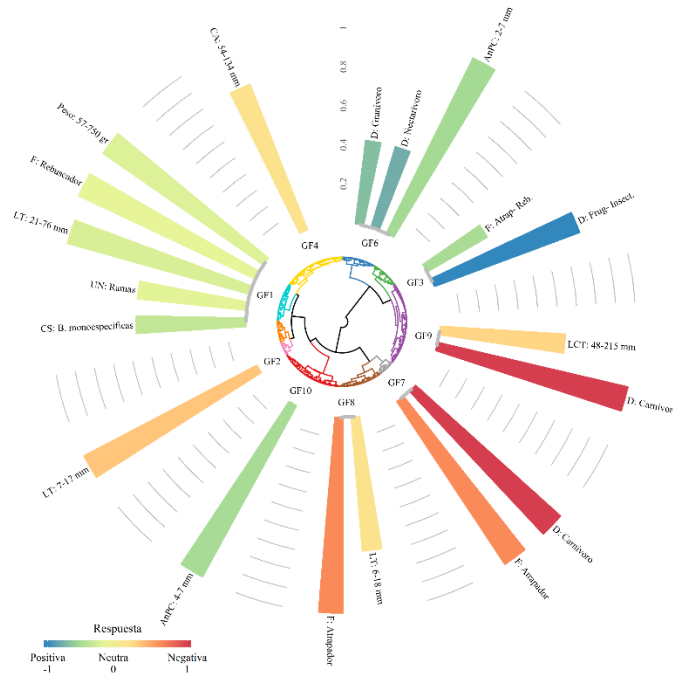


Figura 6. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de palma de aceite en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta.

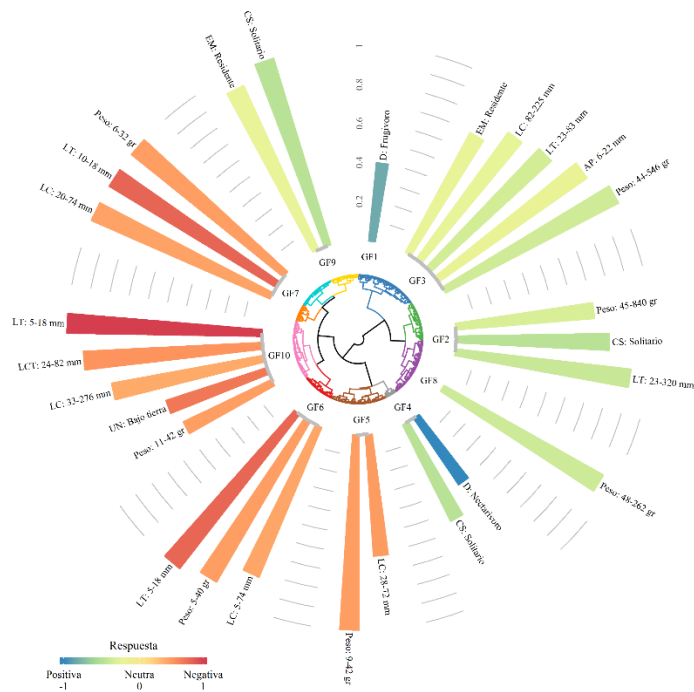


Figura 7. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por cultivos de palma de aceite en el Anfibioma Arauca - Casanare.

En el Anfibioma Arauca – Casanare se generaron cuatro grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos longitud del tarso menor a ≈ 20 mm, seguido de ubicación del nido bajo tierra, longitud del culmen total entre ≈ 24 y 82 mm, longitud de la cola entre ≈ 20 y 276 mm, y peso menor a ≈ 42 gramos (Figura 7 GF: 5 a 7, y 10); y seis grupos que responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta nectarivoro y frugivoro, seguidos de comportamiento social solitario, longitud del tarso menor a 320 mm, peso menor a 840 gramos, longitud de la cola entre 80 y 225 mm, estatus migratorio residente, y altura de pico menor a ≈ 22 mm (Figura 7 GF: 1 a 4, 8 y 9).

6.3.3 Cambio de uso de suelo de bosques por pasturas de ganadería



Figura 8 Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por pasturas de ganadería en el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta.

En el Zonobioma húmedo tropical de piedemonte del Meta, el modelo entre bosques y pasturas de ganadería generó siete grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos cuerda alar menor a ≈ 90 mm, seguido de peso menor a ≈ 30 gramos, longitud del culmen total menor a ≈ 25 mm, ubicación del nido en cavidades, y estrato de forrajeo en sotobosque y dosel (Figura 8, GF:1, 3, 4, 6, y 8 a 10); y tres grupos respondieron de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos estrato de forrajeo en agua, seguido de estatus migratorio local, cuerda alar entre ≈ 90 y 370 mm, longitud del tarso entre ≈ 24 y 110 mm, y peso entre ≈ 34 y 2675 gramos (Figura 8, GF: 2,7 y 10).

En el Anfibioma Arauca-Casanare, se generaron diez grupos funcionales para el modelo entre bosques y pasturas de ganadería, de los cuales tres responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos comportamiento social en bandadas oportunistas, seguido de estrato de forrajeo en sotobosque, peso menor a ≈ 60 gramos, longitud del tarso menor a ≈ 23 mm, y cuerda alar menor a ≈ 90 mm (Figura 9, GF: 1,3 y 7); y siete responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos estrato de forrajeo en agua y en el suelo, seguidos de dieta granívoro y carnívoro, longitud del tarso mayor a ≈ 23 mm, peso

mayor a ≈ 60 gramos, altura de pico menor a ≈ 60 mm, y cuerda alar mayor a ≈ 110 mm (Figura 9, GF: 2,5,6, y 8 a 10)-

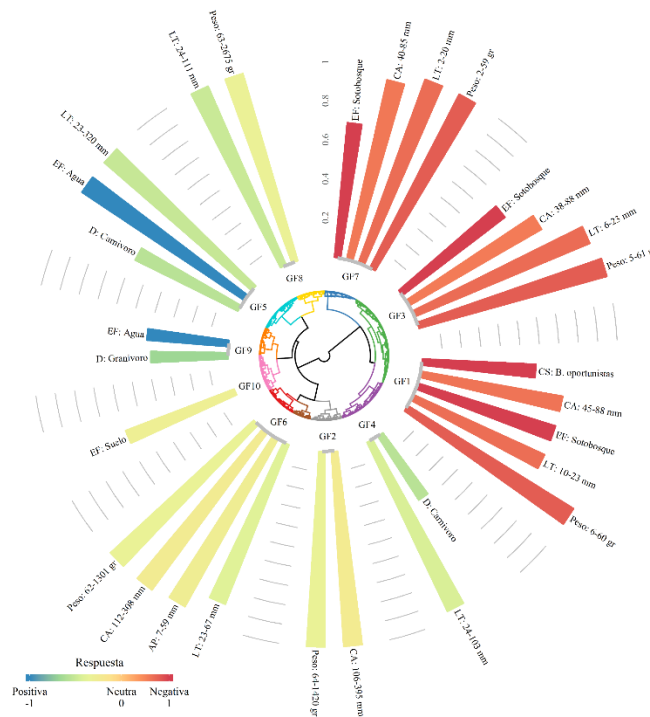


Figura 9. Gráfico de vulnerabilidad de grupos funcionales de aves del modelo de cambio de uso de suelo de bosques por pasturas de ganadería en el Anfibioma Arauca - Casanare.

6.3.1 Cambio de uso de suelo de sabanas por cultivos de arroz

El modelo de cambio de uso de suelo de sabanas naturales por cultivos de arroz generó seis grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta frugívoro-granívoro y frugívoro-insectívoro, seguidos de estrato de forrajeo en dosel y sotobosque, ubicación del nido en cavidades, longitud del culmen total menor a 20 mm, longitud del tarso menor a ≈ 23 mm y peso menor a ≈ 60 gramos (Figura 10, GF:1,4,6,7,9 y 10); y cuatro grupos que responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos estrato de forrajeo en agua, seguido de longitud del tarso mayor a ≈ 20 mm, longitud del culmen total mayor a ≈ 26 mm, peso mayor a ≈ 64 gramos, y altura de pico entre ≈ 9 y 28 mm (Figura 10, GF:2,3,5, y 8);



Figura 10. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de sabanas por cultivos de arroz en el Anfibio Arauca - Casanare.

6.3.2 Cambio de uso de suelo de sabanas por cultivos de palma de aceite

El modelo de cambio de uso de suelo de sabanas naturales por cultivos de palma de aceite genero seis grupos funcionales que responden de manera desfavorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta malacófago, estrato de forrajeo en agua, cuerda alar mayor ≈ 160 mm y dieta carnívoro (Figura 11 GF:1,4,6,7,9 y 10); y cuatro grupos que responden de manera favorable al cambio, representados principalmente por los atributos dieta frugívoro, comportamiento social solitario, estrato de forrajeo en sotobosque, estatus migratorio residente, cuerda alar menor a ≈ 80 mm, y ubicación del nido en ramas (Figura 11 GF:2,3,5 y 8).

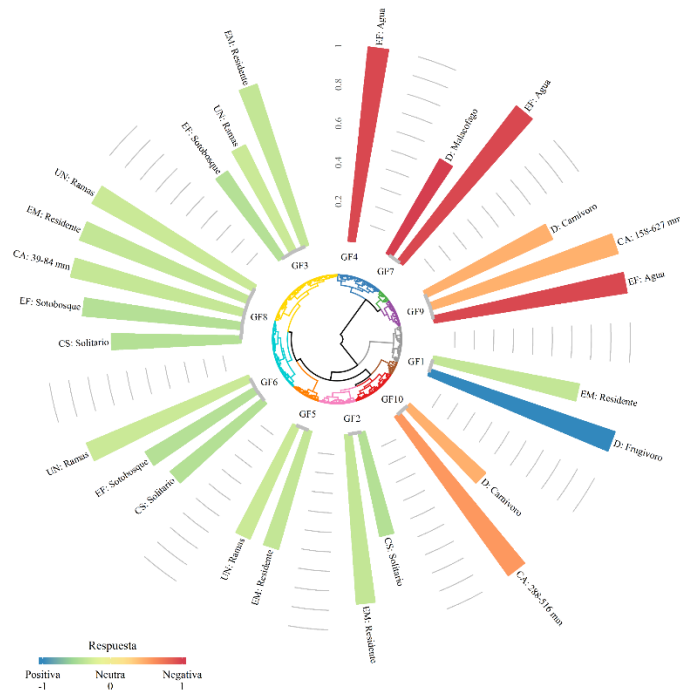


Figura 11. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de sabanas por cultivos de palma de aceite en el Anfibioma Arauca – Casanare.

6.3.3 Cambio de uso de suelo de sabanas por pasturas de ganadería

El modelo de cambio de uso de suelo de sabanas naturales por pasturas de ganadería generó tan solo un grupo funcional que responde de manera desfavorable al cambio, representados por los atributos (Figura 12 GF:5); y nueve grupos funcionales que responden de manera favorable al cambio, representando principalmente por los atributos estrato de forrajeo en agua, longitud de tarso mayor a ≈ 25 mm, estrato de forrajeo en dosel, peso mayor a ≈ 60 gramos, longitud del culmen total mayor a ≈ 20 mm, comportamiento social gregario, estrato de forrajeo en el suelo, ancho del pico menor a ≈ 20 mm, longitud de cola entre ≈ 28 y 92 mm, estrategia de forrajeo rebuscador y ubicación del nido en ramas (Figura 12 GF:1 a 4, y 6 a 10).



Figura 12. Gráfico de vulnerabilidad funcional del modelo de cambio de uso de suelo de sabanas por pasturas de ganadería en el Anfibioma Arauca - Casanare.

7. DISCUSION DE RESULTADOS

Este estudio es el primero que examina en conjunto rasgos funcionales de respuesta morfométricos y de historia de vida de aves en la Orinoquia colombiana, y su influencia en la vulnerabilidad de las especies mediante un modelo probabilístico. En general, los resultados muestran tendencias de impacto en la respuesta de las aves frente a escenarios de cambio de uso de suelo, en concordancia con estudios descriptivos previos en la región (McKay 1980; Gilroy et al. 2015; Prescott et al. 2016; López-Ricaurte et al. 2017; Tamaris-turizo et al. 2017).

Los cambios de uso de suelo que más impacto causaron sobre los grupos funcionales de aves fueron aquellos que implican mayores cambios en la estructura de la vegetación, principalmente aquellos que simplifican la complejidad del hábitat. Estos resultados concuerdan con la hipótesis de heterogeneidad del hábitat, que asume que los hábitats estructuralmente complejos proveen mayor disponibilidad de nichos y diversas formas de explotarlos que los hábitats simples, y por lo tanto, sustenta mayor diversidad de especies (MacArthur et al. 1962; Hurlbert 2004; Tews et al. 2004).

Sin embargo, este patrón no es generalizable desde el punto de vista taxonómico, ya que hábitats simples con baja diversidad de condiciones, pueden satisfacer las necesidades de un gran número de especies, que un hábitat complejo no necesariamente sustentaría (Tews et al. 2004; Cousin & Phillips 2008). No obstante, al analizar la hipótesis desde la perspectiva funcional, la mayor diversidad de condiciones de un hábitat complejo sustenta una alta diversidad de rasgos, que conforman comunidades con grupos funcionales especialistas direccionados por atributos estructurales específicos del hábitat, como disponibilidad de alimentos, sitios para reproducción, o menor probabilidad de depredación (Hilden 1965; Magurran 2004). Según esto, los cambios de uso de suelo que más simplificaron la estructura de la vegetación, presentaron mayores impactos sobre los grupos funcionales porque redujeron la diversidad de condiciones de la cobertura original, desfavoreciendo especies con rasgos especialistas de la cobertura original, y favoreciendo especies con rasgos generalistas o especializados en hábitats con condiciones similares a la cobertura agrícola resultante.

Ejemplo de esto, son los modelos de cambio de uso de suelo de bosque por cultivos de arroz que presentan la mayor potencia predictiva para los modelos de bosques (figuras 4 y 5). En estos, las condiciones forestales cambian a un sistema más simple, de condición abierta y características inundables con vegetación principalmente herbácea, en el cual se ven favorecidos principalmente especies de tarsos largos, y tamaño mediano y grande que forrajean en el agua, los cuales son rasgos que les permiten moverse fácilmente entre la vegetación inundable en busca de invertebrados, anfibios, y peces, que representan la importancia del atributo dieta carnívoro en el modelo (Acosta et al. 2010). Estas características describen especies que en general explotan humedales poco profundos para forrajear e incluso anidar sobre el suelo o la vegetación flotante (Elphick 2010; Fujioka et al. 2010), como patos, aves zancudas, garzas, y aves playeras que han sido reportadas en otros estudios como los grupos más comunes de aves presentes en cultivos de arroz (Acosta et al. 2010; Fujioka et al. 2010; Stafford et al. 2010; Katayama et al. 2015).

Estos resultados apoyan la idea de los cultivos de arroz como sitios importantes para la conservación de aves acuáticas (Acosta et al. 2010; Elphick 2010). Sin embargo, según los resultados del modelo, este cultivo representa un alto impacto desfavorable para grupos funcionales de especies dependientes de la estructura forestal, ya que al igual que lo reportado por McKay (1980) y Rico & Solórzano (2011) en la Orinoquia, los grupos funcionales que anidan en cavidades

se ven afectados por la pérdida de la estructura vertical donde ubicar el nido, y los que forrajean en sotobosque y dosel se ven afectados por la desaparición del área basal que explotaban (Castaño-Villa et al. 2014) (figura 3 y 4). Del mismo modo, y contrario a los grupos de especies acuáticas, las especies pequeñas de tarsos pequeños se ven limitadas en su capacidad de movimiento, dado la baja disponibilidad de perchas y la estructura inundable del cultivo. Por otro lado, los frugívoros y los frugívoro - insectívoros se ven altamente afectados, similar a lo reportado por Rico & Solórzano (2011) que reporta la desaparición de frugívoros en la Orinoquia venezolana tras el remplazo de coberturas de bosque por cultivos de arroz, al parecer por la ausencia de frutos carnosos, que en general se encuentran disponibles en bosques tropicales. Mientras que los frugívoro- insectívoros, también se vieron afectados, a pesar de la disponibilidad de insectos en el cultivo de arroz, ya que su comportamiento está direccionado por la tendencia a forrajear en el follaje, aunque estrategia de forrajeo no se reportó como atributo relevante, en un comportamiento oportunista dependiente de la cobertura forestal, siendo uno de los grupos más afectados frente a escenarios de fragmentación en el trópico (Renjifo 1999; Vetter et al. 2011). Esto concuerda, con lo reportado Newbold et al. (2013) en su metaanálisis sobre ocurrencia de aves en gradientes de intensidad de uso del suelo, donde los frugívoros y frugívoro- insectívoros presentaron las mayores disminuciones poblacionales en hábitats modificados y fragmentados.

Los cultivos de palma de aceite han sido reportados por estudios descriptivos como una amenaza que reduce la riqueza de aves de bosque por la simplificación de la estructura del hábitat, a una estructura de dosel homogénea, de troncos aislados, en general con poca vegetación, representada por epífitas que crecen sobre troncos, suelo y sotobosque dependiendo del manejo y la edad del cultivo (Aratrakorn et al. 2006; Koh & Wilcove 2008; Luskin & Potts 2011; Savilaakso et al. 2014; Woodcock & Yu 2014; Tamaris-turizo et al. 2017). No obstante, presentaron los modelos con menor potencia predictiva para bosques, y en esa medida los de menor impacto sobre los grupos funcionales de aves entre los modelos evaluados (Figura 3). Estos resultados indican alta similitud de grupos funcionales entre bosques y cultivos de palma de aceite, que puede deberse a los altos niveles de redundancia funcional en el bosque, con el que comparten especies comunes que explotan condiciones forestales simples (Anexos 4 y 6), que son satisfechas en la estructura forestal de los cultivos de palma de aceite (Edwards et al. 2013). Similares resultados fueron obtenidos en los análisis de diversidad funcional de Prescott et al. (2016), cuyos resultados sugieren que en la Orinoquia hay altos niveles de redundancia funcional en bosques, cuyos valores están

representados por sus especies comunes en los cultivos de palma de aceite. No obstante, Edwards et al. (2013) y Prescott et al. (2016) destacan en sus análisis la disminución de la diversidad y redundancia funcional a pesar de su representatividad en cultivos de palma de aceite. Los modelos de análisis funcional reflejan esta idea al indicar que, frente al escenario de cambio de bosques por cultivos de palma de aceite, se generan grupos funcionales con un amplio rango de atributos generalistas que difieren entre los biomas evaluados (Figuras 6 y 7), para los que es complejo determinar tendencias de impacto, por lo que por ejemplo Prescott et al. (2016) no encontraron rasgos funcionales de respuesta asociados a este cambio de uso de suelo.

Sin embargo, el modelo desarrollado en esta investigación ofrece los valores de dependencia parcial como una ventaja que permite cuantificar la influencia de cada atributo frente al escenario de cambio detectando patrones difíciles de analizar entre ecosistemas funcionalmente redundantes. Según los resultados de dependencia parcial, los principales atributos que favorecen a grupos funcionales frente al cambio de bosque por cultivos de palma de aceite en los dos biomas son la dieta frugívora, frugívoro-insectívoro y nectarívoro, al igual que lo reportado por Tamaris-turizo et al. (2017) para diferentes etapas de cultivos de palma de aceite en la Orinoquia, y el metaanálisis de Najera & Simonetti (2009) en cultivos de diferentes edades. No obstante, estudios previos en el sudeste asiático reportan resultados diferentes, en los que los frugívoros estrictos se ven desfavorecidos en la conversión de bosques a cultivos de palma, aunque apoyan la idea de que grupos omnívoros como frugívoro-insectívoros se ven favorecidos por alta oferta de invertebrados en el follaje del cultivo (Aratrakorn et al. 2006; Edwards et al. 2013; Sheldon et al. 2013). No hay estudios que expliquen porque los grupos de nectarívoros se ven favorecidos al cambio, aunque al estar representados principalmente por Trochilidae (Anexos 4 y 6) pueden estar explotando la oferta de insectos en los cultivos de palma.

Estas diferencias con los reportes previos puede indicar que las dinámicas de los cultivos de palma de aceite en el neotrópico difieren con las del sudeste asiático donde se han realizado la mayoría de estudios en palma de aceite (Gilroy et al. 2015). Por otro lado, el modelo indica diferencias en la respuesta desfavorable de los grupos entre biomas frente al cambio de bosques por cultivos de palma. En el Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta se ven desfavorecidos grupos de carnívoros atrapadores (Figura 6), contrario a lo reportado por Tamaris-turizo et al. (2017) y estudios en otras regiones que los ubican como los principales favorecidos (Aratrakorn et al. 2006;

Najera & Simonetti 2009; Edwards et al. 2013; Sheldon et al. 2013). Al parecer, el sesgo en el resultado es producto de la clasificación de rasgos utilizada en este estudio, ya que fueron clasificados como carnívoros todas las especies que consumen vertebrados, incluyendo piscívoros y rapaces que autores de estudios previos en general clasifican por separado, y por esto, dada la nula oferta de peces fueron los grupos más afectados (Edwards et al. 2013). En el Anfibioma Arauca-Casanare los grupos más desfavorecidos fueron los conformados por especies de tamaño, picos y tarsos pequeños (Figura 7), que así cuenten los recursos necesarios para su supervivencia en el cultivo de palma de aceite, tienen altas probabilidad de ser depredados al reducir la densidad vegetal de la cobertura de bosque (Ersier et al. 2006; Hua et al. 2016), aunque no hay evidencia de esto en estudios previos en palma de aceite.

El cambio de uso de suelo de bosques por pasturas para el desarrollo de sistemas ganaderos consiste en la deforestación total de grandes extensiones de tierra, aunque en algunos casos se conservan algunos árboles dispersos en la formación de sistemas silvopastoriles (Ibrahim et al. 2006), pero en general generan un sistema abierto sin, o con algunos árboles dispersos. Estos modelos presentaron el segundo mayor impacto sobre los grupos funcionales de aves de bosque tras cultivos de arroz (Figura 3). Los grupos funcionales de especies que se ven favorecidos por el cambio en los dos biomas son similares a los registrados en el modelo de bosques con cultivos de arroz. Al parecer esto se da por las características inundables de las sabanas en la Orinoquia (Romero Ruíz et al. 2004), cuyas condiciones en la estacionalidad de lluvias se ven representadas en las pasturas tras la deforestación, generando áreas abiertas con zonas inundables explotadas por especies de tarsos largos, y tamaño mediano que forrajean en el agua y en el suelo, al igual que lo registro Prescott et al. (2016) (figuras 8 y 9). En Zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta también se vieron favorecidos grupos funcionales con el rasgo estatus migratorio local, que explotan hábitats como las regiones inundables según disponibilidad y recursos (Naranjo et al. 2012; Barçante et al. 2017). Además, en el Anfibioma Arauca – Casanare se vieron favorecidos los grupos principalmente carnívoros y granívoros, y al igual que lo reportado por Prescott et al. (2016) se vieron desfavorecidos principalmente grupos que forrajean en dosel y sotobosque.

La estructura de las sabanas naturales de la Orinoquia es dominada por gramíneas, ciperáceas y rapataceas xeromórficas naturales, con arbustos y árboles bajos dispersos (Romero Ruíz et al. 2004). Por lo que, a diferencia de los modelos de bosque, el cambio de uso de sabanas no implica

la simplificación de la estructura del hábitat, sino el cambio de sus condiciones e incluso el aumento de su complejidad. Los cultivos de arroz generaron el mayor impacto sobre grupos funcionales de aves de sabana al cambio, seguidos de cultivos de palma de aceite y por último pasturas de ganadería (Figura 3). A pesar de sus características de estacionalidad inundable, al igual que en los modelos de bosque, en el cambio de uso de sabanas por cultivos de arroz se ven favorecidos principalmente grupos funcionales de especies acuáticas de tamaño mediano y grande, y perjudicados aquellos grupos de especies pequeñas dependientes de estructuras forestales como los que anidan en cavidades, forrajean en dosel y sotobosque, y hábitos de alimentación frugívoro-granívoro y frugívoro- insectívoro. Sin embargo, estos atributos son propios de condiciones de bosque, por lo que al parecer, muchas de las especies de aves de sabana de la Orinoquia, principalmente terrestres presentan dinámicas de complementación de paisaje con los bosques cercanos, (Dunning et al. 1992), que direccionan su diversidad de rasgos, presentando respuestas similares a la dinámica de cambio. Lo mismo sucede en el modelo entre sabanas y cultivos de palma de aceite, que presenta el mismo patrón de respuesta que entre bosques y cultivos de palma de aceite favoreciendo especies que explotan condiciones de coberturas forestales como estrato de forrajeo en dosel y sotobosque y ubicación del nido en ramas.

A pesar de esta similitud en las respuestas en los modelos de bosques y sabanas, los grupos desfavorecidos en sabanas fueron diferentes, y en concordancia con lo encontrado por López-Ricaurte et al. (2017) en la Orinoquia, son el único escenario de cambio evaluado en el que se ven desfavorecidos grupos funcionales de especies acuáticas de tamaño mediano y grande, que forrajean en agua, y presentan dieta carnívora (principalmente peces) o malacófaga, afectadas por la nula disponibilidad de ambientes acuáticos en el cultivo.

Por último, el modelo entre sabanas y pasturas de ganadería presento la menor potencia predictiva entre todos los modelos (Figura 3), al parecer por la poca modificación en la estructura del hábitat, caracterizada por la introducción de pastos exóticos (Romero Ruíz et al. 2004; Garcia-ulloa et al. 2012). Las especies favorecidas por el cambio exponen una gran gama de atributos generales que reflejan el bajo impacto de la perturbación, destacando de nuevo especies acuáticas, y gregarios oportunistas que se agrupan para forrajear, y que son comunes en sabanas naturales. Mientras que el único grupo funcional desfavorecido por este cambio, presenta especies de tamaño pequeño que forrajean en sotobosque, aunque no se encontraron estudios previos que respalden esta idea.

El marco metodológico desarrollado en esta investigación plantea una herramienta que describe mediante un modelo probabilístico el impacto del cambio en los usos del suelo sobre grupos funcionales de respuesta, y sus principales rasgos. Todos los modelos RF arrojaron potencias explicativas AUC relacionadas con los cambios en la estructura del hábitat, y en todos los casos indicaron como relevantes en los análisis de dependencia parcial, a atributos de rasgos de favorabilidad o vulnerabilidad al cambio que concuerdan con resultados de estudios descriptivos y funcionales reportados en la literatura. Por lo tanto, el modelo puede ser utilizado como una herramienta de planeación que predice las probabilidades de impacto sobre grupos funcionales de respuesta frente a escenarios de cambio de uso de suelo, y los rasgos que direccionan su respuesta. Sin embargo, como indican los resultados, la comprensión de los mismos debe darse a partir de revisión de literatura que los sustente, y contrastarse con índices de diversidad taxonómica y funcional que permita la toma de decisiones objetivas para la conservación de la diversidad biológica.

Este estudio fue realizado a una escala demasiado gruesa, pero sus resultados muestran patrones de respuesta que concuerdan con los reportes en la literatura. Por lo que a escalas mas finas arrojaran resultados mas concluyentes, principalmente si se incluyen atributos con mayor nivel de detalle, y si se tiene en cuenta factores como la matriz del paisaje, y las condiciones de las coberturas a evaluar al momento del muestreo.

8. CONCLUSIONES

Los rasgos funcionales demostraron ser relevantes en la comprensión del impacto de cambios de uso de suelo de coberturas naturales por agrícolas sobre grupos funcionales de aves en la Orinoquia colombiana. La respuesta de los grupos funcionales varía entre escenarios de cambio, y su análisis en contraste con índices de diversidad taxonómica y funcional, genera una herramienta indicadora del impacto de cambios en los usos de suelo sobre las aves, y un patrón predictivo útil en el desarrollo de herramientas de planeación que aporten la toma de decisiones para la conservación de la diversidad biológica frente a futuros escenarios de cambio.

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo-Charry O, Pinto-Gómez A, Rangel-Ch O. 2014. Birds of the Orinoquian region of Colombia: A review on its records. *Colombia Diversidad Biótica* **14**:691–750.
- Acosta M, Mugica L, Blanco D, López-Lanús B, Dias RA, Doodnath LW, Hurtado J. 2010. Birds of Rice Fields in the Americas. *Waterbirds* **33**:105–122.
- Aratrakorn S, Thunhikorn S, Donald PF. 2006. Changes in bird communities following conversion of lowland forest to oil palm and rubber plantations in southern Thailand **2050**:71–82.
- Barçante L, M. Vale M, Maria MA. 2017. Altitudinal migration by birds: a review of the literature and a comprehensive list of species. *Journal of Field Ornithology* **88**:321–335.
- Barrera Zambrano VA. 2017. Inventarios de flora y fauna en el piedemonte de los municipios Aguazul, Tauramena y Yopal del departamento de Casanare. Asociación de Becarios del Casanare - ABC. Available from http://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=inventarios_flora_fauna_piedemonte_municipios_aguazul_tauramena_yopal_departamento_casanare (accessed September 4, 2017).
- BirdLife-International. 2018. BirdLife International. Available from <http://datazone.birdlife.org/country/colombia> (accessed March 30, 2018).
- Blaum N, Mosner E, Schwager M, Jeltsch F. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: Towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* **20**:2333–2345.
- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *OIKOS* **2**:223–231.
- Bock WJ. 1990. From biologische anatomie to ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology* **40**:254–277.
- Borja-Acosta KG, Medina Uribe CA. 2012. Colección de Aves de Colombia del Instituto Alexander von Humboldt. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Available from http://ipt.biodiversidad.co/iavh/resource?r=aves_iavh (accessed August 17, 2017).

- Bregman TP, Sekercioglu CH, Tobias JA. 2014. Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation* **169**:372–383. Elsevier Ltd.
- Breiman L. 2001. Random forests. *Machine Learning* **45**:5–32.
- Breiman L, Cluter. 2018. Package “randomForest.” Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/randomForest.pdf>.
- Buskirk WH. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *The American Naturalist* **110**.
- Castaño-Villa GJ, Ramos-Valencia SA, Fonturbel FE. 2014. Fine-scale habitat structure complexity determines insectivorous bird diversity in a tropical forest. *Acta Oecologica* **61**:19–23.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7**:241–253.
- Chen C, Liaw A, Breiman L. 2004. Using random forest to learn imbalanced data.
- Claramunt S, Derryberry EP, Remsen J V., Brumfield RT. 2012. High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**:1567–1574. Available from <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2011.1922>.
- Córdova-Tapia F, Zambrano L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas* **24**:78–87.
- Cousin JA, Phillips RD. 2008. Habitat complexity explains species-specific occupancy but not species richness in a Western Australian woodland. *Australian Journal of Zoology* **56**:95–102.
- Crutsinger GM, Collins MD, Fordyce JA, Gompert Z, Nice CC, Sanders NJ. 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process. *Science* **647**:966–968.
- Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson JC. 2007. Random Forests for Classification in Ecology. *Wildland Resources Faculty Publications Wildland* **88**:2783–2792.

- de Bello F et al. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation* **19**:2873–2893.
- De Souza DM, Flynn DFB, Declerck F, Rosenbaum RK, De Melo Lisboa H, Koellner T. 2013. Land use impacts on biodiversity in LCA: Proposal of characterization factors based on functional diversity. *International Journal of Life Cycle Assessment* **18**:1231–1242.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:20684–20689.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:646–655.
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes **65**:169–175.
- Echeverry-Galvis MÁ, Forero Fuentes I dimitri. 2015. Colección de aves del Museo de Historia Natural de la Pontificia Universidad Javeriana. Pontificia Universidad Javeriana. Available from <http://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=puj-003-aves> (accessed August 17, 2017).
- Edwards FA, Edwards DP, Hamer KC, Davies RG. 2013. Impacts of logging and conversion of rainforest to oil palm on the functional diversity of birds in Sundaland. *Ibis* **155**:313–326.
- Elphick CS. 2010. Why Study Birds in Rice Fields? *Waterbirds* **33**:1–7.
- Ersier LIXB, Lanchard JULB, Rey THB, Arpenter STRC, Brose U, Al ET. 2006. CONSUMER–RESOURCE BODY-SIZE RELATIONSHIPS IN NATURAL FOOD WEBS Consumer–resource body-size relationships in natural food wbs. *Ecology* **87**:2411–2417.
- Eusse Gonzales D, Ruiz-Guerra C, Castillo-Cortes LF, Johnston-Gonzales R, Arango C. 2014. Aves Acuáticas de las sabanas inundables del Meta y Casanare. Asociación para el estudio y conservación de las aves acuáticas en Colombia. Available from <http://ipt.biodiversidad.co/valle/resource?r=avesacuaticasmetacasanare> (accessed August 17, 2017).
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits, WJ, Van Buskirk J, McCollum SA. 1996.

- Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* **147**:282–286.
- Fawcett T. 2006. An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognition Letters* **27**:861–874.
- Finch D. 1991. Report: Population Ecology, Habitat Requirements, and Conservation of Neotropical Migratory Birds.
- Flather CH, Sauer JR. 2014. Using landscape ecology to test Hypotheses About Large-Scale Abundance Patterns in Migratory Birds large-scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology* **77**:28–35.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* **12**:22–33.
- Foden WB et al. 2013. Identifying the World's Most Climate Change Vulnerable Species: A Systematic Trait-Based Assessment of all Birds, Amphibians and Corals. *PLoS ONE* **8**:1–13.
- Foley JA et al. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* **309**:570–574.
- Freitas JR, Mantovani W. 2017. An overview of the applicability of functional diversity in Biological Conservation. *Brazilian Journal of Biology*:1–8.
- Friedman JH. 2001. Greddy function approximation: A gradient boosting machine. *Statistics* **29**:1189–1232.
- Fujioka M, Don Lee S, Kurechi M, Yoshida H. 2010. Bird use of Rice Fields in Korea and Japan. *Waterbirds* **33**:8–29.
- Garcia-ulloa J, Sloan S, Pacheco P, Ghazoul J, Koh LP, Webb E, Levin P. 2012. Lowering environmental costs of oil-palm expansion in Colombia **5**:366–375.
- Gilroy JJ, Prescott GW, Cardenas JS, Castañeda PGDP, Sánchez A, Rojas-Murcia LE, Medina Uribe CA, Haugaasen T, Edwards DP. 2015. Minimizing the biodiversity impact of Neotropical oil palm development. *Global Change Biology* **21**:1531–1540.
- Gilroy JJ, Uribe CAM, Haugaasen T, Edwards DP. 2014. Effect of scale on trait predictors of

- species responses to agriculture. *Conservation Biology* **29**:463–472.
- Gregory RD et al. 2018. Developing indicators for European birds. *Royal Society* **360**:269–288.
- Handbook of the Birds of the World Alive. 2018. Handbook of the Birds of the World Alive. Available from <https://www.hbw.com/> (accessed March 11, 2018).
- Harrington R et al. 2010. Ecosystem services and biodiversity conservation: Concepts and a glossary. *Biodiversity and Conservation* **19**:2773–2790.
- Henle K, Davies KF, Kleyer M, Margules C, Settele J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation:207–251.
- Herrel A, Podos J, Huber SK, Hendry AP. 2005. in a population of and morphology Bite performance of beak for the evolution Darwin ' s finches : implications shape **19**:43–48.
- Higginson AD. 2017. Conflict over non-partitioned resources may explain between-species differences in declines: the anthropogenic competition hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **71**:71–99. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Hilden O. 1965. Habitat selection in birds: A review. *Annales Zoologici Fennici* **2**:53–75.
- Hilty SL, Brown WL. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press.
- Hooper D. U. et al. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. Pages 192–208 in M. Loreau, S. Naeem, and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press on Demand.
- Hua F, Yong DL, Janra MN, Fitri LM, Prawiradilaga D, Sieving KE. 2016. Functional traits determine heterospecific use of risk-related social information in forest birds of tropical South-East Asia. *Ecology and Evolution* **6**:8485–8494.
- Hurlbert AH. 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* **7**:714–720.
- Hutto RL. 1989. The effect of habitat alteration on migratory land birds in a west mexican tropical deciduous forest: A conservation perspective. *Biological sciences* **3**:138–148.
- Ibrahim M, Villanueva C, Casasola F, Rojas J. 2006. Sistemas silvopastoriles como una

herramienta para el mejoramiento de la productividad y restauración de la integridad ecológica de paisajes ganaderos. *Pastos y Forrajes* **29**:383–419. Available from <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=lah&AN=20073245098&site=ehost-live%5Cnemail:mibrahim@catie.ac.cr>.

Jaksi FM. 1981. Abuse and Misuse of the Term “Guild” in Ecological Studies. *Oikos* **37**:397.

Jullien M, Clobert J. 2000. The Survival Value of Flocking in Neotropical Birds : Reality or Fiction? *Ecology* **81**:3416–3430.

Katayama N, Osawa T, Amano T, Kusumoto Y. 2015. Are both agricultural intensification and farmland abandonment threats to biodiversity? A test with bird communities in paddy-dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **214**:21–30. Elsevier B.V. Available from <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.014>.

Kattge J et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**:2905–2935.

Koh LP, Wilcove DS. 2008. Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation Letters* **1**:60–64.

Koskimies P. 1989. Birds as a tool in environmental monitoring. *Annales Zoologici Fennici* **26**:153–166.

Kuhn M et al. 2017. Package “caret” Classification and Regression Training Description Misc functions for training and plotting classification and regression models:213. Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/caret/caret.pdf>.

Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545–556.

Leck CF. 1972. The impact of some north american at fruiting trees in Panama. *The AUK* **89**:842–850.

Lederer RJ. 1975. Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *The Auk* **92**:385–387.

Leisler B, Winkler H. 1985. Ecomorphology. Pages 155–186 in R. F. Johnston, editor. *Current*

Ornithology. Springer.

- López-Ricaurte L, Edwards DP, Romero-Rodríguez N, Gilroy JJ. 2017. Impacts of oil palm expansion on avian biodiversity in a Neotropical natural savanna. *Biological Conservation* **213**:225–233.
- Lopez Ordoñez J, Stiles FG, Parra Vergara JL. 2016. La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Page 236 in B. Salgado-Negret, editor. *La Ecología Funcional de la biodiversidad: estudio, manejo y conservación como aproximación al protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D. C. Colombia.
- Luck GW, Carter A, Smallbone L. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE* **8**:1–11.
- Luck GW, Lavorel S, Mcintyre S, Lumb K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* **81**:1065–1076.
- Luskin MS, Potts MD. 2011. Microclimate and habitat heterogeneity through the oil palm lifecycle Oil palm. *Basic and Applied Ecology* **12**:540–551. Elsevier GmbH.
- MacArthur RH, MacArthur JW, Preer J. 1962. On Bird Species Diversity. II. Prediction of Bird Census from Habitat Measurements. *The American Naturalist* **96**:167–174. Available from <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282219>.
- Maechler M, K R, Struyf A, Hornik H. 2018. Package “cluster.” Available from <http://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>.
- Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. Page (Sons JW, editor). Princeton University Press, Princeton.
- Martín López B, González JA, Díaz S, Castro I, García Llorente M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* **16**:69–80.
- Martin TG, Possingham HP. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using.

- Journal of Applied Ecology **42**:400–408.
- Martínez AE, Gomez JP, Ponciano JM, Robinson SK. 2016. Functional Traits , Flocking Propensity , and Perceived Predation Risk in an Amazonian Understory Bird Community. *The American Naturalist* **187**:607–619.
- McKay WD. 1980. The influence of agriculture on avian communities near Villavicencio, Colombia. *Wilson Bulletin* **92**:381–389.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Moermond TC, Denslow JS. 1985. Neotropical Avian Frugivores: Patterns of Behavior, Morphology, and Nutrition, with Consequences for Fruit Selection. *Neotropical Ornithology* **36**:865–897.
- Moreno Mojica CB. 2017. Diversidad taxonómica y funcional de aves asociadas a diferentes tipos de vegetación. Pontificia Universidad Javeriana de Bogotá.
- Morse DH. 1977. Avoidance Behavior in Heterospecific Groups. *Bioscience* **27**:332–339.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* **6**:1–9.
- Naeem S, Wright JP. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insormountable problem. *Ecology Letters* **6**:567–579.
- Najera A, Simonetti JA. 2009. Enhancing Avifauna in Commercial Plantations. Najera, Andrea Simonetti, Javier **24**:319–324.
- Naranjo LG, Amaya JD, Eusse González D, Cifuentes-Sarmiento Y. 2012. *Guía de las Especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia -Aves*. Vol. 1. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF, Bogotá, DC.
- Newbold T, Scharlemann JPW, Butchart SHM, Sekercioglu ÇH, Alkemade R, Booth H, Purves DW. 2013. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:1–8.

- Ortiz YG, Moreno CE. 2017. La diversidad funcional en comunidades animales : una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation* **40**:165–174.
- Pacifici M et al. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* **5**:215–225.
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**:741–758.
- Petchey OL, Hector A, Gaston KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* **85**:847–857.
- Powell GVN. 1985. Sociobiology and Adaptive Significance of Interspecific Foraging Flocks in the Neotropics. *Neotropical Ornithology* **36**:713–732.
- Prescott GW, Gilroy JJ, Hugaasen T, Medina Uribe CA, Foster WA, Edwards DP. 2016. Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation* **197**:139–145.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Available from <https://www.r-project.org/> (accessed April 2, 2018).
- Ramírez B, Parra J, Ruiz JM. 2012. Aves laguna El Tinije. Asociación de Becarios del Casanare - ABC. Available from <http://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=abc-2009-aves> (accessed August 17, 2017).
- Renjifo LM. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* **13**:1124–1139.
- Restall RL, Rodner C, Lentino R. M. 2007. *Birds of northern South America : an identification guide*. Yale University Press.
- Ricklefs RE. 2008. Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist* **172**:741–750. Available from <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/593002>.
- Rico A, Solórzano A. 2011. Avifauna asociada a un cultivo de arroz de los llanos centrales de Venezuela. *Revista Venezolana de Ornitología* **1**:17–36.
- Ridgely RS, Tudor G. 2009. *Field guide to the songbirds of South America : the passerines*.

University of Texas Press.

- Ridgely RS, Tudor G, Brown WL. 1989. The birds of South America: Volume 1: the oscine passerines. University of Texas Press.
- Robinson SK, Holmes RT, Dec N, Son SR, Holmes T. 1982. Foraging Behavior of Forest Birds : The Relationships Among Search Tactics , Diet , and Habitat Structure. *Ecology* **63**:1918–1931.
- Romero Ruíz MH, Galindo García G, Otero García J, Armenteras Pascual D. 2004. Ecosistemas de la cuenca del orinoco colombiano. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Root RB. 1962. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher 1. *Ecological monographs* **37**:317–350.
- Rousseeuw PJ. 1987. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics* **20**:53–65.
- Sala OE et al. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* **287**:1770–1774.
- Savilaakso S et al. 2014. Systematic review of effects on biodiversity from oil palm production. *Environmental Evidence* **3**:3–20.
- Sekercioglu CH. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:464–471.
- Sheldon FH, Stewart C, Styring AR, Thom MDF, Woodcock P, Hill JK. 2013. Trait-dependent declines of species following conversion of rain forest to oil palm plantations:253–268.
- SiB Colombia. 2018. SiB Colombia. Available from <https://www.sibcolombia.net/> (accessed March 11, 2018).
- Sing T, Sander O, Beerenwinkel N, Lengauer T. 2015. Visualizing the Performance of Scoring Classifier Package"ROCR". Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/ROCR/ROCR.pdf>.
- Sitters H, York A, Swan M, Christie F, Stefano J Di. 2016. Opposing responses of bird functional diversity to vegetation structural diversity in wet and dry forest. *PLoS ONE* **11**:1–18.

- South American Classification Committee. 2018. Species lists of birds for South American countries and territories. Available from <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCCountryLists.htm> (accessed March 11, 2018).
- Sridhar H, Beauchamp G, Shanker K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* **78**:337–347.
- Stafford JD, Kaminski RM, Reinecke KJ. 2010. Avian Foods, Foraging and Habitat Conservation in World Rice Fields. *Waterbirds* **33**:133–150.
- Stiles F, Raz L, Agudelo H. 2016. Colección Ornitológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN-Or). Universidad Nacional de Colombia. Available from <http://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=aves-icn-mhn> (accessed August 17, 2017).
- Stroud JT, Bush MR, Ladd MC, Nowicki RJ, Shantz AA, Sweatman J. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution* **5**:4757–4765.
- Swaddle JP, Lockwood R. 1998. Morphological Adaptations to Predation Risk in Passerines Morphological adaptations to predation risk in passerines **29**:172–176.
- Tamaris-turizo DP, López-arévalo HF, Rodríguez NR. 2017. Efecto de la estructura del cultivo de palma de aceite *Elaeis guineensis* (Arecaceae) sobre la diversidad de aves en un paisaje de la Orinoquía colombiana **65**:1569–1581.
- Tellería JL, Hera ID La, Perez-Tris J. 2013. Morphological Variation as a Tool for Monitoring Bird Populations: A Review. *Ardeola* **60**:191–224.
- Temple SA, Wiens JA. 1989. Bird populations and environmental changes: can birds be bio-indicators? *American Birds* **11**:260–270.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**:79–92.
- Thomas A. 1993. On the aerodynamics of birds tails. *Royal Society* **340**:361–380.
- Tillé AY, Matei A, Matei MA. 2016. Survey Sampling Package “sampling.” Available from

<https://cran.r-project.org/web/packages/sampling/sampling.pdf>.

- Tilman D. 2001a. Functional Diversity. Pages 109–120 in S. Levin, R. Colwell, G. Daily, J. Lubchenco, H. A. Mooney, E. Schulze, and D. Tilman, editors. *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press.
- Tilman D. 2001b. Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science* **292**:281–284.
- Trujillo F et al. 2015. Caracterización de fauna y flora para el establecimiento de límites funcionales de humedales en tres ventanas piloto: Ciénaga de la Virgen, Ciénaga Zapatosa y Complejo de humedales Paz de Ariporo - Hato Corozal. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Available from http://ipt.biodiversidad.co/iavh/resource?r=rrbb_humedal_faunaflora_2015 (accessed August 17, 2017).
- Vandewalle M et al. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* **19**:2921–2947.
- Vetter D, Hansbauer MM, Ve Z. 2011. Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates : a quantitative review. *Eco* **34**:1–8.
- Vieira MI et al. 2015. Caracterización biótica para la conservación de especies amenazadas en el área de influencia del oleoducto bicentenario, departamentos de Arauca y Casanare, Colombia. Fundación Reserva Natural La Palmita Centro de Investigación, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Available from http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=rrbb_bicentenario_faunaflora_2015.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882–892.
- Willson MF. 1971. Seed size preference in finches. *Wilson Bulletin* **84**:449–455.
- Woodcock P, Yu DW. 2014. Selective-logging and oil palm : Multitaxon impacts , biodiversity indicators , and trade-offs for conservation planning Selective-logging and oil palm : multitaxon impacts , biodiversity. *Ecological Applications* **24**:2029–2049.

Wright JP, Naeem S, Hector A, Lehman C, Reich PB, Schmid B, Tilman D. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* **9**:111–120.

Zamudio JA, Castillo LF, Eusse D, Johnston R, Ruiz C. 2013. Aves Playeras y Otras Aves Asociadas a Arrozales en los Departamentos de Casanare y Meta en 2009 - 2010. Asociación para el estudio y conservación de las aves acuáticas en Colombia. Available from http://ipt.biodiversidad.co/valle/resource?r=aves_asociadas_arrozales_casanare_meta_2009#contacts (accessed August 17, 2017).