

UNIVERSIDAD DEL VALLE



Evaluación de los criterios implementados en la categorización del riesgo de extinción de aves de Colombia y la contribución de elementos filogenéticos al riesgo de amenaza en especies del género *Coeligena* (Aves:Throchilidae)

Estudiante

Natalia Juliet Pérez Amaya

Director

Raúl Ernesto Sedano Cruz. Ph. D

Maestría en Ciencias-Biología

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

21 de septiembre de 2018

Nota de aceptación:

Firma del jurado

Firma del jurado

Santiago de Cali, 21 de septiembre de 2018

AGRADECIMIENTOS

A Raúl Sedano, mi director de trabajo de investigación, por su confianza, enseñanzas y apoyo en todo este proceso.

A Hugo Mantilla-Meluk por su motivación y fomento en el camino de la academia y su apoyo y colaboración profesional y personal en todo este proceso.

A toda mi familia y principalmente a mis padres y mi hermano, por su colaboración, apoyo, cariño y entusiasmo a lo largo de mi formación personal y académica.

A la Universidad del Valle, La Facultad de Ciencias Naturales y Exactas y el Posgrado en Ciencias Biología, por colaboración en los procesos asociados al desarrollo de esta maestría.

Al grupo de Investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle.

Al grupo de Investigación en Ecofisiología, Biogeografía y Evolución de la Universidad del Valle.

A Wilmar Torres, por su asesoría en el componente estadístico.

Y al programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores de Colciencias.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	9
CAPÍTULO 1	12
VARIABLES ECOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS RELEVANTES EN LA CATEGORIZACION DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE AVES DE COLOMBIA	12
1.1 RESUMEN	12
1.2 ABSTRACT	13
1.3 INTRODUCCION	14
1.4 ANTECEDENTES	16
1.5 OBJETIVOS	17
1.6 MÉTODOS.....	18
1.6.1 Captura de datos.....	18
1.6.2 Identificación de variables	18
1.6.3 Análisis estadístico	19
1.7 RESULTADOS	20
1.7.1 Selección de modelos.....	21
1.7.2 Cambios en la categoría de riesgo libros rojos vs. modelos	22
1.7.3 Variables informativas contexto libro rojo de aves de Colombia 2002.....	23
1.7.4 Variables informativas contexto libro rojo de aves de Colombia 2014-2016	24
1.8 DISCUSIÓN	26
1.8.1 Libros rojos y el riesgo de extinción.....	26
1.8.2 Variables informativas en los modelos seleccionados.....	27
1.8.2.1 Variables espaciales	27
1.8.2.2 Tamaño como variable informativa	30
1.8.3 Libros rojos, herramientas sujetas a evolución	30
1.9 CONCLUSIONES	31
1.10 LITERATURA CITADA.....	32
CAPÍTULO 2	70

EVOLUCIÓN DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN EL GÉNERO <i>COELIGENA</i> (TROCHILIDAE: AVES)	70
2.1 RESUMEN	70
2.2 ABSTRACT	71
2.3 INTRODUCCIÓN	72
2.4 ANTECEDENTES	74
2.5 OBJETIVOS	75
2.6 MATERIALES Y MÉTODOS	75
2.6.1 Análisis filogenético	75
2.6.2 Distribución altitudinal	76
2.6.4 Contrastes filogenéticamente independientes (PIC por sus siglas en inglés)	77
2.7 RESULTADOS	78
2.7.1 Análisis filogenético	78
2.7.2 Correlación de contrastes filogenéticamente independientes	80
2.8 DISCUSIÓN	82
2.8.1 Reconstrucción filogenética	83
2.8.2 Patrones de distribución altitudinal	84
2.9 CONCLUSIONES	88
2.10 LITERATURA CITADA	88
DISCUSIÓN GENERAL	98
CONCLUSIONES GENERALES	100
LITERATURA CITADA-GENERAL	100

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1. Coeficientes de regresión y efectos marginales de las variables predictoras sobre la categoría de riesgo de amenaza para las especies incluidas en el libro rojo de aves de Colombia 2002 de acuerdo con el modelo logit.....	24
Tabla 1.2. Coeficientes de regresión y efectos marginales de las variables predictoras sobre la categoría de riesgo de amenaza para las especies incluidas en el libro rojo de aves de Colombia 2014-2016 de acuerdo con el modelo probit.....	25
Tabla 2.1. Marcadores y número de muestras empleadas en las reconstrucciones filogenéticas para <i>Coeligena</i>	79
Tabla 2.2. Correlación de los límites de distribución altitudinal para el género <i>Coeligena</i>	81

LISTA FIGURAS

Figura 1.1. Comparación de modelos de categorización de especies de acuerdo al riesgo de amenaza.....22

Figura 2.1. Reconstrucción ancestral de los límites de distribución altitudinal: a) límite superior, b) límite inferior y c) rango de la distribución altitudinal para el género *Coeligena*.....82

LISTAS ESPECIALES

Capítulo 1

Anexo I -Observaciones taxonómicas y detalles especiales para algunas especies.....	38
Anexo II -Variables predictoras y fuentes de información.....	39
Anexo III -Detalles metodológicos para los análisis estadísticos.....	50
Anexo IV -Resultados evaluación dos (VH+C).....	53
Anexo V -Probabilidad de asignación de cada especie a cada categoría en según los modelos seleccionados en el presente trabajo.....	54

Capítulo 2

Anexo I -Especies, localidades y marcadores moleculares usados en el análisis filogenético en este estudio.....	93
Anexo II -Variables altitudinales analizadas en la correlación de contrastes filogenéticamente independientes para cada una de las poblaciones de <i>Coeligena</i>	96
Anexo III -Propuesta filogenética para las 11 especies del género <i>Coeligena</i>	97

INTRODUCCIÓN

Colombia es un país que puede categorizarse como megadiverso (Mittermeier & Goettsch 1997), y que además ha sido listado en el primer lugar en número de aves a nivel global (BirdLife Internacional 2018: 1877 especies, Avendaño *et al.* 2017: 1909 especies).

Colombia, es también una de las naciones que experimenta una de las tasas más elevadas de transformación de sus sistemas naturales, situación que compromete la conservación de segmentos de su diversidad, particularmente en la región Andina en la cual se encuentran ubicados los principales centros poblados del país (Kattan 1998). Una de las estrategias efectivas de alerta sobre el riesgo de extinción de las especies, son listados de especies amenazadas en los libros rojos. Para Colombia, en el caso de las aves, se cuenta con dos ediciones de libros rojos, la primera de ellas publicada en el año 2002 (a nivel nacional, Renjifo *et al.* 2002) y la segunda que cuenta con dos versiones regionales, la primera de estas se enfoca en las especies de aves distribuidas en los bosques húmedos de los Andes y la Costa Pacífica de Colombia (Renjifo *et al.* 2014) y la segunda, en especies de aves distribuidas en ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país (Renjifo *et al.* 2016), en las que se reportan respectivamente 162, 88 y 90 fichas de especies que han sido analizadas de acuerdo a los criterios de amenaza de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, IUCN en inglés). A pesar de la utilización frecuente de los libros rojos como herramientas de conservación en la toma de decisiones, a la fecha, la inclusión de especies bajo algún grado de amenaza en los libros rojos se sustenta principalmente en la opinión de expertos, sin involucrar procedimientos de ordenamiento sistemático que permitan una evaluación estadística en el proceso de categorización. Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), uno de los principales criterios a ser considerados por los expertos en este tipo de evaluaciones, se refiere al rango de extensión en ocupación del taxón analizado, variable que es utilizada, además, como predictor de parámetros demográficos (Renjifo *et al.* 2002, Renjifo *et al.* 2014 y Renjifo *et al.* 2016). De otra parte, a pesar de los avances recientes en el entendimiento de los patrones evolutivos y relaciones filogenéticas para las

aves neotropicales, las categorizaciones de especies y en particular las relacionadas en los libros rojos colombianos, no tienen en cuenta este tipo de información en sus procedimientos.

Con la finalidad de examinar la contribución de las variables que tradicionalmente se consideran como factores que contribuyen en la categorización de amenaza de las especies de aves en Colombia y de aspectos de la biología y la ecología de las especies que en la actualidad no son tenidos en cuenta en el proceso de categorización del riesgo de extinción, fueron realizados modelos predictivos, con el objetivo de cuantificar el aporte de dichas variables a la categorización del riesgo de extinción para las aves en Colombia.

En el contexto de las especies amenazadas de Colombia, llaman la atención los colibríes de alta montaña, en particular el género *Coeligena*. Para este género, cambios dramáticos han ocurrido en la categorización de riesgo de extinción de algunas de sus especies. *C. orina*, había sido solo considerada como subespecie geográfica de *C. bonapartei*. Pero recientemente *C. orina* fue reconocida como una especie válida con poblaciones en la Cordillera Occidental (Krabbe *et al.* 2005), incorporándose a la lista de las especies con distribución restringida y endémica para el país. Este hecho resultó en su categorización en peligro crítico (CR). Por su parte, la especie *C. prunellei* cambió en su categoría de riesgo de extinción a pesar de su distribución geográfica restringida y de ser endémica para Colombia. Esta especie cambió a un grado de amenaza menor, de ser considerada en peligro (EN), pasó a ser casi amenazada (NT) (Renjifo *et al.* 2014). En este contexto, se tomó como caso de estudio el género de colibríes *Coeligena* para analizar la contribución de aspectos de su historia evolutiva, en la interpretación del patrón de su distribución geográfica (aspectos espaciales que son tenidos en cuenta en la categorización de riesgo de extinción), con la implementación de un análisis de contrastes filogenéticamente independientes. Finalmente, se discute sobre la efectividad de los procedimientos de evaluación para la categorización de amenaza de las especies de aves de Colombia y el aporte de los análisis filogenéticos en la interpretación del riesgo de extinción de las especies.

En el desarrollo del presente trabajo se establece la siguiente hipótesis central:

- ¿Son informativos los análisis filogenéticos en el entendimiento del riesgo de extinción de aves en Colombia?

CAPÍTULO 1

VARIABLES ECOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS RELEVANTES EN LA CATEGORIZACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE AVES DE COLOMBIA

1.1 RESUMEN

Se examinó la contribución informativa de variables incorporadas en el proceso de categorización del riesgo de extinción de aves en Colombia, así como el aporte informativo de otros atributos propios de la biología de las especies, a través de la aplicación de modelos logísticos ordinales y probit ordinales para los libros rojos de aves de Colombia. Tan solo cinco de las 47 variables analizadas resultaron ser informativas en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción para las aves en Colombia: endemismo, hábitat potencial, presencia en áreas protegidas, tamaño y límite superior en la distribución altitudinal. Variables que en conjunto presentan un poder de predicción de más del 51%. Se encontró que la información contenida en los libros rojos es insuficiente para la implementación de modelos predictivos del riesgo de amenaza, ya que, de estas cinco variables, tan solo una (hábitat potencial) hace parte de las variables tenidas en cuenta en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción. La gran cantidad de atributos de la biología de las especies (cuatro de cinco) que resultaron ser informativas en el proceso de categorización de especies, y la recuperación de una única variable que hace parte de los criterios utilizados en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción para aves de Colombia, da cuenta de la importancia de la evaluación de los procedimientos y criterios usados históricamente en este proceso, además, señala el aporte que pueden llegar a tener otro tipo de atributos de la biología de las especies en este contexto.

Palabras Clave: categorización UICN, endemismo, límites altitudinales, listas rojas, riesgo de amenaza.

1.2 ABSTRACT

The content of red books for birds of Colombia was used to examine the relative contribution of variables implemented in the process of categorization of species by its extinction risk. This analysis was conducted by means of both ordinal logistics and ordinal probit models. Several other ecological and biological variables were also examined as predictors of the current categorization of their risk of extinction. Only five of 47 variables analyzed were informative to predict the categorization according to extinction risk for birds on the red book. These variables are endemism, potential habitat, presence in protected areas, body size and altitudinal distribution. But only potential habitat is part of the variables instrumental in the process of categorization according to the risk of extinction. This strongly suggest that the content of the red books is poorly informative on predictive models of categories of threat risk for Colombia birds. Altogether these five variables can predict over 51% of the categorization according to extinction risk for birds on the red books. This study highlights the importance of a statistical framework to continues examination of the procedures in the process of categorization according to the risk of extinction for avifauna of Colombia.

Key words: categorization IUCN, elevational limits, endemism, red lists, threat risk.

1.3 INTRODUCCIÓN

Una de las principales preocupaciones en conservación radica en la disparidad temporal en la triada: i) generación de conocimiento, ii) magnitud de las transformaciones de los sistemas naturales y iii) toma de decisiones. En general, las transformaciones de los sistemas naturales exceden en magnitud y velocidad a los procesos de: i) captura de datos, ii) procesamiento de información y iii) generación de consensos científicos que puedan ser aprovechados en la construcción de políticas para la conservación y planes de manejo asertivos. Esta situación ha promovido la generación de herramientas de interpretación de los cambios en los procesos naturales que provean alertas tempranas, identifiquen el grado de vulnerabilidad de las especies y sus sistemas y permitan priorizar los esfuerzos en conservación. En este contexto surgen los libros rojos que consisten en catálogos de especies categorizadas de acuerdo con su grado de vulnerabilidad al riesgo de extinción. Estos libros son elaborados a través de un protocolo establecido por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2001 y 2013) que involucra la consulta de expertos (soporte en el criterio de experticia), sobre un número limitado de variables biológicas, principalmente derivadas del área de distribución y el tamaño poblacional de las especies (garantía de interpretación), las cuales son utilizadas como proxys del grado de vulnerabilidad de las especies (Amaya-Espinel *et al.* 2011). Es claro que los procedimientos de cuantificación de estas variables como por ejemplo el área de distribución y tamaño poblacional, no necesariamente cuentan en todos los casos con una estandarización. Sin embargo, los libros rojos han cumplido con la expectativa de ser herramientas de fácil entendimiento, de manera que pueden ser utilizados tanto por expertos como por tomadores de decisiones, no necesariamente relacionados con el área de la biología de la conservación. Aunque existen opiniones encontradas sobre la simplificación, tanto en la escogencia de variables, como en los procedimientos utilizados en la categorización de las especies (Mace & Lande 1991, Keith 1998, Butchart & Dunn 2003, Robbirt *et al.* 2006, Webb 2008, Martín 2009, Collen *et al.* 2016, Ramesh *et al.* 2017), los libros rojos se han constituido en una herramienta fundamental en la toma de decisiones ambientales, siendo incorporados en

los procesos de gobernanza a través de políticas (Mace & Lande 1991, Butchart *et al.* 2004, Rodríguez *et al.* 2006, Martín 2009).

A pesar de su importancia, a la fecha, la producción de libros rojos no incluye: i) un procedimiento estadístico que evalúe la relevancia de los criterios utilizados en el proceso de categorización del riesgo de extinción de las especies. Como tampoco, ii) la evaluación de otros elementos de la biología de las especies (por ejemplo, su distribución altitudinal) ya categorizadas, en procura de examinar patrones de asociación entre ellas, que puedan directa o indirectamente proporcionar información sobre los factores que las afectan, comprometiendo potencialmente la efectividad y cobertura de esta herramienta.

De acuerdo con esto, para el presente trabajo, se plantean las siguientes hipótesis auxiliares:

- ¿Los atributos implementados en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia, constituyen predictores efectivos de la categoría de riesgo de extinción reportada en los libros rojos de aves de Colombia?
- ¿Es la información de la evaluación de riesgo de extinción en el 2002 un predictor efectivo del riesgo de amenaza de la evaluación 2014-2016?
- ¿Atributos ecológico y/o morfológicos que en la actualidad no hacen parte de los criterios utilizados en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia, son predictores efectivos de la categoría de acuerdo al riesgo de extinción reportada en los libros rojos de aves de Colombia?

1.4 ANTECEDENTES

El estatus de Colombia como país más diverso en aves en el globo (BirdLife Internacional 2018: 1877 especies, Avendaño *et al.* 2017: 1909 especies), ha resultado históricamente en una particular atención sobre el estado de conservación de las especies contenidas en este grupo faunístico. Es así como, la lista roja de aves de Lehman (1970), se cuenta entre las primeras producidas para la fauna del país, obra que complementada con la famosa Lista azul de aves de Hilty (1985), nutrieron el primer listado oficial de aves en peligro producido para Colombia (Renjifo 1998). Estos trabajos se vieron condensados y actualizados en la primera versión de libro rojo de aves para Colombia (Renjifo *et al.* 2002), a la que se continúa una segunda versión producida en dos volúmenes regionales, el primero de ellos enfocado en las especies de aves distribuidas en los bosques húmedos de los Andes y la Costa Pacífica de Colombia (Renjifo *et al.* 2014) y el segundo en las especies de aves distribuidas en ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país (Renjifo *et al.* 2016), en las que se reportan respectivamente 162, 88 y 90 fichas de especies que han sido analizadas de acuerdo a los criterios de amenaza de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

Las versiones de los años 2014 y 2016 han incorporado mejoras en los procedimientos de categorización, entre las que se cuentan: una mayor elaboración en los procedimientos utilizados para la generación de mapas de distribución potencial de las especies, ampliación en la cobertura taxonómica y un incremento en la consulta de información base para los taxa evaluados. Tras una comparación rápida entre la primera publicación del 2002 y sus dos versiones regionales más recientes, se evidencian cambios tanto a favor, como en contra del estatus de conservación de las especies de aves de Colombia, donde 24 de las especies analizadas han pasado a una categoría de riesgo mayor, 49 reportan una disminución en su categoría de riesgo de extinción y 67 permanecieron en la misma

categoría, evidenciándose de manera general que las especies de aves amenazadas en Colombia han presentado una disminución de su riesgo de extinción.

En Colombia, las especies reportadas en los libros rojos han tenido un fuerte impacto en la política ambiental nacional, siendo la principal fuente de todas las resoluciones del Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, en las que se prioriza la conservación de las especies (584 de 2002, 572 de 2005, 383 de 2010, 192 de 2014), incluida la más reciente No. 1912 de 2017, que para el caso de las aves lista las 141 especies en estado de amenaza contenidas en las versiones de libros rojos producidos para aves en Colombia (Renjifo *et al.* 2014 y Renjifo *et al.* 2016).

A pesar de su importancia y de las mejoras en los procedimientos metodológicos que han sido empleados en la elaboración de los libros rojos de aves de Colombia, a la fecha, no ha sido elaborado un análisis que permita determinar qué tan informativas son las variables empleadas en los protocolos de categorización sobre el riesgo de extinción de aves en Colombia, ni su relación con otro tipo de variables biológicas propias de cada taxón.

1.5 OBJETIVOS

-Examinar en un marco de modelamiento estadístico, la contribución informativa de variables asociadas a los criterios establecidos por la UICN y que son implementados en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves.

-Evaluar si variables morfológicas y ecológicas de los taxa son informativas en la categorización de acuerdo al riesgo de amenaza de aves en Colombia.

1.6 MÉTODOS

1.6.1 Captura de datos

La fuente de datos en el presente estudio corresponde a la información reportada en los libros rojos de aves de Colombia (Renjifo *et al.* 2002, 2014, 2016). Con el objetivo de evaluar cada contexto, fue elaborada una base de datos para cada versión del libro rojo, para un total de 162 especies para el libro rojo de aves de Colombia de 2002 (Renjifo *et al.* 2002) y 178 para el libro rojo de aves de Colombia 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016). La taxonomía y nomenclatura vigente corresponde con el acuerdo del Comité Suramericano de Clasificación (South American Classification Committee, SACC) de la Unión de Ornitólogos Americanos (Ramsen *et al.* 2017) (Ver Anexo I Observaciones taxonómicas).

1.6.2 Identificación de variables

El riesgo de extinción, como variable de respuesta, fue extraído de la categorización reportada en los libros rojos. Esta variable fue registrada de acuerdo con una clasificación en escala de 6 puntos: extinto (EX) = 6, en peligro Crítico (CR) y en peligro crítico probablemente extinta (CR-PE) = 5, en peligro (EN) = 4, vulnerable (VU) = 3, casi amenazado (near threatened: NT) = 2 y datos deficientes (DD) = 1. Para los análisis estadísticos fueron excluidas las especies categorizadas EX o DD, ya que las especies ubicadas en estas categorías no cuentan con información para las variables a examinar.

La estimación del aporte informativo de las variables predictoras sobre la variable de respuesta se realizó en dos evaluaciones diferentes. En la primera solo se tuvieron en cuenta las siete variables que tradicionalmente (Variables históricas = VH) han sido utilizadas en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia y que están enmarcadas en los criterios y subcriterios establecidos por la UICN (Tabla 5 en Renjifo *et al.* 2016) (Anexo II). En la segunda evaluación, estas siete variables fueron complementadas con 40 variables adicionales que representan aspectos de la biología y

ecología de las especies y que en la actualidad no son tenidas en cuenta en el proceso de categorización (VH+C, donde C corresponde a las variables complementarias, ver Anexo II), esto con el objetivo de evaluar el aporte de otros aspectos propios de la biología especies sobre la categorización. Se obtuvo información complementaria para cada una de estas variables predictoras en las siguientes fuentes: Hilty & Brown (1986), plataforma Neotropical birds de The Cornell Lab of Ornithology (Neotropical Birds Online), The IUCN Red List of Threatened Species, The Handbook of the Birds of the world Alive (del Hoyo *et al.* eds), Field guide to the birds of Colombia (McMullan & Donegan 2014) y Libro rojo de aves de Colombia (Renjifo *et al.* 2002, 2014, 2016)

1.6.3 Análisis estadístico

Fueron excluidas de los análisis las variables que presentaron el mismo estado de carácter para más del 75% de las especies, así mismo las que presentaron datos faltantes para más del 25% de las especies y aquellas para las cuales se recopiló información para menos del 10% de las especies en cada base de datos. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017).

Teniendo en cuenta la propiedad ordenada del riesgo de extinción, el aporte informativo de las variables predictoras sobre la de categorización del riesgo de extinción fue evaluado a partir de la implementación de modelos logísticos ordinales y probit ordinales. Estos modelos son parte integrante de los modelos lineales generalizados (López-González & Ruiz-Soler 2011) y permiten establecer un orden entre variables de respuesta categóricas ordinales, es decir, variables que no solo diferencian en este caso a las especies, sino que permiten establecer un orden entre ellas (Heredia *et al.* 2012), asumiendo un cambio direccional del riesgo, de modo que, para el contexto del presente trabajo, una especie aumenta su riesgo ordenadamente a la siguiente categoría de mayor amenaza, siendo consistente este proceso con la estructura de las categorías de riesgo establecidas por la UICN. En este contexto fueron estimados los modelos logit y probit para cada una de las bases de datos en cada una de las evaluaciones, y se seleccionaron las variables

estadísticamente significativas teniendo en cuenta el p-valor y el criterio de información de Akaike corregido (AICc) asociado a los modelos. Para los modelos resultantes se calculó el factor de inflación de varianza con el objetivo de estimar la multicolinealidad entre variables y excluir aquellas que presentaron colinealidad (Montgomery *et al.* 2002) (Ver Anexo III para detalles metodológicos). Se calculó la probabilidad de asignación de cada especie a cada una de las categorías de riesgo de acuerdo con los modelos seleccionados (aquella que presentó la mayor probabilidad fue la categoría asignada a cada especie).

Como criterio de selección entre modelos fue usado el poder de predicción, medido a partir de una validación cruzada donde fue calculado el porcentaje de acierto entre la categoría estimada por los modelos aquí presentados y aquella reportada en los libros rojos de aves de Colombia. Fueron seleccionados los modelos que presentaron el mayor porcentaje de predicción asociado al mayor número de especies analizadas. Finalmente, se realizó la prueba de Brant a los modelos seleccionados con el objetivo de validar el supuesto de líneas paralelas que implica un único coeficiente en las variables predictoras para las diferentes modalidades de la variable de respuesta (Williams 2006; Castro & Pérez y Soto 2017) y se interpretaron dichos modelos de acuerdo a los efectos marginales, los cuales permiten expresar el cambio de la variable de respuesta provocada por un cambio unitario en una de las variables dependientes, manteniendo constantes las demás variables (Williams 2006).

1.7 RESULTADOS

Para los análisis, fueron excluidas una especie extinta y nueve con DD para el contexto del libro rojo de aves de Colombia 2002 (Renjifo *et al.* 2002); y una especie extinta, nueve con DD y cuatro transeúntes para el contexto del libro rojo de aves de Colombia 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016), para un total de 152 y 168 especies respectivamente.

De las siete variables asociadas a los criterios implementados en el proceso de categorización, tres para el contexto del libro rojo 2002 (Renjifo *et al.* 2002) y seis para el contexto del libro rojo 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016), contaron con suficiente información como para ser incluidas en los análisis estadísticos. De las 40 variables complementarias, 18 fueron excluidas para los análisis del contexto del libro rojo 2002, y 14 para el contexto del libro rojo 2014-2016 (ver Anexo II).

1.7.1 Selección de modelos

En la primera evaluación (VH), fue seleccionado el modelo logit para el contexto del libro rojo 2002 el cual rescato como significativas a las variables: hábitat remanente y pérdida de hábitat, este modelo alcanzó un poder de predicción del 60,5% e incluyó el 71,7% de las especies. Por su parte para el contexto 2014-2016, tanto el modelo logit como el probit con las variables: porcentaje de pérdida de hábitat y abundancia, alcanzaron un poder de predicción del 61,5% e incluyeron el 69,6% de las especies en la base de datos.

En la segunda evaluación (VH+C), fue seleccionado el modelo logit para el contexto del 2002 el cual rescato como significativas las variables: endemismo, hábitat remanente y presencia en áreas protegidas. Este modelo presento un poder de predicción del 59,3% e incluyó el 77,6% de las especies. Para el contexto del libro rojo 2014-2016, fue seleccionado el modelo probit el cual rescató como significativas las variables: endemismo, tamaño corporal (cm), hábitat remanente y límite superior en la distribución altitudinal. Este modelo presentó un poder de predicción del 51,9% e incluyó el 95,2% de las especies (ver Anexo IV)

Teniendo en cuenta el número de especies asociadas a cada modelo y el rescate de tan solo dos variables significativas para cada modelo en la evaluación uno (VH), fueron seleccionados como modelos finales para cada contexto aquellos obtenidos en la evaluación dos (VH+C), pues a pesar de que el poder de predicción de estos es marginalmente menor que el obtenido en los modelos de la evaluación VH, estos incluyen una mayor cantidad de

especies y rescatan tres variables significativas para el contexto del libro rojo 2002 (Renjifo *et al.* 2002) y cuatro para el contexto del libro rojo 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016), lo que resulta en una mayor cobertura de taxa e información de variables. Para los dos modelos seleccionados, se comprobó el supuesto de líneas paralelas (probabilidad general prueba de Brant: 0,15 y 0,44 respectivamente).

1.7.2 Cambios en la categoría de riesgo libros rojos vs. modelos

De acuerdo con los resultados del presente estudio, se evidencia un aumento del número de especies ubicadas en las categorías VU y EN en los dos modelos seleccionados respecto a lo reportado en los libros de aves de Colombia. Con una sola excepción, que corresponde a el número de especies en la categoría EN para el contexto 2014-2016 (Fig. 1) (ver Anexo V, listado de recategorización de las especies de acuerdo con los modelos seleccionados).

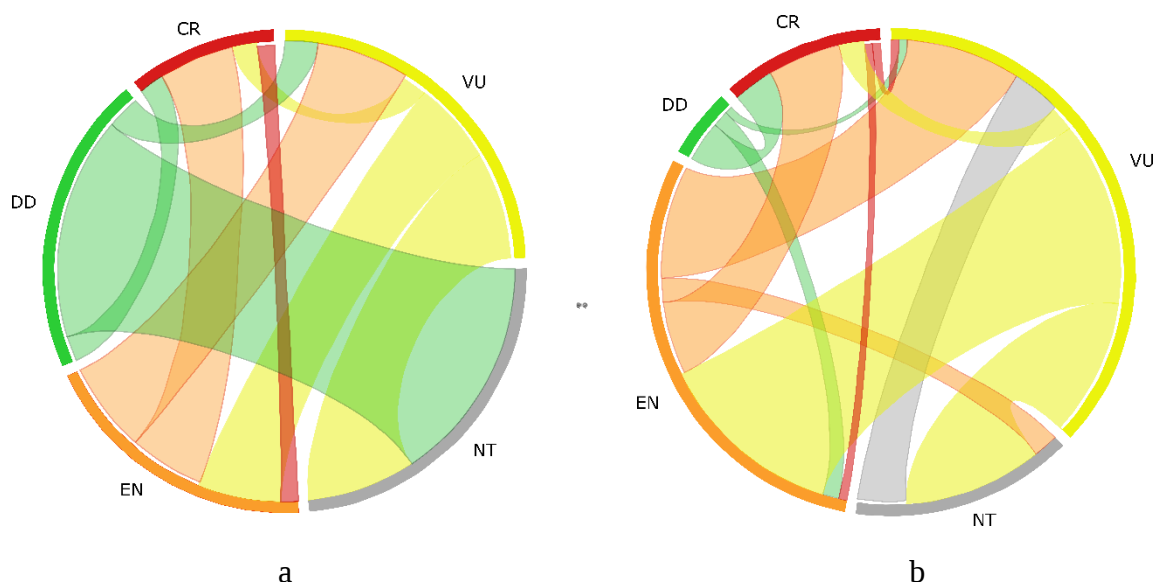


Figura 1.1. Comparación de modelos de categorización de especies de acuerdo al riesgo de amenaza. Cada banda muestra el recambio en el número de especies que fueron categorizadas con el modelo desarrollado en este estudio relativo al modelo de los libros rojos 2002 (a) y 2014-2016 (b). El color de las bandas indica la categoría hacia la que ocurrió el cambio del riesgo de amenaza de las especies.

De los resultados se destaca la disminución del número de especies en la categoría CR en los dos modelos seleccionados, disminución se presentó de manera más intensa para el contexto del libro rojo 2014-2016. También se observa la ausencia de especies ubicadas en la categoría NT en el modelo logit para el contexto del libro de aves de Colombia 2002 (Renjifo *et al.* 2002), y el aumento del número de especies ubicadas en la categoría DD al comparar estos resultados de este modelo con lo reportado en el libro rojo en este contexto (Renjifo *et al.* 2002) (Fig. 1.). Para el contexto del libro rojo 2002, el cambio con mayor número de especies se presentó de la categoría NT a la categoría DD (cinta verde en fig. 1), mientras que para el contexto del LR 2014-2016 fue de la categoría EN a VU (cinta amarilla fig. 1).

1.7.3 Variables informativas contexto libro rojo de aves de Colombia 2002

El modelo seleccionado para el contexto del libro rojo de aves de Colombia de 2002 indicó que las variables endemismo, hábitat remanente y presencia en áreas protegidas, presentaron en conjunto el mayor poder de predicción.

El coeficiente positivo obtenido para la variable endemismo, indica que una especie denominada endémica tiene mayor probabilidad de ser ubicada en las categorías de mayor riesgo, esta denominación aumenta en 33,9% la probabilidad de que una especie sea categorizada como EN y en un 11,3% para la categoría CR (Tabla 1.1). Los efectos marginales en las categorías NT y VU para la variable endemismo son negativos, lo que señala que disminuye la probabilidad de que una especie endémica para Colombia sea asignada en la categoría NT en un 10% y en la categoría VU en un 35,2% (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Coeficientes de regresión y efectos marginales de las variables predictoras sobre la categoría de riesgo de amenaza para las especies incluidas en el libro rojo de aves de Colombia 2002 de acuerdo con el modelo logit.

Variable	Coeficientes	Efectos marginales			
		NT	VU	EN	CR
Endemismo	1,807	-0,100	-0,352	0,339	0,113
Hábitat remanente	-0,475	0,026	0,092	-0,089	-0,030
Presencia en áreas protegidas	-0,926	0,051	0,180	-0,174	-0,058

Los coeficientes negativos obtenidos para las variables hábitat remanente y presencia en áreas protegidas indican que el incremento en el área remanente o del territorio de ocupación en áreas protegidas disminuye la probabilidad de que una especie sea asignada en una categoría de alto riesgo como EN o CR (Tabla 1.1).

1.7.4 Variables informativas contexto libro rojo de aves de Colombia 2014-2016

El modelo seleccionado para el contexto del libro rojo de aves de Colombia 2014-2016, reveló que las variables endemismo, hábitat remanente, límite superior en la distribución altitudinal y tamaño presentaron en conjunto el mayor poder de predicción para este contexto.

Los resultados señalan que una especie endémica tiene mayor probabilidad de ser ubicada en las categorías de mayor riesgo, probabilidad que aumentó en un 23,1% para la categorización EN y un 5,6% para CR. El efecto marginal de una especie denominada endémica en las categorías de menor riesgo (NT y VU) fue negativo, y la probabilidad de que una especie sea asignada en estas categorías disminuyó un 14,6% y 14,1% respectivamente (Tabla 1.2).

Tabla 1.2. Coeficientes de regresión y efectos marginales de las variables predictoras sobre la categoría de riesgo de amenaza para las especies incluidas en el libro rojo de aves de Colombia 2014-2016 de acuerdo con el modelo probit.

Variable	Coeficientes	Efectos marginales			
		NT	VU	EN	CR
Endemismo	0,749	-0,146	-0,141	0,231	0,056
Hábitat remanente	-0,285	0,056	0,054	-0,088	-0,021
Límite superior en la distribución altitudinal	0,308	-0,060	-0,058	0,095	0,023
Tamaño	0,683	-0,133	-0,128	0,210	0,051

De acuerdo con los resultados, a medida que aumenta el hábitat remanente, es más probable que las especies se ubiquen en las categorías NT y VU; y a medida que el hábitat remanente disminuye, aumenta la probabilidad de que las especies se encuentren en las categorías de mayor riesgo EN y CR. Este patrón es consistente con los resultados obtenidos para esta misma variable en el contexto del libro rojo de 2002 (Tabla 1.2).

Por su parte, el aumento de tamaño corporal tiene como efecto que las especies tengan menos probabilidad de ser clasificadas en las categorías de menor riesgo (NT y VU; valores negativos), mientras aumenta la probabilidad de clasificación en las categorías de mayor riesgo (EN y CR; valores positivos) (Tabla 1.2).

La variable límite superior de la distribución altitudinal presentó un coeficiente positivo, lo que indica que a medida que aumenta el límite superior en la distribución altitudinal de las especies incluidas en este análisis, aumenta la probabilidad de que estas sean ubicadas en una categoría de mayor amenaza. Los efectos marginales indican que a medida que aumenta el límite superior de la distribución altitudinal de las especies, es mayor la probabilidad de que estas sean categorizadas como EN o CR, ya que la magnitud de los efectos marginales para estas categorías es mayor que para las categorías de menor riesgo (NT o VU) (Tabla 1.2).

1.8 DISCUSIÓN

El presente trabajo constituye el primer análisis donde se evalúa la contribución informativa de las variables utilizadas como criterios en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia. Si bien, las reevaluaciones que ha tenido el libro rojo de aves en Colombia (Renjifo *et al.* 2002, 2014, 2016) han emitido una actualización del estatus de conservación de las especies en este grupo, a la fecha la pertinencia de las variables utilizadas y la determinación de cuales de estas variables son informativas en la categorización no ha sido evaluado sistemáticamente. Adicionalmente, esta categorización, tampoco ha sido utilizada como base de un procedimiento estadístico que permita determinar patrones de asociación entre otros elementos de la biología de las especies de aves y los diferentes factores que puedan afectar su riesgo de extinción.

1.8.1 Libros rojos y el riesgo de extinción

El poder de predicción asociado a los modelos obtenidos en este trabajo, indica que estos son sustancialmente diferentes a la propuesta de categoría de los libros rojos. Se considera que este poder predictivo puede estar relacionado con la metodología de asignación de las categorías de riesgo incorporada en los libros rojos de aves de Colombia, ya que, si una especie se encuentra en diferentes categorías de riesgo de acuerdo con diferentes criterios o subcriterios, se selecciona aquella de mayor riesgo como categoría definitiva para la especie (Renjifo *et al.* 2002, 2014, 2016), lo que se constituye en un sesgo pesimista de la asignación de la categoría para cada especie.

Teniendo en cuenta el número de especies, la cantidad de variables significativas y el poder de predicción asociado a los modelos obtenidos en este trabajo, se encontró que para ambos contextos del libro rojo de aves de Colombia, resultan ser más informativos aquellos modelos que involucran tanto las variables asociadas a los criterios establecidos por la UICN como las variables biológicas complementarias actualmente no hacen parte de dichos criterios; reflejando que por sí sola la información asociada al proceso de categorización de

acuerdo al riesgo de extinción y reportada en los libros rojos no es suficientemente informativa en el establecimiento de modelos predictivos del riesgo de extinción. Los cambios en la categorización predichos por los modelos obtenidos en el presente trabajo evidencian una tendencia de estos a ubicar las especies en categorías de menor riesgo (Fig. 1), reflejando así una tendencia optimista al ser comparados con el proceso de categorización establecido en los libros rojos de ave de Colombia.

1.8.2 Variables informativas en los modelos seleccionados

Las variables endemismo, hábitat remanente y presencia en áreas protegidas para el contexto del libro rojo de aves de Colombia de 2002 (Renjifo *et al.* 2002) y las variables endemismo, hábitat remanente, límite superior en la distribución altitudinal y tamaño corporal para el contexto del libro rojo de aves de Colombia de 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016), resultaron ser significativas en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción. Es de resaltar que, dentro de estas, tan solo el hábitat remanente hace parte de los criterios empleados en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia.

Las restantes cuatro variables pertenecen al grupo de atributos complementarios que reflejan aspectos de la biología de las especies, pero que en la actualidad no hacen parte de los criterios empleados en el proceso de categorización. Tan solo dos de estas variables (endemismo y hábitat remanente) son compartidas por ambos modelos, lo que indica que el modelo obtenido para el libro rojo de aves de Colombia de 2002 (Renjifo *et al.* 2002) no cuenta con suficiente información como para permitir predecir los comportamientos del libro rojo de aves de Colombia de 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016).

1.8.2.1 Variables espaciales

Del conjunto de variables informativas rescatadas como significativas en el presente trabajo, el endemismo, el hábitat remanente, la presencia en áreas protegidas y el límite superior en la distribución altitudinal, hacen parte directa de la dimensión espacial de la

distribución de las especies, resultado que se corrobora con lo reportado por Renjifo y Amaya-Villareal (2017), quienes reportan que más del 70% de las especies de aves califican como amenazadas bajo el criterio B, el cual hace referencia a la distribución geográfica de los taxa. El aspecto espacial cobra relevancia incluso en componentes demográficos, ya que para aquellas especies analizadas en los libros rojos para las cuales no existen datos directos de demografía, el tamaño poblacional ha sido inferido a partir de cálculos del área de hábitat remanente por especie y densidades poblacionales locales conocidas (Renjifo & Amaya-Villareal 2017).

Los resultados del presente trabajo resaltan la condición de endemismo como una variable que contribuye a la probabilidad de designación de una especie en las categorías de mayor preocupación (EN y CR), y a su vez, la condición de hábitat remanente, como una variable que aporta positivamente a la probabilidad de asignación de una especie en las categorías de menor preocupación (NT y VU). Múltiples estudios han señalado entre otras, que las especies con áreas de distribución restringida y en particular aquellas consideradas endémicas, son más susceptibles a los tensores de transformación de los ambientes naturales y a la extinción, debido entre otras a sus tamaños poblacionales pequeños, poca variabilidad genética y demandas de nicho especializadas (İşik 2011). La denominación de endemismo es comúnmente utilizada para designar especies restringidas a un límite político (región, país, departamento, entre otras) (Peterson & Watson 1998; Stiles 1998; Young 2007), sin embargo, técnicamente, una especie se considera endémica cuando su distribución es menor a 50.000 km² (Stattersfield *et al.* 1998). En los libros rojos, el endemismo (*sensu stricto*) no se constituye como criterio directo en el proceso de categorización, a pesar de que Colombia ocupa el tercer puesto en el número de especies endémicas de aves en el neotrópico (Brasil: 251, Perú: 138, Colombia: 87; fuente BirdLife Internacional 2018).

La presencia de una especie en un área de conservación es una condición que en el presente estudio contribuyó de manera negativa a la probabilidad de inclusión de esta en las categorías de mayor preocupación (EN y CR) para el contexto del libro rojo de aves de

Colombia 2002 (Renjifo *et al.* 2002). Es posible que el rescate de esta variable como significativa en el modelo, evidencie cierta circularidad derivada del uso de especies endémicas y/o amenazadas como criterio para la designación de áreas de protección, por ejemplo, Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS) (Instituto Alexander von Humboldt – BirdLife Internacional 2003). De esta manera, el establecimiento de áreas protegidas incluye dentro de su área especies endémicas y/o en peligro, lo que, en el futuro, estaría influyendo en la conservación de las especies sobre las cuales se estableció el área de conservación y en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción de estas.

El límite superior en la distribución altitudinal demostró ser significativo en la categorización del riesgo de extinción para el contexto de la segunda versión del libro rojo de aves de Colombia (Renjifo *et al.* 2014, 2016), aportando positivamente a la probabilidad de la designación de una especie en las categorías de mayor preocupación (EN y CR) (Tabla 1.2), lo que podría reflejar la relación existente entre elevación y disminución del área de hábitat disponible (Kattan & Franco 2004) y tal vez su efecto asociativo en el riesgo de extinción. El límite superior en la distribución altitudinal cobra relevancia en el contexto del cambio climático donde se pronostica un desplazamiento ascendente de las poblaciones biológicas en respuesta al desplazamiento de los cinturones térmicos y sus ecosistemas (Kappelle *et al.* 1999, Pounds *et al.* 1999), con una consecuente reducción de los ecosistemas de alta montaña. Es importante señalar en este punto, que más del 73% de las aves en Colombia se distribuyen en la región andina, zona que también incluye el mayor número de especies endémicas (Kattan *et al.* 2004). Los bosques húmedos de los Andes albergan el 43,6% de las especies de aves amenazadas en Colombia, región que además contiene la mayor cantidad de asentamientos y población humana en el país (Kattan 1998), por lo tanto, no es de extrañar, que el límite superior en la distribución altitudinal se presente como una variable informativa teniendo en cuenta las presiones ejercidas sobre la avifauna de la alta montaña en Colombia.

1.8.2.2 Tamaño corporal como variable informativa

EL tamaño corporal demostró ser informativo para el contexto del libro rojo 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016), aportando positivamente a la probabilidad de designación de una especie en las categorías de mayor preocupación (EN y CR) (Tabla 1.2). Es de resaltar que para aves de gran porte han sido reportados varios tensores que los hacen particularmente susceptibles, entre estos la cacería de subsistencia en grupos como patos, pavas y paujiles (Ojasti 1993; Renjifo *et al.* 2002; Brooks *et al.* 2006; Renjifo *et al.* 2014, 2016) la muerte por retaliación en grandes rapaces como las águilas (Márquez *et al.* 2005) y el tráfico ilegal en grandes psitácidos (Sandoval 2012, Renjifo *et al.* 2014, Renjifo & Amaya-Villareal 2017). Adicionalmente, las aves de gran porte en Colombia representan también, algunos de los grupos más sensibles a las trasformaciones de las coberturas originales, debido a su especificidad de hábitat, como ejemplifican: *Phoenicopterus ruber* y *Vultur gryphus*; y distribución restringida, como en el caso de las endémicas: *Crax alberti* (CR) y *Penelope perspicax* (EN), *Hypopyrrhus pyrohypogaster* (VU), *Macroagelaius subalaris* (EN), y *Psarocolius cassini* (EN).

1.8.3 Libros rojos, herramientas sujetas a evolución

A pesar de la alta popularidad que los LR han ganado en las últimas décadas, la controversia sobre su utilidad nutre prolíficamente la literatura científica, siendo los ejes fundamentales de debate: la pertinencia de los criterios y los procedimientos utilizados en la designación de estatus de conservación de los taxones analizados, así como su validez temporal (Mace & Lande 1991; Keith 1998; Butchart & Dunn 2003; Butchart *et al.* 2004; Robbirt *et al.* 2006; Harris & Pimm 2007; Webb 2008; Butchart & Bird 2009; Martín 2009; Collen *et al.* 2016; Ramesh *et al.* 2017). Por lo anterior, la producción de libros rojos no debería estar desligada de la generación de un protocolo de evaluación continuado en el tiempo, el cual permita una reestructuración de los criterios implementados de acuerdo a condicionantes históricos (Collen *et al.* 2016) y la incorporación de nuevas herramientas teniendo en cuenta aspectos biológicos particulares de los taxones (Keith 1998; Mace &

Lande 1991; Robbirt *et al.* 2006; Harris & Pimm 2007; Butchart *et al.* 2004; Martín 2009; Webb 2008; White & Bennet 2015; Machado & Loyola 2013).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo evidencian la importancia y pertinencia de la evaluación continuada de los criterios y protocolos utilizados en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción, las cuales permiten estimar el aporte de los criterios usados en los procesos de categorización, y proporcionan nuevas herramientas que mejoren estos métodos. El presente trabajo resalta la relevancia de las variables espaciales en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia, y llama la atención sobre la importancia del conocimiento de estos aspectos para las especies y sus diferentes poblaciones en Colombia.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, se presenta la siguiente recomendación:

-Aportar información sobre al hábitat remante para las especies que según los libros de aves de Colombia no califican como amenazadas bajo el criterio A, o no presentan estimación de este, ya que esta variable representa el 89,5% y el 88,9% de las especies con datos faltantes en el presente estudio para el contexto del libro rojo de aves de Colombia de 2002 y 2014-2016 respectivamente.

1.9 CONCLUSIONES

- Las variables empleadas en el proceso de categorización de acuerdo a el riesgo de extinción de aves en Colombia son insuficientes en la implementación de modelos predictivos del riesgo de amenaza, es decir, que la información contenida en los libros rojos es insuficiente para examinar la contribución relativa de los criterios implementados en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción de las aves en Colombia.

- La información recopilada en el libro rojo de aves de Colombia del 2002 es poco efectiva en la predicción de la categoría de riesgo de extinción proporcionada 12 años después en el libro rojo de aves de Colombia 2014-2016.
- El complemento de variables tradicionales del proceso de categorización con atributos morfológicos y ecológicos de las especies, resultó en un mejor modelo predictivo del riesgo de amenaza para las aves en Colombia. Sin embargo, los resultados obtenidos en los modelos son diferentes a lo registrado en los libros rojos y presentan un patrón optimista en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción.
- Se resalta la importancia del componente espacial en la categorización de acuerdo al riesgo de extinción de aves en Colombia, representado por el límite superior en la distribución altitudinal.

1.10 LITERATURA CITADA

- AVENDAÑO, J. E., BOHÓRQUEZ, C. I., ROSSELLI, L., ARZUZA-BUELVAS, D., ESTELA, F., CUERVO, A., STILES, G., RENJIFO, L. M. 2017. Lista de chequeo de las aves de Colombia: Una síntesis del estado del conocimiento desde Hilty & Brown (1986). Ornitología Colombiana 16: eAo1-1.
- AMAYA-ESPINEL, J. D., GÓMEZ, M. F., AMAYA-VILLARREAL, A.M., VELÁSQUEZ-TIBATÁ, J. Y RENJIFO, L. M. 2011. Guía metodológica para el análisis de riesgo de extinción de especies en Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Pontificia Universidad Javeriana. Pp 84.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2018. Country profile: Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Venezuela. Disponible en <http://www.birdlife.org/datazone/country/venezuela>. fecha de consulta: 19/01/2018.

- BUTCHART, S. & DUNN, E. 2003. Using the IUCN red list criteria to assess with declining populations. *Conservation Biology* 17, No. 5.
- BUTCHART, S. H. M., STATTERSFIELD, A. J., BENNUN, L. A., SHUTES, S. M., AKÇAKAYA, H. R., BAILLIE, J., STUART, S. N., HILTON-TAYLOR, C. & MACE, G. M. 2004. Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List Indices for birds. *PLoS Biology* 2, 2294–2304.
- BURTCART, S. H. M. & BIRD, J. P. 2009. Data deficient birds on the IUNC red list: What don't we know and why does it matter?. *Biological Conservation* 143, 239-247.
- BROOKS, D. M., CANCINO, L., & PEREIRA, S. L. 2006. Conserving cracids: The most threatened family of birds in the Americas. *Miscellaneous Publications of the Houston Museum of Natural Science* 6.
- CASTRO, D. A., & PÉREZ Y SOTO, A. 2017. Estimación de la probabilidad de incumplimiento para las firmas del sector económico industrial y comercial en una entidad financiera colombiana entre los años 2009 y 2014. *Cuadernos de Economía* 36(71), 294-319
- COLLEN, B., DULVY, N. K., GASTON, K. J., GÄRDENFORS, U., KEITH, D. A., PUNT, A. E., REGAN, H. M., BÖHM, M., HEDGES, S., SEDDON, M., BUTCHART, S. H. M., HYLTON-TAYLOR, C., HOFFMANN, M., BACHMAN, S. P., & AKÇAKAYA, H. R. 2016. Clarifying misconceptions of extinction risk assessment with the IUCN red list. *Biology Letters* 12, 20150843.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., CHRISTIE, D. A., & DE JUANA, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/55560> on 25 January 2018).
- HARRIS, G. & PIMM, S. L. 2007. Range size and extinction risk in forest birds. *Conservation Biology*.
- HEREDIA, J. J., RODRÍGUEZ, A. G., & VILALTA, J. A. 2012. Empleo de la regresión logística ordinal para la predicción del rendimiento académico. *Revista investigación operacional* 33(3), 252-267.
- HILTY, S. L. 1985. Distributional changes in the colombian avifauna: A preliminary Blue List. Páginas 1000-1012 en P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely,

- y F. G. Buckley, editores. Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs No. 36. American Ornithologists' Union. Lawrence, Kansas, USA.
- HILTY, S. & BROWN, W. L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press.
- IŞIK, K. 2011. Rare and endemic species: why are they prone to extinction?. Turkish Journal of Botany 35, 411-417
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. iv + 32pp.
- IUCN. 2013. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee.
- INSTITUTO ALEXANDER VON HUMBOLDT-BIRDLIFE INTERNACIONAL. 2003. Áreas importantes para la conservación de las aves – AICAS de Colombia. Información básica y manual para la denominación y designación.
- KATTAN, G. 1998. Transformación del paisaje y fragmentación del hábitat, ecosistemas terrestres. Pp. 76-82. En: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997 – Colombia. Tomo 2. IAVH, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- KATTAN, G. H., FRANCO, P., ROJAS, V., & MORALES, G. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. Journal of Biogeography 31, 1829-1839.
- KATTAN, G. H. & FRANCO, P. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. Global Ecology and Biogeography 13, 451-458.
- KAPPELLE, M., VAN VUUREN, M. M. I., & BASS, P. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. Biodiversity and Conservation 8, 1383-1397.
- KEITH, D. A. 1998. An evaluation and modification of world conservation union red list criteria for classification of extinction risk in vascular plants. Conservation Biology. Volume 12, No. 5: 1076-1090.

- LEHMANN, F. C. 1970. Avifauna in Colombia. Smithsonian Contribution to Zoology Number 26: 89-92. Smithsonian Institution Press.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, E. & RUIZ-SOLER M. 2011. Revista española de pedagogía 248, 59-80.
- MACE, G. M. & LANDE, R. 1991. Assessing extinction threats: Toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. Conservation Biology. Volume 5, No. 2.
- MACHADO, N. & LOYOLA R. D. 2013. A Comprehensive Quantitative Assessment of Bird Extinction Risk in Brazil. PLoS ONE 8(8), e72283. doi:10.1371/journal.pone.0072283
- MARQUEZ, C., BECHARD, M., GAST, F., & VANEGAS V. H. 2005. Aves rapaces diurnas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”. Bogotá, D.C.
- MARTÍN, J. L. 2009. Are the IUCN standard home-range thresholds for species a good indicator to prioritise conservation urgency in small islands?. A case study in Canary Islands (Spain). Journal for Natural Conservation 17, 87-98.
- MCMULLAN, M. & DONEGAN, T. 2014. Field Guide to the Birds of Colombia. Second edition. Fundación Proaves.
- MONTGOMERY, D. C., PECK, E. A. & VINING, G. G. 2002. Introducción al análisis de regresión lineal. 3ª Edición. Grupo Editorial Patria.
- NEOTROPICAL BIRDS ONLINE -T. S. SCHULENBERG (editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. retrieved from Neotropical Birds Online: <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/home>
- OJASTI, J. 1993. Utilización de la fauna silvestre en América Latina, situación y perspectivas para un manejo sostenible. Guía FAO conservación, Roma.
- PETERSON, A. T. & WATSON, D. M. 1998. Problems with areal definitions of endemism: The effects of spatial scaling. Diversity and Distributions 4, 189-194.
- POUNDS, J. A, FOGDEN, M. L. P. & CAMPBELL, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature 398, 611–615.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- RAMESH, V., GOPALAKRISHNA, T., BARVE, S., & MELNICK, D. J. 2017. Citizen science driven species distribution models estimate drastically smaller range sizes and higher threat levels for Western Ghats endemic birds. *Biological Conservation* 210, 205-221.
- REMSEN, J.V., JR., ARETA, J. I, CADENA, C. D, CLARAMUNT, S., JARAMILLO, A., PACHECO, J. F, PÉREZ-EMÁN, J., ROBBINS, M. B., STILES, F. G., STOTZ, D. F., ZIMMER, K. J. Version 2017. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponible en <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- RENJIFO, L.M. 1998. Especies de aves amenazadas y casi amenazadas de extinción en Colombia. Páginas 416- 426 en M. E. Chaves y N. Arango, editores. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia 1997. Tomo 1. Diversidad biológica. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá D. C., Colombia.
- RENJIFO, L. M., FRANCO-MAYA, A. M., AMAYA-ESPINEL, J. D, KATTAN, G. H, LÓPEZ-LANÚS, B. (editores.). 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá D.C.
- RENJIFO, L. M., GÓMEZ, M. F., VELÁSQUEZ-TIBATA, J., AMAYA-VILLARREAL, A. M., KATTAN, G. H., AMAYA-ESPINEL, J. D., BURBANO- GIRON, J. (editores.). 2014. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogota D.C.
- RENJIFO, L. M., AMAYA-VILLARREAL, A. M., BURBANO-GIRON, J., VELASQUEZ-TIBATA, J. (eds.). 2016. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogota D.C.

- RENJIFO, L. M. & AMAYA-VILLAREAL, A. M. 2017. Evolución del riesgo de extinción y estado actual de conservación de las aves en Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 41(161), 490-510
- ROBBIRT, K. M., ROBERTS, D. L., & HAWKINS, J. A. 2006. Comparing IUCN and probabilistic assessments of threat: do IUCN red list criteria conflate rarity and threat?. *Biodiversity and Conservation* 15, 1903-1912.
- RODRÍGUEZ, C. L., BARRERA, M. & CIRI, F. Editores. 2006-2016. Programa nacional para la conservación del Cóndor Andino en Colombia, planeación 2006-2016. Ministerio de ambiente, vivienda y desarrollo territorial. Editorial Jotamar.
- SANDOVAL, C. 2012. Guía para la identificación de loros y guacamayas sometidos al tráfico ilegal en Colombia. Ministerio de ambiente y desarrollo sostenible, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C.
- STATTERFIELD, A. J., CROSBY, M. J., LONG, A. J., & WEGE, D. 1998. Endemic Birds Areas of the World. Priorities for Biodiversity Conservation. BirdLife International, Cambridge, U. K.
- STILES, F. G. 1998. Especies de aves endémicas y casi endémicas de Colombia. Páginas: 378-385 y 428-432. En: Chaves, M. E. y N. Arango. (Eds.). Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad 1998-Colombia. Instituto Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Santa Fé de Bogotá.
- THE IUCN RED LIST OF THREATENED SPECIES. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Disponible en internet: <http://www.iucnredlist.org/>
- WEBB, G. J. W. 2008. The dilemma of accuracy in IUCN red list categories, as exemplified by hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata*. *Endangered species research*.
- WHITE, R. L. & BENNET, P. M. 2015. Elevational distribution and extinction risk in birds. *PLoS ONE* 10(4): e0121849. doi:10.1371/journal.pone.0121849.
- WILLIAMS, R. 2006. Generalized ordered logit/partial proportional odds models for ordinal dependent variables. *The Stata Journal* 6(1), 58-82.
- YOUNG, B. 2007. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia. NatureServe, Arlington, Virginia, EEUU.

Anexo I

Observaciones taxonómicas y detalles especiales para algunas especies

Las especies *Crypturellus saltuarius* y *Crypturellus columbianus* que en la actualidad son reconocidas como subespecies de *Crypturellus erythropus*, fueron analizadas como especies separadas en la base de datos del 2002 ya que así fueron reconocidas en este contexto.

Para la especie *Chlorochisa nittidisima* los datos cuantitativos fueron consignados en las bases de datos según los cálculos realizados en los libros rojos incluyendo el flanco occidental de la Cordillera Occidental.

Las especies *Cypseloides lemosi* y *Pterodroma phaeopygia* fueron ubicadas en tipo de pata anisodáctila.

Anexo II

Variables predictoras y fuentes de información

Definición de las variables predictoras y fuentes de información tenidas en cuenta en el desarrollo de este trabajo. Teniendo en cuenta que las variables morfológicas presentan diferentes estados, se realizó una clasificación numérica de los mismos y se asignó a cada especie el estado correspondiente, por ejemplo, para la variable longitud de pico fueron establecidos dos estados, largo= 1 (más largo que la extensión de la cabeza) y corto=2 (más corto que la extensión de la cabeza), de esta manera si determinada especie de ave presenta un pico más largo que la extensión de su cabeza, en la base de datos se le asignó a esta el estado 1.

Las x hacen referencia a la inclusión de dichas variables.

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Endemismo	Distribuida únicamente en Colombia (1: endémica; 0: no endémica)	Libros Rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	x	
Actividad	1: Diurna; 0: Nocturna		x	-	x	-	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Tamaño corporal	En centímetros	Hilty & Brown (1986)	x	x	x	x	Fue tomado el mayor valor reportado, sea macho o hembra
Peso	Estimado en gramos	Del Hoyo <i>et al.</i> y Dunning (2007)	x	x	x	x	Fue tomado el mayor valor reportado sea macho o hembra
Tipo de pata de acuerdo con la disposición de los dedos (se asigna el número que corresponda a la característica)	1: Anisodáctilo = dedo 1 atrás, dedos 2, 3, y 4 delante.	Pescetti (1994)	x	x	x	x	
	2: Zigodáctilo = dedos 2 y 3 adelante y 1 y 4 atrás.						
Tipo de pata (se asigna el número que corresponda a la característica)	1: Rapaz	Pescetti (1994)	x	x	x	x	
	2: Palmeada = presencia de membrana interdigital entre los dedos 2, 3 y 4.						
	3 Semipalmeada = dedos rodeados de una pequeña membrana						
	4: Totipalmeada = presencia de membrana interdigital en los 4 dedos de la pata						

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Tipo de pata (se asigna el número que corresponda a la característica)	5: Lobulada: presencia de membrada que forma lobulos alrededor de los dedos	Pescetti (1994)	x	x	x	x	
	6: Espoloneada = reducción del hálux						
	7: Passerina = con tres dedos dirigidos adelante y uno atrás						
	8: Péctinada= dedos muy abiertos ampliando la superficie de contacto						
	9: Trepadora= cuando se presentan dos dedos adelante y dos atrás						
Longitud del pico (se asigna el número que corresponda a la característica)	1: Largo= más largo que la extensión de la cabeza	Pettingill (1970)	x	x	x	x	
	2: Corto= más corto que la extensión de la cabeza						
Disposición del pico (se asigna el número que corresponda a la característica)	1: Recto		x	x	x	x	
	2: Recurvado						
	3: Decurvado						
	4: Doblado						

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Tipo de ala (se asigna el número que corresponda a la característica)	1: Elíptica	Pettingill (1970)	x	x	x	x	
	2: Alta velocidad						
	3: De alzada						
	4: Planeadora						
Dieta	Carroña	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016), Hilty & Brown (1986), Neotropical birds de The Cornell Lab of Ornithology, The IUCN red list of threatened species y del Hoyo <i>et al.</i>	x	-	x	-	
	Peces		x	-	x	-	
	Insectos		x	x	x	x	
	Invertebrados		x	x	x	x	
	Vertebrados pequeños: Roedores, lagartijas, murciélagos, aves		x	-	x	x	
	Frutos		x	x	x	x	
	Néctar		x	x	x	x	
	Semillas		x	x	x	x	
	Vertebrados grandes: Monos, lagartos		x	-	x	-	
	Material vegetal: Hojas, flores, botones florales		x	x	x	x	

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Extensión de presencia (EOO)	Polígono mínimo convexo sobre la distribución actual generada para cada especie de acuerdo con las recomendaciones de la IUCN (2013). Este polígono representa el polígono de menor superficie que contenga todos los lugares de presencia, pero que ninguno de sus ángulos internos exceda los 180 grados (Renjifo <i>et al.</i> 2017)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	x	
Estimación del área de ocupación (AOO)	"Área dentro de la extensión de presencia que es ocupada por un taxón, excluyendo los casos de actividades asociadas al deambular..." (IUCN 2001)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	-	
Hábitat remanente		Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	x	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Pérdida de hábitat (2002) / Porcentaje total de pérdida de hábitat (2014-2016)		Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014,2016)	x	x	x	x	
Pérdida de población en tres generaciones o 10 años		Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	-	
Pérdida de hábitat en 10 años o tres generaciones (Contexto 2002) / Porcentaje de cambio de hábitat 2002-2010 o 2001-2011 (Contexto libro rojo 2014-2017)	Estimación teniendo en cuenta dos periodos para el contexto del libro rojo de 2014-2016: el primero con relación a la distribución original y el segundo diez años después.	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	x	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Abundancia estimada	Estimación del tamaño poblacional	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	x	Fue usada una visión conservadora, ej.: >10000 (reportado en los LR) en la base de datos reportamos 10000. Se dejo el menor valor en las estimaciones poblacionales
Duración de una generación	Edad promedio de los parentales en una cohorte actual	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)		-	x	x	
Duración de tres generaciones	Tiempo transcurrido en tres generaciones	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)		-	x	-	
Altitud máxima	Límite superior en la distribución altitudinal de la especie		x	x	x	x	Se tomo el mayor valor reportado
Altitud mínima	Límite inferior en la distribución altitudinal de la especie		x	x	x	x	Se tomo el mayor valor reportado
Rango	Diferencia entre la altitud máxima y la mínima		x	x	x	x	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Intervención de hábitat	La especie ha sido y es afectada por acciones como hábitat, como tala, ganadería, ampliación de la frontera agrícola, las cuales afectan su hábitat (1: se ha visto afectada; 0: no se ha visto afectada)		x	-	x	-	
Especies introducidas	La especie se ha visto afectada por la presencia de especies introducidas (1: se ha visto afectada; 0: no se ha visto afectada)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	-	-	
Cacería	Presión por cacería (1: presenta; 0: no presenta)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	x	
Comercio	Presión por comercialización de la especie (1: presenta; 0: no presenta)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	x	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Presente en áreas de protección	La especie se encuentra distribuida dentro de áreas de protección como Parques Nacionales Naturales, AICAS, reservas de la sociedad civil etc. (1: presente; 0: ausente)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	-	
CITES	Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (1: presente; 0: ausente)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	x	x	x	
Programas de protección específica	Programas en pro de la conservación de la especie (1: presenta; 0: no presenta)	Libros rojos de aves de Colombia (Renjifo <i>et al.</i> 2002, 2014, 2016)	x	-	x	x	
Regiones biogeográficas (1: presente; 0: ausente)	Sierra Nevada de Santa Marta	Hernández-Camacho <i>et al.</i> (1991)	x	-	x	x	La designación a cada una de las regiones se realizó teniendo en cuenta los mapas de distribución disponibles en los libros rojos de aves de Colombia
	Cinturón árido pericaribeño		x	-	x	-	
	Provincia biogeográfica Chocó-Magdalena		x	x	x	x	
	Provincia biogeográfica Norandina		x	x	x	x	

Continuación Anexo II

Variable	Definición	Fuente	Incluida en la base de datos Libro rojo 2002	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2002	Incluida en la base de datos Libro Rojo 2014-2016	Incluida en los análisis estadísticos Libro rojo 2014-2016	Observaciones
Regiones biogeográficas (1: presente; 0: ausente)	Provincia biogeográfica Amazonia	Hernández-Camacho <i>et al.</i> (1991)	x	-	x	-	La designación a cada una de las regiones se realizó teniendo en cuenta los mapas de distribución disponibles en los libros rojos de aves de Colombia
	Provincia biogeográfica orinoquia		x	-	x	-	
	Provincia biogeográfica Guayana		x	-	x	-	
	Provincia marítima e insular del pacífico		x	-	x	-	
	Provincia marítima e insular del caribe		x	-	x	-	

Referencias anexas

DEL HOYO J, ELLIOTT A, SARGATAL J, CHRISTIE DA, DE JUANA E (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/55560> on 20 January 2017).

DUNNING JB (ED). 2007, CRC Handbook of Avian Body Mass, 2nd edition. CRC Press, Cleveland.

Hernández-Camacho J I, Ortiz QR, Walschburger BT, Hurtado GA (Eds). 1991. Estado de la Biodiversidad en Colombia. Instituto Colombiano para el desarrollo de la Ciencia y la Tecnología “Francisco José de Caldas” (COLCIENCIAS). Bogotá

HILTY, S. & BROWN, W. L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princenton University Press.

IUCN. 2013. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee.

- NEOTROPICAL BIRDS ONLINE -T. S. SCHULENBERG (editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. retrieved from Neotropical Birds Online: <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/home>
- PESCETTI E. 1994. Aves I Generalidades. Serie Monográfica Pichiciego, Contribuciones técnicas unidad de zoología y ecología animal. IADIZA e INTINATURA. Mendoza, Argentina.
- PETTINGILL OS JR. 1970. Ornithology in laboratory and field. Fourth edition. Burgess Publishing Company, pp 149-160.
- RENJIFO, L. M., FRANCO-MAYA, A. M., AMAYA-ESPINEL, J. D, KATTAN, G. H, LÓPEZ-LANÚS, B. (editores.). 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá D.C.
- RENJIFO, L. M., GÓMEZ, M. F., VELÁSQUEZ-TIBATA, J., AMAYA-VILLARREAL, A. M., KATTAN, G. H., AMAYA-ESPINEL, J. D., BURBANO- GIRON, J. (editores.). 2014. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogota D.C.
- RENJIFO, L. M., AMAYA-VILLARREAL, A. M., BURBANO-GIRON, J., VELASQUEZ-TIBATA, J. (eds.). 2016. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogota D.C.
- THE IUCN RED LIST OF THREATENED SPECIES. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Disponible en internet: <http://www.iucnredlist.org/>

Anexo III

Detalles metodológicos para los análisis estadísticos

Transformación de variables

Considerando la característica cualitativa de las variables morfológicas, estas fueron transformadas a factor. Para el caso de las variables cuantitativas, estas fueron transformadas a logaritmo natural debido a la alta variabilidad en su escala de medición. Las variables reportadas porcentualmente en los libros rojos fueron transformadas a una proporción que resultó de dividir el valor que se reporta para esa variable por 100.

Estimación de variables significativas

La evaluación del aporte de variables morfológicas y ecológicas en el proceso de categorización al riesgo de extinción fue realizada con la aplicación de modelos logísticos ordinales y probit ordinales. En la regresión logística ordinal el logaritmo de la razón de probabilidad, entendida como la razón entre la probabilidad acumulada hasta la categoría i de la variable ordinal y la probabilidad de valores mayores que la categoría i , se relaciona de forma lineal con las variables explicativas (López-González & Ruiz-Soler 2011). Analizando la significancia estadística de estas variables y trabajando con la inversa del logaritmo de la razón de probabilidad, se obtiene el efecto que tienen las variables predictoras sobre la variable de respuesta en estudio e incluso puede estimarse, dado un conjunto de valores de las variables predictoras, la probabilidad de cada valor de la variable de respuesta (López-González & Ruiz-Soler 2011).

El modelo estadístico relaciona la variable Y_i con las variables predictoras $X_{1i}, X_{2i}, X_{3i} \dots X_i$ de la siguiente forma:

$$Y_i^* = \beta X + u_i$$

Donde Y_i^* es el riesgo de extinción de las especies, βX es una combinación lineal de las variables predictoras y u_i es un término de error aleatorio (Arias 2004).

Paso 1: Para cada modelo (logit y probit) en cada una de las bases de datos, las variables fueron introducidas una a una sin tener en cuenta un orden particular, con cada adición de una nueva variable se realizó una nueva estimación de cada modelo (función *polr* (Agresti 2002, Venables & Ripley 2002) del paquete MASS (Venables & Ripley 2002)). En el proceso de inclusión de nuevas variables, si por conflicto de colinealidad los modelos no podían ser ejecutados con una variable particular, esta fue retirada momentáneamente y se continuó adicionando las restantes hasta obtener los modelos que incluyeran el mayor número de variables sin conflicto. Posteriormente, los modelos resultantes fueron ejecutados de nuevo con cada una de las variables que presentaban un conflicto aparente. En cada ronda se retiró una a una las variables con las que cada uno de los modelos se estimó de manera exitosa hasta identificar la variable con la que se presentaban problemas de colinealidad. Una vez identificadas estas variables con las que se presentaba un aparente problema de colinealidad, se realizó una nueva estimación para cada uno de los modelos con cada par de variables con alta colinealidad, seleccionado en cada caso los modelos que presentaron el menor valor del Criterio de Información Akaike corregido (AICc), hasta obtener los modelos que incluían el mayor número de variables.

Paso 2: Una vez obtenidos los modelos con el mayor número de variables, (logit y probit para cada una de las bases de datos) se realizó un análisis de varianza (ANOVA), con el objetivo de estimar el aporte de cada una de las variables al modelo. De acuerdo con los resultados de este, la variable con mayor p-valor, fue excluida (momentáneamente) de los modelos, posteriormente, los estos se volvían a ajustar luego de la eliminación, a continuación, se analizaba el nuevo valor del AICc tras la eliminación de la variable, de modo que, si este valor AICc disminuía, la variable era efectivamente eliminada, pero si el valor de AICc aumentaba mínimo cuatro unidades entonces se examinaba si de manera independiente esta variable era significativa o no; si la variable era significativa esta no era

eliminada de los modelos y se seguía el proceso con la segunda variable con mayor valor de significancia, de lo contrario era eliminada del análisis. Una vez eliminada o no, se repitió el ciclo hasta obtener un grupo de variables para cada uno de los modelos que presentaran valores de significancia menores a 0,05.

Paso 3: Para los modelos resultantes, se calculó el Factor de Inflación de Varianza (FIV), con el objetivo de estimar la multicolinealidad entre las variables. De acuerdo con los resultados del FIV, para la variable que presentó la mayor magnitud en el coeficiente asociado al factor de varianza (considerando un FIV grande cuando supero el valor de 10 (Montgomery *et al.* 2002)) fueron calculados los coeficientes de correlación de Spearman donde se evaluó si la variable presentaba algún tipo de correlación con otras, al comprobarse dicha correlación la variable fue eliminada del modelo, de lo contrario esta se mantuvo en el mismo.

Los efectos marginales para los modelos finales de cada contexto fueron calculados con la función *ocME* (Greene 2003) del paquete *erer* versión 2.5 (Changyou 2016).

Referencias anexas

- AGRESTI, A. 2002. Categorical Data. Second edition. Wiley Online Library.
- ARIAS, F. 2004. Análisis econométrico del riesgo de extinción de las especies de fauna en Colombia: reptiles y peces dulceacuícolas. Lecturas de Economía. Universidad de Antioquia.
- CHANGYOU, S. 2016. *erer*: Empirical Research in Economics with R. R package version 2.5. <https://CRAN.R-project.org/package=erer>
- GREENE, W.H. 2003. Econometric Analysis (5th ed.). Prentice Hall, New York. Pp.1026.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, E. & RUIZ-SOLER M. 2011. Revista española de pedagogía 248, 59-80.
- MONTGOMERY, D. C., PECK, E. A. & VINING, G. G. 2002. Introducción al análisis de regresión lineal. 3ª Edición. Grupo Editorial Patria.
- VENABLES, W. N. & B. D. RIPLEY. 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Anexo IV

Resultados evaluación dos (VH+C)

Modelos con variables estadísticamente significativas en el proceso de categorización para cada contexto de libro rojo de aves de Colombia, según la evaluación VH+C.

En gris se muestran los modelos finales seleccionados para cada base de datos.

Siglas: Área de extensión de presencia (EOO).

		Base de datos 2002	Base de datos 2014-2016
Logit	Variables	Endemismo + Hábitat remanente+ Presencia en áreas protegidas.	Endemismo+ Tamaño+ Hábitat remanente+ Límite superior de la distribución altitudinal
	Poder de predicción	59,3%	51,25%
	Especies eliminadas	34	8
Probit	Variables	Endemismo + Hábitat remanente.	Endemismo+ Tamaño+ Hábitat remanente+ Límite superior de la distribución altitudinal
	Poder de predicción	57,62%	51,87%
	Especies eliminadas	34	8

Anexo V

Probabilidad de asignación de cada especie a cada categoría en según los modelos seleccionados en el presente trabajo.

Tabla 1. Estimación de la probabilidad de asignación de cada una de las especies incluidas en el libro rojo de aves de Colombia 2002 (Renjifo *et al.* 2002) en cada una de las categorías de acuerdo con el modelo logit.

En gris se resalta la mayor probabilidad registrada.

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Tinamidae	<i>Tinamus osgoodi</i>	0,140	0,579	0,254	0,027	VU	EN
Tinamidae	<i>Crypturellus erythropus</i>	0,022	0,240	0,572	0,166	EN	EN
Tinamidae	<i>Crypturellus saltuarius</i>	0,007	0,099	0,521	0,373	EN	CR
Tinamidae	<i>Crypturellus kerriae</i>	0,260	0,587	0,140	0,013	VU	VU
Anhimidae	<i>Chauna chavaria</i>	0,236	0,594	0,156	0,014	VU	VU
Anatidae	<i>Oressochen jubatus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Anatidae	<i>Sarkidiornis melanotos</i>	0,045	0,381	0,487	0,087	EN	EN
Anatidae	<i>Anas georgica</i>	0,035	0,329	0,526	0,110	EN	EN
Anatidae	<i>Anas cyanoptera</i>	0,035	0,329	0,526	0,110	EN	EN
Anatidae	<i>Netta erythrophthalma</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Anatidae	<i>Oxyura jamaicensis andina</i>	0,054	0,421	0,452	0,072	EN	EN
Cracidae	<i>Penelope orton</i>	0,268	0,584	0,136	0,012	VU	VU
Cracidae	<i>Penelope perspicax</i>	0,015	0,182	0,579	0,223	EN	EN

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Cracidae	<i>Ortalis erythroptera</i>	NA	NA	NA	NA	DD	VU
Cracidae	<i>Crax alberti</i>	0,058	0,433	0,441	0,068	EN	CR
Cracidae	<i>Crax daubentoni</i>	0,095	0,527	0,337	0,041	VU	VU
Cracidae	<i>Crax globulosa</i>	0,231	0,594	0,160	0,015	VU	CR
Cracidae	<i>Pauxi pauxi</i>	0,172	0,594	0,213	0,021	VU	VU
Cracidae	<i>Aburria aburri</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Odontophoridae	<i>Odontophorus atrifrons</i>	0,184	0,596	0,200	0,020	VU	VU
Odontophoridae	<i>Odontophorus hyperythrus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Odontophoridae	<i>Odontophorus melanonotus</i>	0,078	0,493	0,379	0,051	VU	VU
Odontophoridae	<i>Odontophorus dialeucos</i>	0,009	0,114	0,542	0,335	EN	EN
Odontophoridae	<i>Odontophorus strophium</i>	0,010	0,124	0,552	0,315	EN	CR
Phoenicopteridae	<i>Phoenicopus ruber</i>	0,232	0,594	0,159	0,015	VU	VU
Podicipedidae	<i>Podiceps occipitalis</i>	0,042	0,368	0,497	0,092	EN	EN
Columbidae	<i>Leptotila conoveri</i>	0,009	0,116	0,544	0,331	EN	EN
Columbidae	<i>Zentrygon goldmani</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Cuculidae	<i>Neomorphus radiolosus</i>	0,177	0,595	0,207	0,020	VU	VU
Caprimulgidae	<i>Nyctiphrynus rosenbergi</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Apodidae	<i>Cypseloides cherriei</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Apodidae	<i>Cypseloides lemosi</i>	0,227	0,595	0,163	0,015	VU	CR
Apodidae	<i>Tachornis furcata</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Trochilidae	<i>Helianthus zusii</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Trochilidae	<i>Phlogophilus hemileucurus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Trochilidae	<i>Anthocephala floriceps</i>	0,036	0,335	0,522	0,107	EN	VU
Trochilidae	<i>Metallura iracunda</i>	0,003	0,049	0,385	0,563	CR	EN
Trochilidae	<i>Haplophaedia lugens</i>	0,123	0,565	0,281	0,031	VU	NT
Trochilidae	<i>Eriocnemis derbyi</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Trochilidae	<i>Eriocnemis godini</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Trochilidae	<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Trochilidae	<i>Eriocnemis mirabilis</i>	0,002	0,029	0,278	0,691	CR	CR
Trochilidae	<i>Coeligena prunellei</i>	0,015	0,178	0,579	0,228	EN	EN
Trochilidae	<i>Heliodoxa gularis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Trochilidae	<i>Chaetocercus bombus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	VU
Trochilidae	<i>Campylopterus phainopeplus</i>	0,016	0,186	0,579	0,219	EN	EN
Trochilidae	<i>Amazilia castaneiventris</i>	0,010	0,132	0,559	0,298	EN	CR
Trochilidae	<i>Goethalsia bella</i>	0,020	0,221	0,577	0,183	EN	EN
Trochilidae	<i>Lepidopyga lilliae</i>	0,019	0,214	0,578	0,189	EN	CR
Rallidae	<i>Coturnicops notata</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Rallidae	<i>Rallus semiplumbeus</i>	0,006	0,080	0,485	0,429	EN	EN
Rallidae	<i>Neocrex colombianus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Rallidae	<i>Porphyriops melanops</i>	0,019	0,214	0,578	0,189	EN	CR
Rallidae	<i>Aramides wolfi</i>	0,259	0,587	0,141	0,013	VU	VU
Scolopacidae	<i>Gallinago imperialis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Laridae	<i>Creagrus furcatus</i>	0,002	0,035	0,319	0,644	CR	EN
Procellariidae	<i>Pterodroma phaeopygia</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Sulidae	<i>Sula granti</i>	NA	NA	NA	NA	DD	VU
Cathartidae	<i>Vultur gryphus</i>	0,252	0,589	0,146	0,013	VU	EN
Accipitridae	<i>Morphnus guianensis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Accipitridae	<i>Harpia harpyja</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Accipitridae	<i>Spizaetus isidori</i>	0,378	0,528	0,087	0,007	VU	EN
Accipitridae	<i>Accipiter collaris</i>	0,400	0,513	0,080	0,007	VU	NT
Accipitridae	<i>Cryptoleucopteryx plumbea</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Accipitridae	<i>Buteogallus solitarius</i>	0,294	0,574	0,122	0,011	VU	EN
Strigidae	<i>Glaucidium nubicola</i>	0,172	0,594	0,212	0,021	VU	VU
Strigidae	<i>Megascops colombianus</i>	0,066	0,460	0,414	0,060	VU	NT
Galbulidae	<i>Galbula pastazae</i>	0,106	0,546	0,311	0,036	VU	VU
Bucconidae	<i>Bucco noanamae</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Capitonidae	<i>Capito squamatus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Capitonidae	<i>Capito hypoleucus</i>	0,025	0,263	0,563	0,149	EN	EN
Capitonidae	<i>Capito quinticolor</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Semnornithidae	<i>Semnornis ramphastinus</i>	0,239	0,593	0,154	0,014	VU	NT
Ramphastidae	<i>Andigena hypoglauca</i>	0,132	0,573	0,266	0,029	VU	VU
Ramphastidae	<i>Andigena laminirostris</i>	0,125	0,568	0,277	0,030	VU	VU
Ramphastidae	<i>Andigena nigrirostris</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Picidae	<i>Veniliornis chocoensis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Picidae	<i>Campephilus gayaquilensis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Picidae	<i>Melanerpes chrysauchen</i>	0,313	0,565	0,113	0,010	VU	VU

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Falconidae	<i>Micrastur plumbeus</i>	0,258	0,587	0,141	0,013	VU	NT
Falconidae	<i>Falco deiroleucus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Psittacidae	<i>Touit stictopterus</i>	0,151	0,586	0,238	0,025	VU	EN
Psittacidae	<i>Bolborhynchus ferrugineifrons</i>	0,030	0,297	0,546	0,127	EN	VU
Psittacidae	<i>Hapalopsittaca amazonina</i>	0,276	0,581	0,131	0,012	VU	VU
Psittacidae	<i>Hapalopsittaca fuertesi</i>	0,007	0,091	0,507	0,395	EN	CR
Psittacidae	<i>Pyrilia pyrilia</i>	0,420	0,499	0,074	0,006	VU	VU
Psittacidae	<i>Pyrrhura viridicata</i>	0,018	0,208	0,579	0,195	EN	EN
Psittacidae	<i>Pyrrhura calliptera</i>	0,060	0,443	0,431	0,065	VU	VU
Psittacidae	<i>Ara militaris</i>	0,316	0,563	0,111	0,010	VU	VU
Psittacidae	<i>Ara ambiguus</i>	0,330	0,556	0,105	0,009	VU	VU
Psittacidae	<i>Leptosittaca branickii</i>	0,246	0,591	0,149	0,014	VU	VU
Psittacidae	<i>Ognorhynchus icterotis</i>	0,349	0,545	0,097	0,008	VU	CR
Thamnophilidae	<i>Clytoctantes alixii</i>	0,144	0,582	0,247	0,026	VU	EN
Thamnophilidae	<i>Dysithamnus occidentalis</i>	0,184	0,596	0,200	0,020	VU	VU
Thamnophilidae	<i>Xenornis setifrons</i>	0,108	0,548	0,308	0,036	VU	VU
Gallaridae	<i>Grallaria gigantea</i>	0,116	0,558	0,293	0,033	VU	EN
Gallaridae	<i>Grallaria alleni</i>	0,182	0,596	0,203	0,020	VU	EN
Gallaridae	<i>Grallaria bangsi</i>	0,019	0,218	0,577	0,185	EN	VU
Gallaridae	<i>Grallaria kaestneri</i>	0,012	0,150	0,570	0,268	EN	EN
Gallaridae	<i>Grallaria rufocinerea</i>	0,197	0,597	0,188	0,018	VU	VU
Gallaridae	<i>Grallaria milleri</i>	0,016	0,191	0,580	0,213	EN	EN

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Gallaridae	<i>Grallaricula cucullata</i>	0,307	0,567	0,115	0,010	VU	NT
Gallaridae	<i>Grallaricula lineifrons</i>	0,144	0,582	0,248	0,026	VU	VU
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus panamensis</i>	0,011	0,139	0,563	0,287	EN	EN
Formicariidae	<i>Pittasoma rufopileatum</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus pucheranii</i>	0,312	0,565	0,113	0,010	VU	NT
Furnariidae	<i>Margarornis bellulus</i>	0,014	0,164	0,575	0,247	EN	EN
Furnariidae	<i>Margarornis stellatus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Furnariidae	<i>Asthene perijana</i>	0,016	0,184	0,579	0,222	EN	EN
Furnariidae	<i>Synallaxis fuscorufa</i>	0,014	0,168	0,577	0,241	EN	VU
Furnariidae	<i>Synallaxis cherriei</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Furnariidae	<i>Siptornis striaticollis</i>	0,167	0,593	0,218	0,022	VU	NT
Tyrannidae	<i>Polystictus pectoralis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Tyrannidae	<i>Pseudocolopteryx acutipennis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	VU
Tyrannidae	<i>Phylloscartes lanyoni</i>	0,045	0,382	0,486	0,087	EN	EN
Tyrannidae	<i>Aphanotriccus audax</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Tyrannidae	<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	0,046	0,388	0,481	0,084	EN	EN
Tyrannidae	<i>Myiotheretes pernix</i>	0,016	0,191	0,580	0,213	EN	EN
Tyrannidae	<i>Attila torridus</i>	0,078	0,493	0,379	0,051	VU	VU
Cotingidae	<i>Pipreola chlorolepidota</i>	0,191	0,597	0,193	0,019	VU	VU
Cotingidae	<i>Doliornis remseni</i>	0,082	0,502	0,368	0,048	VU	EN
Cotingidae	<i>Ampelion rufaxilla</i>	0,232	0,594	0,159	0,015	VU	NT

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Cotingidae	<i>Cephalopterus penduliger</i>	0,287	0,577	0,125	0,011	VU	VU
Cotingidae	<i>Lipaugus weberi</i>	0,004	0,057	0,419	0,520	CR	CR
Piripidae	<i>Chloropipo flavicapilla</i>	0,283	0,579	0,128	0,011	VU	NT
Vireonidae	<i>Vireo masteri</i>	0,164	0,591	0,222	0,022	VU	VU
Vireonidae	<i>Vireo caribaeus</i>	0,002	0,029	0,278	0,691	CR	CR
Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i>	0,231	0,595	0,160	0,015	VU	NT
Alaudidae	<i>Eremophila alpestris</i>	0,015	0,175	0,578	0,232	EN	EN
Troglodytidae	<i>Cistothorus apolinari</i>	0,016	0,187	0,580	0,217	EN	EN
Troglodytidae	<i>Thryophilus nicefori</i>	0,005	0,063	0,440	0,492	CR	CR
Thraupidae	<i>Bangsia melanochlamys</i>	0,033	0,319	0,532	0,115	EN	VU
Thraupidae	<i>Bangsia aureocincta</i>	0,022	0,240	0,572	0,166	EN	EN
Thraupidae	<i>Buthraupis wetmorei</i>	0,155	0,588	0,233	0,024	VU	VU
Thraupidae	<i>Iridosornis porphyrocephala</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Thraupidae	<i>Chlorochrysa nitidissima</i>	0,038	0,345	0,514	0,102	EN	VU
Thraupidae	<i>Tangara fucosa</i>	0,026	0,269	0,560	0,145	EN	EN
Thraupidae	<i>Tangara johannae</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Thraupidae	<i>Dacnis hartlaubi</i>	0,057	0,429	0,444	0,070	EN	VU
Thraupidae	<i>Dacnis viguieri</i>	0,193	0,597	0,191	0,018	VU	NT
Thraupidae	<i>Dacnis berlepschi</i>	0,131	0,573	0,267	0,029	VU	VU
Emberizidae	<i>Oreomanes fraseri</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Thraupidae	<i>Diglossa gloriosissima</i>	0,016	0,185	0,579	0,220	EN	EN
Cardinalidae	<i>Saltator cinctus</i>	0,175	0,595	0,210	0,021	VU	VU

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Emberizidae	<i>Sporofila insulata</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Thraupidae	<i>Chlorospingus flavovirens</i>	0,174	0,594	0,211	0,021	VU	VU
Emberizidae	<i>Oreothraupis arremonops</i>	0,241	0,592	0,152	0,014	VU	VU
Emberizidae	<i>Ammodramus savannarum</i>	0,013	0,160	0,574	0,252	EN	CR
Emberizidae	<i>Atlapetes flaviceps</i>	0,010	0,127	0,555	0,308	EN	EN
Emberizidae	<i>Atlapetes fuscoolivaceus</i>	0,019	0,216	0,578	0,187	EN	VU
Thraupidae	<i>Habia gutturalis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Parulidae	<i>Myiothlypis basilica</i>	0,015	0,177	0,578	0,230	EN	VU
Parulidae	<i>Myiothlypis conspicillata</i>	0,012	0,150	0,570	0,268	EN	EN
Parulidae	<i>Myiothlypis cinereicollis</i>	NA	NA	NA	NA	DD	NT
Parulidae	<i>Basileuterus ignotus</i>	0,008	0,103	0,527	0,362	EN	VU
Icteridae	<i>Psarocolius cassini</i>	0,022	0,240	0,572	0,166	EN	EN
Icteridae	<i>Cacicus uropygialis</i>	0,155	0,588	0,233	0,024	VU	NT
Icteridae	<i>Macroagelaius subalaris</i>	0,011	0,139	0,563	0,287	EN	CR
Icteridae	<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i>	0,060	0,440	0,434	0,066	VU	EN
Icteridae	<i>Molothrus armenti</i>	0,025	0,262	0,563	0,149	EN	VU
Fringilidae	<i>Spinus cucullatus</i>	0,043	0,370	0,496	0,091	EN	EN

Tabla 2. Estimación de la probabilidad de asignación de cada una de las especies incluidas en los libros rojos de aves de Colombia 2014-2016 (Renjifo *et al.* 2014, 2016) en cada una de las categorías de acuerdo con el modelo probit.

En gris se resalta la mayor probabilidad registrada.

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2014-2016
Tinamidae	<i>Tinamus osgoodi</i>	0,062	0,413	0,456	0,069	EN	EN
Tinamidae	<i>Crypturellus obsoletus</i>	0,004	0,113	0,522	0,361	EN	CR
Tinamidae	<i>Crypturellus kerriae</i>	0,269	0,536	0,186	0,008	VU	VU
Anhimidae	<i>Chauna chavarría</i>	0,266	0,537	0,189	0,008	VU	VU
Anatidae	<i>Oressochen jubatus</i>	0,056	0,399	0,469	0,076	EN	VU
Anatidae	<i>Sarkidiornis melanotos</i>	0,002	0,067	0,454	0,477	CR	EN
Anatidae	<i>Anas georgica</i>	0,001	0,061	0,441	0,498	CR	VU
Anatidae	<i>Anas bahamensis</i>	0,192	0,536	0,256	0,016	VU	NT
Anatidae	<i>Anas cyanoptera</i>	0,003	0,098	0,505	0,394	EN	EN
Anatidae	<i>Netta erythrophtalma</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Anatidae	<i>Oxyura jamaicensis</i>	0,010	0,189	0,559	0,242	EN	EN
Cracidae	<i>Penelope ortoní</i>	0,170	0,530	0,281	0,019	VU	VU
Cracidae	<i>Penelope perspicax</i>	0,006	0,144	0,545	0,305	EN	EN
Cracidae	<i>Ortalis erythroptera</i>	0,030	0,315	0,529	0,125	EN	NT
Cracidae	<i>Crax rubra</i>	0,167	0,528	0,285	0,020	VU	VU
Cracidae	<i>Crax alberti</i>	0,033	0,327	0,522	0,117	EN	CR
Cracidae	<i>Crax daubentoni</i>	0,081	0,450	0,417	0,052	VU	EN
Cracidae	<i>Crax globulosa</i>	0,008	0,171	0,556	0,265	EN	EN

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Cracidae	<i>Pauxi pauxi</i>	0,078	0,445	0,423	0,054	VU	EN
Odontophoridae	<i>Odontophorus atrifrons</i>	0,232	0,540	0,217	0,011	VU	NT
Odontophoridae	<i>Odontophorus melanonotus</i>	0,117	0,496	0,354	0,034	VU	EN
Odontophoridae	<i>Odontophorus dileucos</i>	0,016	0,237	0,558	0,190	EN	EN
Odontophoridae	<i>Odontophorus strophium</i>	0,031	0,316	0,529	0,125	EN	EN
Phoenicopteridae	<i>Phoenicopterus ruber</i>	0,033	0,326	0,523	0,118	EN	EN
Podicipedidae	<i>Podiceps occipitalis</i>	0,006	0,144	0,545	0,305	EN	CR
Columbidae	<i>Patagioenas leucocephala</i>	0,070	0,430	0,439	0,061	EN	NT
Columbidae	<i>Leptotila conoveri</i>	0,035	0,334	0,518	0,113	EN	VU
Columbidae	<i>Leptotila jamaicensis</i>	0,010	0,191	0,559	0,239	EN	CR
Columbidae	<i>Zentrygon goldmani</i>	0,053	0,391	0,476	0,080	EN	VU
Cuculidae	<i>Neomorphus radiolosus</i>	0,178	0,532	0,272	0,018	VU	EN
Apodidae	<i>Cypseloides cherriei</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Apodidae	<i>Cypseloides lemosi</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Apodidae	<i>Tachornis furcata</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Trochilidae	<i>Helianthus zussi</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Trochilidae	<i>Phlogophilus hemileucurus</i>	0,475	0,446	0,077	0,002	NT	NT
Trochilidae	<i>Anthocephala floriceps</i>	0,164	0,527	0,289	0,020	VU	VU
Trochilidae	<i>Anthocephala berlepschi</i>	0,150	0,520	0,306	0,024	VU	VU
Trochilidae	<i>Oxygogon stubelii</i>	0,040	0,353	0,506	0,101	EN	EN
Trochilidae	<i>Oxygogon cyanolaemus</i>	0,045	0,369	0,494	0,092	EN	EN
Trochilidae	<i>Metallura iracunda</i>	0,086	0,458	0,408	0,049	VU	NT
Trochilidae	<i>Haplophadia lugens</i>	0,374	0,502	0,120	0,003	VU	NT
Trochilidae	<i>Eriocnemis isabellae</i>	0,023	0,278	0,546	0,153	EN	CR

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Trochilidae	<i>Eriocnemis godini</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Trochilidae	<i>Eriocnemis mirabilis</i>	0,047	0,374	0,490	0,089	EN	EN
Trochilidae	<i>Coeligena prunellei</i>	0,103	0,482	0,376	0,039	VU	NT
Trochilidae	<i>Coeligena orina</i>	0,026	0,294	0,539	0,140	EN	EN
Trochilidae	<i>Heliodoxa gularis</i>	0,441	0,467	0,090	0,002	VU	NT
Trochilidae	<i>Campylopterus phainopeplus</i>	0,079	0,447	0,420	0,054	VU	VU
Trochilidae	<i>Amazilia castaneiventris</i>	0,092	0,467	0,395	0,045	VU	EN
Trochilidae	<i>Goethalsia bella</i>	0,157	0,524	0,297	0,022	VU	VU
Trochilidae	<i>Lepidopyga lilliae</i>	0,208	0,539	0,240	0,014	VU	EN
Rallidae	<i>Coturnicops notatus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Rallidae	<i>Rallus semiplumbeus</i>	0,004	0,119	0,527	0,349	EN	EN
Rallidae	<i>Mustelirallus colombianus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Rallidae	<i>Porphyriops melanops</i>	0,017	0,242	0,557	0,185	EN	EN
Scolopacidae	<i>Gallinago imperialis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Laridae	<i>Creagrus furcatus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	EN
Sulidae	<i>Sula granti</i>	NA	NA	NA	NA	DD	VU
Sulidae	<i>Sula leucogaster</i>	NA	NA	NA	NA	DD	EN
Ardeidae	<i>Egretta rufescens</i>	0,237	0,540	0,213	0,011	VU	VU
Cathartidae	<i>Vultur gryphus</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Accipitridae	<i>Morphnus guianensis</i>	0,504	0,427	0,067	0,001	NT	NT
Accipitridae	<i>Harpia harpyja</i>	0,421	0,479	0,098	0,002	VU	NT
Accipitridae	<i>Spizaetus isidori</i>	0,145	0,517	0,313	0,025	VU	EN
Accipitridae	<i>Circus cinereus</i>	0,004	0,109	0,517	0,370	EN	EN
Accipitridae	<i>Accipiter collaris</i>	0,242	0,540	0,208	0,010	VU	NT

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Accipitridae	<i>Cryptoleucopteryx plumbea</i>	0,459	0,456	0,083	0,002	NT	NT
Accipitridae	<i>Buteogallus solitarius</i>	0,116	0,495	0,356	0,034	VU	CR
Strigidae	<i>Glaucidium nubicola</i>	0,259	0,538	0,194	0,009	VU	VU
Galbulidae	<i>Galbula pastazae</i>	0,246	0,539	0,205	0,010	VU	VU
Bucconidae	<i>Bucco noanamae</i>	0,374	0,502	0,121	0,003	VU	NT
Capitonidae	<i>Capito squamatus</i>	0,331	0,520	0,144	0,005	VU	VU
Capitonidae	<i>Capito hypoleucus</i>	0,123	0,501	0,345	0,031	VU	EN
Capitonidae	<i>Capito quinticolor</i>	0,753	0,232	0,015	0,000	NT	NT
Semnornithidae	<i>Semnornis ramphastinus</i>	0,361	0,508	0,127	0,004	VU	NT
Ramphastidae	<i>Andigena hypoglaucha</i>	0,088	0,461	0,404	0,048	VU	VU
Ramphastidae	<i>Andigena laminirostris</i>	0,039	0,349	0,508	0,103	EN	EN
Ramphastidae	<i>Andigena nigrirostris</i>	0,203	0,538	0,245	0,014	VU	NT
Picidae	<i>Veniliornis callonotus</i>	0,099	0,477	0,383	0,041	VU	EN
Picidae	<i>Campephilus gayaquilensis</i>	0,169	0,529	0,282	0,020	VU	EN
Falconidae	<i>Micrastur plumbeus</i>	0,119	0,498	0,351	0,033	VU	EN
Falconidae	<i>Falco deiroleucus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Pssitacidae	<i>Touit stictopterus</i>	0,347	0,514	0,135	0,004	VU	VU
Pssitacidae	<i>Bolborhynchus ferrugineifrons</i>	0,038	0,345	0,511	0,106	EN	VU
Pssitacidae	<i>Hapalopsittaca amazonina</i>	0,268	0,537	0,187	0,008	VU	VU
Pssitacidae	<i>Hapalopsittaca fuertesi</i>	0,021	0,270	0,549	0,160	EN	CR
Pssitacidae	<i>Pyrilia pyrilia</i>	0,503	0,428	0,068	0,001	NT	NT
Pssitacidae	<i>Pionus fuscus</i>	0,088	0,461	0,404	0,048	VU	EN
Pssitacidae	<i>Pyrrhura viridicata</i>	0,017	0,241	0,557	0,185	EN	EN
Pssitacidae	<i>Pyrrhura calliptera</i>	0,063	0,416	0,453	0,068	EN	VU

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Pssitacidae	<i>Ara militaris</i>	0,191	0,536	0,257	0,016	VU	VU
Pssitacidae	<i>Ara ambiguus</i>	0,125	0,503	0,342	0,031	VU	EN
Pssitacidae	<i>Leptosittaca branickii</i>	0,171	0,530	0,280	0,019	VU	VU
Pssitacidae	<i>Ognorhynchus icterotis</i>	0,400	0,489	0,107	0,003	VU	EN
Thamnophilidae	<i>Clytoctantes alixii</i>	0,442	0,467	0,090	0,002	VU	VU
Thamnophilidae	<i>Dysithamnus occidentalis</i>	0,331	0,520	0,144	0,005	VU	VU
Thamnophilidae	<i>Xenornis setifrons</i>	0,514	0,421	0,064	0,001	NT	VU
Grallaridae	<i>Grallaria gigantea</i>	0,118	0,497	0,352	0,033	VU	VU
Grallaridae	<i>Grallaria alleni</i>	0,231	0,540	0,218	0,011	VU	EN
Grallaridae	<i>Grallaria bangsi</i>	0,035	0,335	0,517	0,112	EN	VU
Grallaridae	<i>Grallaria kaestneri</i>	0,021	0,266	0,550	0,163	EN	EN
Grallaridae	<i>Grallaria rufocinerea</i>	0,251	0,539	0,200	0,009	VU	VU
Grallaridae	<i>Grallaria urraoensis</i>	0,018	0,252	0,554	0,175	EN	EN
Grallaridae	<i>Grallaria milleri</i>	0,037	0,343	0,512	0,107	EN	EN
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus sanctaemartae</i>	0,090	0,464	0,400	0,046	VU	VU
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus panamensis</i>	0,088	0,461	0,404	0,048	VU	VU
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus rodriguezi</i>	0,115	0,495	0,356	0,034	VU	VU
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus stilesi</i>	0,065	0,420	0,450	0,066	EN	EN
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus perijannus</i>	0,127	0,505	0,338	0,030	VU	VU
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus canus</i>	0,101	0,478	0,381	0,041	VU	EN
Furnariidae	<i>Clibanornis rufipectus</i>	0,050	0,383	0,482	0,084	EN	VU
Furnariidae	<i>Margarornis bellulus</i>	0,082	0,453	0,414	0,051	VU	VU
Furnariidae	<i>Asthene perijana</i>	0,022	0,275	0,547	0,156	EN	EN
Furnariidae	<i>Synallaxis fusciorufa</i>	0,019	0,259	0,553	0,169	EN	NT

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Furnariidae	<i>Synallaxis cherriei</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Tyrannidae	<i>Polystictus pectoralis</i>	0,711	0,268	0,021	0,000	NT	VU
Tyrannidae	<i>Pseudocolopteryx acutipennis</i>	0,091	0,466	0,397	0,046	VU	CR
Tyrannidae	<i>Phylloscartes lanyoni</i>	0,183	0,534	0,266	0,017	VU	EN
Tyrannidae	<i>Aphanotriccus audax</i>	0,467	0,451	0,080	0,002	NT	NT
Tyrannidae	<i>Contopus cooperi</i>	0,350	0,513	0,133	0,004	VU	NT
Tyrannidae	<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	0,162	0,526	0,291	0,021	VU	EN
Tyrannidae	<i>Myiotheretes pernix</i>	0,009	0,179	0,557	0,255	EN	EN
Tyrannidae	<i>Attila torridus</i>	0,544	0,400	0,055	0,001	NT	VU
Cotingidae	<i>Pipreola chlorolepidota</i>	0,390	0,495	0,113	0,003	VU	NT
Cotingidae	<i>Doliornis remseni</i>	0,286	0,533	0,174	0,007	VU	EN
Cotingidae	<i>Ampelion rufaxilla</i>	0,305	0,528	0,161	0,006	VU	VU
Cotingidae	<i>Pyroderus scutatus</i>	0,211	0,539	0,237	0,013	VU	VU
Cotingidae	<i>Cephalopterus penduliger</i>	0,096	0,473	0,388	0,043	VU	EN
Cotingidae	<i>Lipaugus weberi</i>	0,022	0,273	0,548	0,157	EN	CR
Pipridae	<i>Chloropipo flavicapilla</i>	0,419	0,480	0,099	0,002	VU	VU
Vireonidae	<i>Vireo masteri</i>	0,416	0,481	0,101	0,002	VU	VU
Vireonidae	<i>Vireo caribaeus</i>	0,054	0,393	0,474	0,079	EN	VU
Vireonidae	<i>Vireo crassirostris</i>	0,016	0,233	0,558	0,193	EN	VU
Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i>	0,207	0,538	0,241	0,014	VU	VU
Alaudidae	<i>Eremophila alpestris</i>	0,059	0,406	0,462	0,072	EN	EN
Troglodytidae	<i>Troglodytes monticola</i>	0,004	0,116	0,524	0,355	EN	EN
Troglodytidae	<i>Cistothorus apolinari</i>	0,005	0,129	0,535	0,331	EN	CR
Troglodytidae	<i>Thryophilus sernai</i>	0,026	0,293	0,540	0,141	EN	EN

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Troglodytidae	<i>Thryophilus nicefori</i>	0,028	0,307	0,533	0,132	EN	CR
Troglodytidae	<i>Henicorhina negreti</i>	0,174	0,531	0,277	0,019	VU	VU
Turdidae	<i>Myadestes coloratus</i>	0,118	0,497	0,351	0,033	VU	VU
Thraupidae	<i>Creurgops verticalis</i>	0,525	0,414	0,061	0,001	NT	VU
Thraupidae	<i>Thlypopsis ornata</i>	0,193	0,536	0,256	0,016	VU	NT
Thraupidae	<i>Bangsia melanocephala</i>	0,088	0,462	0,402	0,047	VU	VU
Thraupidae	<i>Bangsia edwardsi</i>	0,289	0,532	0,172	0,007	VU	NT
Thraupidae	<i>Bangsia aureocincta</i>	0,077	0,443	0,425	0,055	VU	VU
Thraupidae	<i>Buthraupis wetmorei</i>	0,231	0,540	0,218	0,011	VU	VU
Thraupidae	<i>Chlorochrysa nitidissima</i>	0,176	0,532	0,275	0,018	VU	VU
Thraupidae	<i>Tangara fucosa</i>	0,078	0,445	0,423	0,055	VU	VU
Thraupidae	<i>Dacnis hartlaubi</i>	0,189	0,535	0,259	0,016	VU	VU
Thraupidae	<i>Dacnis viguieri</i>	0,558	0,390	0,051	0,001	NT	NT
Thraupidae	<i>Dacnis berlepschi</i>	0,233	0,540	0,216	0,011	VU	EN
Thraupidae	<i>Diglossa gloriosissima</i>	0,032	0,320	0,526	0,122	EN	VU
Thraupidae	<i>Saltator cinctus</i>	0,157	0,524	0,298	0,022	VU	VU
Thraupidae	<i>Chlorospingus tacarcunae</i>	0,105	0,483	0,374	0,039	VU	NT
Thraupidae	<i>Chlorospingus flavovirens</i>	0,401	0,489	0,107	0,003	VU	VU
Thraupidae	<i>Chlorospingus inornatus</i>	0,053	0,391	0,476	0,080	EN	VU
Emberizidae	<i>Ammodramus savannarum</i>	0,162	0,526	0,290	0,021	VU	EN
Emberizidae	<i>Arremonops tocuyensis</i>	0,552	0,394	0,053	0,001	NT	NT
Emberizidae	<i>Arremon schlegeli</i>	0,344	0,515	0,137	0,004	VU	VU
Emberizidae	<i>Atlapetes flaviceps</i>	0,032	0,320	0,526	0,122	EN	VU
Emberizidae	<i>Atlapetes fuscolivaceus</i>	0,067	0,425	0,444	0,063	EN	VU

Familia	Especie	Casi amenazada (NT)	Vulnerable (VU)	En peligro (EN)	En peligro Crítico (CR)	Clasificación de acuerdo con presente trabajo	Clasificación según el Libro rojo de Aves de Colombia 2002
Emberizidae	<i>Atlapetes blancae</i>	NA	NA	NA	NA	DD	CR
Cardinalidae	<i>Cardinalis phoeniceus</i>	0,531	0,409	0,059	0,001	NT	VU
Parulidae	<i>Setophaga cerulea</i>	0,692	0,284	0,024	0,000	NT	VU
Parulidae	<i>Myiothlypis basilica</i>	0,024	0,283	0,544	0,149	EN	EN
Parulidae	<i>Myiothlypis conspicillata</i>	0,087	0,460	0,404	0,048	VU	VU
Parulidae	<i>Myiothlypis cinereicollis</i>	0,347	0,514	0,135	0,004	VU	NT
Parulidae	<i>Basileuterus ignotus</i>	0,043	0,363	0,498	0,095	EN	EN
Icteridae	<i>Psarocolius cassini</i>	0,045	0,368	0,494	0,092	EN	EN
Icteridae	<i>Cacicus uropygialis</i>	NA	NA	NA	NA	NA	DD
Icteridae	<i>Icterus icterus</i>	0,417	0,481	0,100	0,002	VU	VU
Icteridae	<i>Icterus leucopteryx</i>	0,106	0,484	0,372	0,038	VU	CR
Icteridae	<i>Macroagelaius subalaris</i>	0,023	0,277	0,546	0,154	EN	EN
Icteridae	<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i>	0,070	0,431	0,438	0,061	EN	VU
Icteridae	<i>Molothrus armenti</i>	0,232	0,540	0,217	0,011	VU	VU
Fringillidae	<i>Spinus cucullatus</i>	0,218	0,539	0,230	0,012	VU	EN

CAPÍTULO 2

EVOLUCIÓN DE LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN EL GÉNERO *COELIGENA* (AVES:TROCHILIDAE)

2.1 RESUMEN

Se realizó una reconstrucción ancestral de la distribución altitudinal para colibríes andinos del género *Coeligena* con el fin de determinar la relación entre el límite superior, límite inferior y rango, para los representantes de este género. Se encontró correlación entre las tres variables altitudinales: i) una relación negativa entre el límite superior y el límite inferior, ii) una relación positiva entre el límite superior y el rango, y iii) una relación negativa entre el límite inferior y el rango. Se encontró un aumento histórico en el límite superior para los linajes de este género, y una disminución del límite inferior de la distribución altitudinal para todo el grupo. De este análisis se infiere que *C. prunellei*, clasificada como especie casi amenazada y endémica para Colombia, presenta una reconstrucción ancestral que sugiere la disminución de su rango de distribución altitudinal, lo que presenta implicaciones importantes en el análisis de riesgo de extinción de esta especie. Estas características pueden dar luces sobre los rasgos que diferencian a la especie *C. prunellei* de linajes cercanamente relacionados e informa sobre los procesos que han llevado a la inclusión de esta especie en los análisis de riesgo de extinción de aves de Colombia. El desarrollo de este tipo de estudios es relevante en el entendimiento de la evolución de la distribución espacial de la avifauna Andina, aportando de igual manera en la estrategia de conservación de especies de interés como es el caso de colibríes de alta montaña.

PALABRAS CLAVE: alta montaña, colibríes andinos, evolución caracteres, rango altitudinal.

2.2 ABSTRACT

How the hummingbirds evolved current distribution along the elevational gradient is a central topic of debate in Andean biogeography. This study provides evidence of the evolutionary history of the genus *Coeligena* in the context of ancestral reconstruction of three different aspects of the elevational distribution of a species: i) there is a negative relationship between the minimum and the maximum limit, ii) there is a positive relationship between the maximum limit and range, and iii) there is also a negative relationship between the minimum limit and range. These correlations strongly suggest that there has been an increase in the elevational maximum limit for the whole *Coeligena* genus. Further, there is evidence of a decrease of the minimum limit in the whole *Coeligena* clade. Focusing on *C. prunellei*, an endemic to Colombia and near threatened species, the analysis further provides evidence of shrinking elevational range pattern through its evolutionary history. This pattern has important implications on how is perceived current assignment to this species on a category according with the risk of extinction. It stands to reason that phylogenetic information can be instrumental to further examine the threatened status of *C. prunellei* and perhaps other birds in the Andean highlands.

Key Words: highlands, andean hummingbirds, character evolution, elevational range.

2.3 INTRODUCCIÓN

En los Andes tropicales, las aves contribuyen de manera importante a la diversidad regional, la cual alberga el 12,4% de la fauna global de vertebrados (Myer *et al.* 2000). Dentro de esta diversidad, los colibríes corresponden a una de las mayores radiaciones dentro del grupo de las aves (Altshuler *et al.* 2004), cuyos principales linajes actuales datan del Mioceno (23 a 5 millones de años) y se asocian a una expansión de taxones propios de tierras bajas a tierras medias y altas del neotrópico (Bleiweiss 1998; Dudley 2001, en Altshuler & Dudley 2002). En este contexto, es considerado como un carácter esencial para la diversificación de colibríes la adaptación a la hipoxia hipobárica, la cual además se constituye en una de las más importantes adaptaciones fisiológicas de este grupo de aves (Altshuler & Dudley 2002, Altshuler *et al.* 2004), considerando las características del vuelo y dieta (carbohidratos de consumo rápido) en este grupo. En la actualidad, dentro de la diversidad andina de colibríes, se cuentan grupos como los representantes del género *Coeligena*, que no solamente están adaptados a la alta montaña, sino que son altamente dependientes de las condiciones propias de estos sistemas, y cuya historia evolutiva, se haya íntimamente ligada a los patrones geológicos y paleo-ecológicos que han determinado la constitución de los Andes en la actualidad (Sánchez-Osés 2003).

El género *Coeligena* está representado en su taxonomía por once especies (Remsen *et al.* 2008), que se distribuyen desde los Andes Centrales en Bolivia hasta los Andes del Norte en Colombia y Venezuela (Schuchmann 1999). Las especies del género se caracterizan por tener un tamaño mediano entre colibríes (~6-8 g) (Parra *et al.* 2009), presentan un pico largo (aproximadamente el doble de la cabeza), recto a ligeramente curvado hacia arriba y el plumaje de la cabeza se extiende hacia la mandíbula hasta 1/4 o 1/6 de su longitud, cubriendo parcialmente las fosas nasales (Sánchez-Osés 2003). Contrastando con esta homogeneidad morfológica, los patrones de coloración son heterogéneos en este género. Tres de sus especies presentan una coloración del plumaje mate y son sexualmente monocromáticas, mientras que el resto de las especies son altamente dicromáticas. El clado de las especies monocromáticas

está formado por *Coeligena coeligena*, *Coeligena prunellei* y *Coeligena wilsoni* (Parra *et al.* 2009).

Debido a: i) la estrecha relación que existe entre los colibríes y las especies de plantas que utilizan como recursos y ii) las limitaciones fisiológicas extremas derivadas de su relación corporal área/volumen, estos organismos han sido identificados como buenos bioindicadores de la variación ambiental (Kevan 1999, García-Moreno *et al.* 2006 y McGuire *et al.* 2014). Estos atributos, además, describen al taxón como un excelente modelo para evaluar la contribución de la heterogeneidad geográfica andina en el establecimiento de patrones de distribución en el gradiente de elevación entre las especies de tierras altas.

De manera adicional, de acuerdo con datos presentados en este estudio, el límite superior en la distribución altitudinal ha sido identificado como una de las variables que aporta significativamente a la categorización de acuerdo al riesgo de extinción de las aves en Colombia (ver Capítulo 1). Cabe resaltar, que dos especies en el género, *C. orina* y *C. prunellei* han sido ubicadas en las categorías EN (en peligro) y NT (Near threatened, casi amenazado) respectivamente (Renjifo *et al.* 2014). Lo anterior implica que es posible examinar si aspectos en la distribución altitudinal de estas especies son de importancia histórica en el establecimiento de patrones asociados al riesgo de extinción, lo cual cobra particular relevancia desde la perspectiva de la conservación de las aves tropicales, en el contexto predictivo de cambio climático global, el cual plantea un desplazamiento de la distribución altitudinal de las poblaciones ajustándose a las condiciones ambientales cambiantes (Kappelle *et al.* 1999, Pounds *et al.* 1999), con una consecuente perturbación en los patrones de distribución de las especies y una alteración de sus biología y relaciones ecológicas.

De acuerdo con lo anterior, se plantean las siguientes hipótesis auxiliares:

- ¿Existe una relación entre los componentes de la distribución altitudinal (límite superior, límite inferior y rango) para el género *Coeligena*?

- ¿Son informativos los análisis filogenéticos en el establecimiento de patrones de distribución altitudinal para el género *Coeligena*?
- ¿Existen rasgos en la distribución altitudinal que distingan a las especies que están bajo alguna categoría de amenaza de sus congéneres que no lo están?

2.4 ANTECEDENTES

A la fecha, la taxonomía del género *Coeligena* se considera estable, con dos propuestas sistemáticas en competencia Parra *et al.* (2009) y McGuire *et al.* (2014), basadas en análisis de marcadores mitocondriales y nucleares y que difieren en la posición de los taxones *C. wilsoni* y *C. orina*.

Las propuestas filogenéticas disponibles para *Coeligena* se caracterizan por tener clados bien definidos y estructurados geográficamente: *C. violifer* (Bolivia-Perú); *C. iris* (Perú-Ecuador); *C. lutetiae* (Perú-Ecuador-Colombia); *C. wilsoni* (Ecuador-Colombia); las especies endémicas de Colombia: *C. orina* (Andes Noroccidentales); *C. prunellei* (Andes orientales); y *C. phalerata* (Sierra Nevada de Santa Marta); las especies más al norte: *C. bonapartei* y *C. helianthea* (Cordillera Oriental, Serranía de Perijá de los Andes Colombianos, y Serranía de Mérida en Venezuela); y finalmente, las especies ampliamente distribuidas *C. torquata* y *C. coeligena* de Bolivia a Venezuela. Sin embargo, a la fecha, no ha sido evaluada la relación entre los diferentes componentes de la distribución altitudinal (límite superior, límite inferior y rango) en este género, así como los patrones históricos de los mismos.

2.5 OBJETIVOS

-Evaluar la contribución de la historia evolutiva en el establecimiento de patrones de distribución espacial (principal criterio utilizado en la categorización propuesta por la UICN), para especies del colibríes andinos en el género *Coeligena*.

-Identificar los rasgos de la distribución altitudinal que distinguen a las especies del género *Coeligena* incluidas en los libros rojos de aves de Colombia frente a sus congéneres que no se encuentran en estos listados.

2.6 MATERIALES Y MÉTODOS

2.6.1 Análisis filogenético

Teniendo en cuenta la incongruencia observada en la relación filogenética de las especies *C. wilsoni* y *C. orina* en las dos propuestas sistemáticas que incluyen al género *Coeligena*, en el presente trabajo, se realizó una reconstrucción filogenética a partir de 11 marcadores moleculares; incluyendo tres mitocondriales: las subunidades 2 y 4 de NADH deshidrogenasa (ND2 y ND4) y los tRNA que flanquean cada uno de estos genes codificadores de proteínas (McGuire *et al.* 2014); y ocho nucleares: intrón 5 y exones 5 y 6 del gen de adenilato quinasa (AK1); intrón 7, exones 7 y 8 y secuencias del gen β -fibrinógeno (β -fib); los intrones 6 y 7 y los exones 6 y 8 del gen de la ornitina descarboxilasa (ODC); y un segmento ligado al cromosoma Z del receptor de tirosina de musculo esquelético que incluye partes de los exones 4 y 5 y el intrón intermedio (MUSK) (Anexo I); las secuencias de cada uno de los marcadores para cada taxón fueron obtenidas del GenBank. La especie *Ensifera ensifera* fue incluida en los análisis como outgroup.

Las secuencias fueron alineadas en la plataforma Clustal omega (European Molecular Biology Laboratory, EMBL-EBI), posteriormente, se realizó la reconstrucción filogenética con un enfoque bayesiano (para su comparación con Parra *et al.* 2009 y McGuire *et al.*

2014) a través de 16´000.000 de generaciones, con una frecuencia de muestreo de 1.000 generaciones y un burn-in de 500.000 generaciones en el programa MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012). Para estimar el porcentaje de similitud entre la reconstrucción filogenética obtenida en este estudio y propuestas filogenéticas previamente aceptadas (Parra *et al.* 2009 y McGuire *et al.* 2014), fueron realizados filtros sobre los árboles que acumularon el total de la distribución de probabilidad posterior en el programa PAUP * versión 4.0 (Swofford 2002). Por último, con el objetivo de comparar la topología obtenida en nuestro análisis filogenético y otras propuestas que incluyen al género, realizamos un filtro de nuestra topología sobre 9998 árboles desarrollados por Jetz *et al.* (2012) en su análisis para todas las aves del mundo.

2.6.2 Distribución altitudinal

La distribución altitudinal (límite superior, límite inferior y rango = límite superior menos el límite inferior) para las poblaciones incluidas en este estudio fue obtenida del trabajo desarrollado por Sánchez-Osés (2003), el cual recopila información para 1466 especímenes del género *Coeligena* depositados en los principales museos de historia natural del mundo. Estos datos fueron complementados con información derivada de especímenes de museo depositados en las colecciones de ornitología de la Universidad del Valle, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y la Universidad de Antioquia.

Los datos de la distribución altitudinal fueron asignados a cada unidad taxonómica operacional de la filogenia de acuerdo con su coincidencia geográfica. Dado que no todas las unidades geográficas asociadas con las secuencias en nuestro análisis estaban presentes en el estudio de Sánchez-Osés (2003), el árbol fue podado para representar las poblaciones para las cuales existen datos disponibles en el programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017) paquetes ape versión 4.1 (Paradis *et al.* 2004) y geiger 2.0.6 (Harmon *et al.* 2008).

2.6.3 Calibración

Una vez podado el árbol, los análisis filogenéticos bayesianos calibrados se realizaron en el programa BEAST2 (Bouckaert *et al.* 2014) a partir de la media de las tasas de substitución para cada de los marcadores moleculares (ND2, ND4, tRNA, MUSK, ODS, AK1, β -fib) reportadas en McGuire *et al.* 2014 y la estimación de la edad de la raíz del género (entre 8.5 y 11 millones de años), reportada en el mismo trabajo. Los análisis en BEAST2 fueron ejecutados bajo los siguientes parámetros (siguiendo a McGuire *et al.* 2014): modelo de reloj molecular relajado lognormal no correlacionado, árbol de especiación de acuerdo con el modelo especiación-extinción y longitud de 9×10^8 generaciones; y fueron ejecutados en la plataforma online CIPRES (Miller *et al.* 2010). Los resultados de seis análisis independientes fueron combinados en el programa LogCombiner versión 1.8.3 (Drummond *et al.* 2012), y se examinaron a través de la inspección de los valores de la ESS para las diferentes estimaciones en el programa Tracer versión 1.6 (Rambaut *et al.* 2014). Posteriormente se generó el consenso de máxima credibilidad en el programa TreeAnnotator versión 1.8.3 (Drummond *et al.* 2012), finalmente, el árbol consenso y las estimaciones de tiempo fueron visualizadas en el programa FigTree versión 1.4.2 (Rambaut 2006-2012).

2.6.4 Contrastes filogenéticamente independientes (PIC por sus siglas en inglés)

La evaluación de la relación entre las tres variables de distribución altitudinal (límite superior, límite inferior y rango) para *Coeligena*, se llevó a cabo mediante la aplicación del método de correlación de Contrastes Filogenéticamente Independientes (PIC's, por sus siglas en inglés) propuesto por Felsenstein (1985). Los PICs fueron implementados con el paquete ape versión 4.1 (Paradis *et al.* 2004) en el programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017), para las variables: límite superior, límite inferior y rango de la distribución altitudinal, transformadas a su logaritmo natural (ver Anexo II).

Para evaluar el modelo conceptual que mejor describe la variación de los rasgos de la distribución altitudinal a lo largo de la historia evolutiva del género se realizaron ajustes al Modelo Browniano (MB), al modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU) y al modelo de explosión temprana (EM de sus siglas en inglés) con la función *fitContinuous* del paquete *geiger* versión 2.0.6 (Harmon *et al.* 2008) del programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017), de estos fue seleccionado el modelo más informativo de acuerdo con los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC de sus siglas en inglés), posteriormente, se realizó la reconstrucción de caracteres ancestrales para las tres variables de la distribución altitudinal con la función *ContMap* (Revell 2013) del paquete *phytools* versión 0.6-20 (Revell 2012) del programa R versión 3.4.1 (R Core Team 2017).

Adicionalmente, se realizó una evaluación del efecto del tamaño corporal sobre la distribución altitudinal para los representantes de este género.

2.7 RESULTADOS

2.7.1 Análisis filogenético

Se obtuvieron secuencias para un total de 46 especímenes que representan poblaciones de todo el rango geográfico del género, desde Bolivia hasta Venezuela, y que incluyen muestras como se presenta a continuación: 2 *C. prunellei*, 3 *C. wilsoni*, 9 *C. coeligena*, 10 *C. torquata*, 4 *C. violifer*, 5 *C. iris*, 1 *C. phalerata*, 3 *C. bonapartei*, 2 *C. helianthea*, 3 *C. orina* y 4 *C. lutetiae*. La información recopilada en el presente trabajo resultó ser mayor que la incorporada en las propuestas filogenéticas anteriores (Parra *et al.* 2009 y McGuire *et al.* 2014), tanto en número de marcadores como en número de muestras (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Marcadores y número de muestras empleadas en las reconstrucciones filogenéticas para *Coeligena*.

		Pares de bases	Parra <i>et al.</i> 2009	McGuire <i>et al.</i> 2014	Presente trabajo
Marcador molecular	ND2	1041	x	x	x
	ND4	700	x	x	x
	tRNA	201		x	x
	Muskle	601		x	x
	ODC (intron 6-7)	552	x		x
	ODC (exon 6-8)	654		x	x
	AK1 (exon 5-6)	601			x
	Ak1 (intron 5)	551	x	x	x
	β -fib (intron 7)	912	x	x	x
	β -fib (exon 7-8)	1127			x
	β -fib (gen)	1128			x
Número de muestras		-	22	32	45
Total pares de bases		-	3806	4660	8068

Un total de 9595 árboles acumularon el total de probabilidad posterior (PP). El árbol consenso de máxima credibilidad presentó soporte de PP $\geq 0,95$ para el 76,9% de los nodos, y solo diez nodos presentan PP $< 0,95$ (ver Anexo III).

El patrón de divergencia confirmó que el clado monocromático contienen tres especies: *C. coeligena* grupo hermano del subclado *C. prunellei* y *C. wilsoni*. El clado de especies dicromáticas, se diversificó en ocho especies con *C. torquata* como grupo hermano de un subclado que presenta un patrón pectinado con las especies *C. violifer*, *C. iris* y *C. phalerata*. Adicionalmente, emergen dos subclados para este grupo de especies dicromáticas, uno de ellos incluye las poblaciones identificadas aquí como *C. bonapartei* y

C. helianthea y el otro conformado por las poblaciones de *C. lutetiae* y *C. orina* (Anexo III).

Los 9595 árboles que acumulan el 100% de la probabilidad posterior, recuperaron el subclado *C. prunellei* y *C. wilsoni*, respaldando la propuesta filogenética de Parra *et al.* (2009). El clado *C. orina* y *C. lutetiae* recuperado el presente estudio, es consistente con la filogenia de McGuire *et al.* (2014) para el 51,6% de los árboles. Lo anterior contrasta con la propuesta filogenética de Parra *et al.* (2009), donde contrario a el presente trabajo, *C. orina* se presenta como grupo hermano del clado conformado por las especies *C. bonapartei* y *C. helianthea*. Resalta también que en la reconstrucción filogenética presentada en este estudio la monofilia de *C. lutetiae* que se recuperó para solo 20,7% de los árboles estimados, por su parte, el clado conformado por *C. lutetiae* y *C. orina* se rescató para el 51,6% de los árboles, coincidiendo esta última relación con la propuesta de McGuire *et al.* (2014).

2.7.2 Correlación de contrastes filogenéticamente independientes

Una vez podado el árbol de acuerdo con la disponibilidad de los datos de distribución altitudinal se obtuvo un total de 22 unidades taxonómicas operacionales (al no rescatar monofilia recíproca para las especies *C. bonapartei* y *C. helianthea*, estas dos se asignaron a la misma unidad taxonómica operacional= *C. bonapartei/helianthea*) sobre las cuales se ejecutó el análisis de contrastes filogenéticamente independientes. Los análisis reflejaron las siguientes correlaciones entre los límites de distribución altitudinal i) una correlación negativa entre el límite inferior y el límite superior, ii) una correlación negativa entre el límite inferior y el rango de la distribución altitudinal y iii) una correlación positiva entre el límite superior y el rango de la distribución altitudinal (Tabla 2.2). Colectivamente esto indica que: a medida que se presenta un aumento en el límite inferior (sube en la pendiente altitudinal), disminuye el límite superior y también disminuye el rango en la distribución altitudinal. Por otro lado, a medida que, aumenta el límite superior, también aumenta el rango en la distribución altitudinal para el linaje *Coeligena* en los Andes tropicales.

Tabla 2.2. Correlación de los límites de distribución altitudinal para el género *Coeligena*. Las tres correlaciones son estadísticamente significativas a un $\alpha=0,05$.

	Límite superior	Límite inferior	Rango
Límite superior	0	-	-
Límite inferior	-0,4350649	0	-
Rango	0,8974026	-0,638961	0

El análisis de selección de modelos evolutivos sobre los aspectos de la distribución altitudinal del linaje *Coeligena*, mostró que los modelos BM y EB son equivalentes en su poder explicativo ya que la diferencia entre los modelos BM y EB es menor de 4 unidades AIC para cada una de las variables de elevación (diferencias entre EB y BM: límite inferior: 2,70, límite superior: 2,70 y rango: 2,70), de acuerdo con esto, la figura 2.1 representa la reconstrucción de caracteres ancestrales utilizando un modelo de evolución BM para las tres variables altitudinales analizadas para el género *Coeligena*.

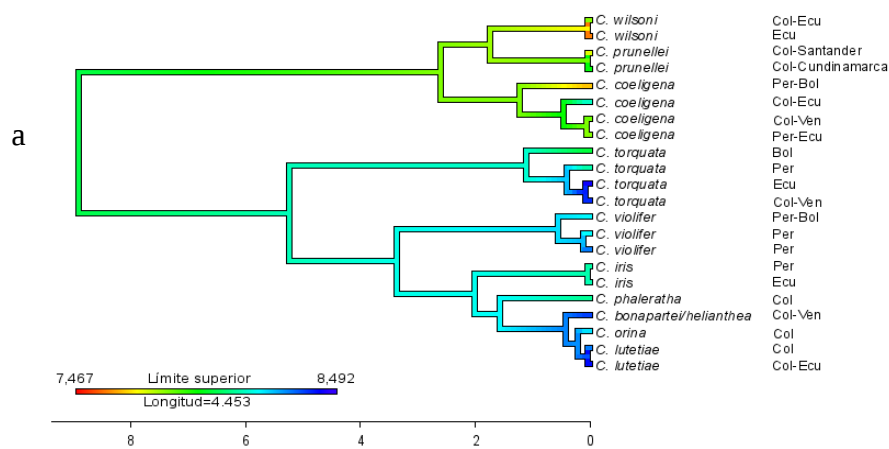


Figura 2.1. Reconstrucción ancestral de los límites de distribución altitudinal: a) límite superior, b) límite inferior y c) rango de la distribución altitudinal para el género *Coeligena*. Los tonos cálidos (rojo) en la escala de color representan valores bajos en el gradiente altitudinal y avanzan a tonos fríos (azul) que representan valores altos en el gradiente altitudinal. Cada una de las puntas representa poblaciones para cada uno de los taxa, frente a estas, se proporciona una referencia de distribución geográfica (ver AnexoII)

2.8 DISCUSIÓN

2.8.1 Reconstrucción filogenética

La propuesta filogenética desarrollada en el presente estudio corresponde a la más reciente y completa producida a la fecha para el género *Coeligena*, incluyendo una mayor cantidad de marcadores moleculares (N=11) y una mayor cobertura geográfica (46 localidades) respecto a propuestas previas (Parra *et al.* 2009 y McGuire *et al.* 2014). El conjunto de marcadores moleculares utilizados en el presente estudio suma un total de 8068 pares de bases, duplicando el volumen de información incorporada en los trabajos de Parra *et al.* (2009) y McGuire *et al.* (2014) con 3608 pb y 4660 pb respectivamente (Tabla 1.2).

La topología recuperada en el presente trabajo coincide con el 86,24% de 9998 árboles desarrollados por Jetz *et al.* (2012), en su análisis para todas las aves del mundo y recupera la subdivisión previamente establecida entre las especies monocromáticas y dicromáticas del género *Coeligena*, respaldando lo reportado por Parra *et al.* (2009) y McGuire *et al.* (2014). Adicionalmente, coincide con aquella propuesta por Parra *et al.* (2009) en lo referente a la relación de especies hermanas entre *C. wilsoni* y *C. prunellei*, y difiere de la propuesta por McGuire *et al.* (2014) en la cual *C. coeligena* aparece asignada como especie hermana de *C. wilsoni*. A pesar de la diferencia en topologías entre estas dos propuestas, los clados que contienen a *C. coeligena*, *C. prunellei* y *C. wilsoni* en los tres trabajos reciben el 100% de soporte. Se interpreta esta diferencia como el resultado del uso de diferentes tipos de marcadores y tamaño de muestra en los tres ejercicios de reconstrucción filogenética, corroborando la sensibilidad de este tipo de análisis a cambios en estas variables (Tabla 2.1).

Para el grupo de especies dicromáticas, nuestro análisis recupera la misma topología reflejada en las propuestas de Parra *et al.* (2009) y McGuire *et al.* (2014) para las especies: *C. torquata*, *C. violifer*, *C. iris* y *C. phalerata*; más no se recuperó soporte para el clado que incluye las especies: *C. orina*, *C. lutetiae*, *C. bonapartei* y *C. helianthea*. La relación entre *C. orina* y *C. lutetiae*, en la propuesta filogenética para el género que aquí se presenta, es consistente con la filogenia de McGuire *et al.* (2014) para el 51,6% de los 9595 árboles que

acumularon el total de la probabilidad posterior, esta relación difiere de la propuesta filogenética de Parra *et al.* (2009), donde *C. orina* se presenta como grupo hermano del clado conformado por las especies *C. bonapartei* y *C. helianthea*. Se interpreta que estas diferencias topológicas pueden estar relacionadas con la cantidad de información incorporada para el espécimen *C. lutetiae* IAvH 1915, de Caldas, Colombia, ya que secuencias para los marcadores ND2, ND4, tRNA, MUSK, ODS intrones 6 y 7, Ak1 intrón 5, β fib intrón 7 y el gen de β fib fueron incluidos el trabajo de McGuire *et al.* (2014), pero no en el análisis de Parra *et al.* (2009).

La variación morfológica y en particular los patrones de coloración para las especies dicromáticas han sido los criterios históricamente utilizados para la designación de grupos taxonómicos en el género *Coeligena* (Fjeldsa & Krabbe 1990, Schuchmann 1999, Krabbe *et al.* 2005). *C. orina* se relaciona de acuerdo a su patrón de coloración con *C. bonapartei* y *C. lutetiae* (Krabbe *et al.* 2005), se interpreta que esta proximidad fenotípica entre los taxones del rango norte de los Andes (*C. orina*-*C. lutetiae*, *C. bonapartei*-*C. helianthea*), se encuentra relacionada con la reciente divergencia reportada para las especies del dominio norte de los Andes, para las cuales, en nuestra hipótesis de reloj molecular, se estima un tiempo menor a 500.000 años (Fig. 1). La reciente historia de divergencia aquí cuantificada es también concordante con el bajo nivel de soporte consistentemente recuperado en las tres propuestas filogenéticas del grupo para la monofilia de *C. bonapartei* y *C. helianthea* (Parra *et al.* 2009 y McGuire *et al.* 2014); esto respalda sugerencias previas de presumible introgresión (Fjeldsa & Krabbe 1990) o divergencia muy reciente en este grupo (Parra *et al.* 2009).

2.8.2 Patrones de distribución altitudinal

El estudio de contrastes filogenéticamente independientes en este trabajo ha permitido rastrear la variación de la distribución altitudinal de las especies del género *Coeligena* en el contexto evolutivo y evaluar el efecto de este rasgo ecológico en la generación de los patrones de diversidad hoy en día observados para estas aves. *Coeligena*, como linaje ha

experimentado una tendencia a aumentar su límite superior en la distribución altitudinal (colonizar zonas cada vez más altas) con un consecuente aumento en el rango de distribución total. En este grupo de aves típico de sistemas altoandinos, también se ha presentado una colonización de los cinturones de elevación más bajos (disminución del límite inferior) que ha ocurrido con una menor intensidad cuando se compara con el desplazamiento a zonas más altas. El patrón evolutivo de estas variables de la distribución espacial en conjunto refleja indirectamente posibilidad de la selección positiva de otros caracteres fisiológicos, morfológicos y/o comportamentales, que han resultado en el dominio que el género *Coeligena* ha tenido al largo de su historia evolutiva sobre los sistemas de alta montaña. La evolución de estas variables de la distribución espacial del linaje ha facultado su desplazamiento a través de cinturones de elevación con ecologías contrastantes. Sin embargo, y de acuerdo con las correlaciones obtenidas en el presente trabajo, se puede sugerir que existe evidencia de un patrón de selección negativa limitando la conquista de las zonas más bajas por elementos de *Coeligena*.

Estas variaciones en la distribución altitudinal para los linajes del género *Coeligena* se interpretan en el contexto de la dinámica de migración de los cinturones térmicos y sus sistemas asociados a lo largo del gradiente de elevación, debido a la variación cíclica en la temperatura global, producto de periodos glaciales e interglaciares (Huntley & Thompson 1989). Estos procesos, además, dan cuenta de los posibles patrones de diversificación evidenciados en el presente análisis filogenético para *Coeligena*, ya que promueven la interconexión latitudinal de páramos y bosques altoandinos en los periodos glaciales, como resultado del descenso en sus cotas altitudinales. En tanto que, para los periodos interglaciares, páramos y bosques altoandinos experimentan una retracción, producto de la expansión en elevación de los sistemas de tierras bajas, generando una ruptura en su interconexión y promoviendo la acumulación de divergencia entre poblaciones aisladas (Kattan *et al.* 2004).

El ancestro común más reciente a todas las especies del género *Coeligena*, presumiblemente habitó en elevaciones medias en los límites superior e inferior de su rango

(Fig. 1). Una vez ocurrido el primer evento de divergencia de los principales clados, monocromático y dicromático, se evidencia una tendencia de desplazamiento en el gradiente altitudinal para el clado monocromático hacia zonas más bajas; en tanto que para el clado dicromático la relación es contraria, evidenciándose de manera general una tendencia a aumentar los límites de distribución altitudinal hacia la alta montaña. Una excepción en el clado monocromático es la especie *C. prunellei*, ya que contrario a lo que ocurre con otras especies en este clado, este taxón presenta un aumento en su límite inferior en la distribución altitudinal. *C. prunellei* es endémico de la vertiente occidental de la cordillera Oriental de Colombia, en los departamentos de Santander, Boyacá y Cundinamarca, y es posible que su afinidad por bosques altoandinos de robledales de *Quercus humboldtii* y *Trigonobalanus excelsa* (Hilty & Brown 1986; Salaman & López-Lanús 2002; Cortes *et ál.* 2006; Huertas & Donegan 2006; Villamarín-Gil & Daza-Pacheco 2006), pueda ser un factor limitante de su capacidad de dispersión a zonas más altas en el gradiente altitudinal. Estudios realizados por Macana-García *et al.* (2012), presentan registros de nidificación de *C. prunellei* en el sotobosque de robledales de *Q. humboldtii*, especie casi endémica de Colombia, categorizada como Vulnerable (VU) que se encuentra amenazada por el avance de la frontera agrícola, la degradación del suelo, y la introducción y uso de especies invasoras (Corporación autónoma regional de Cundinamarca 2016).

Para la población de *C. prunellei* distribuida en Cundinamarca, el límite superior en el gradiente altitudinal se mantiene estable (en la zona media), pero se presenta una disminución en elevación para la población con distribución en Santander (Fig. 1 a). Este patrón proporciona información relevante, la cual evidencia comportamientos diferenciales entre las dos poblaciones de *C. prunellei*, aportando en uno de los reconocidos puntos limitantes en la generación de libros rojos, el cual se refiere a la ausencia de evaluaciones de riesgo a nivel de poblaciones regionales (Renjifo & Amaya-Villareal 2017). *C. prunellei* posiblemente presenta limitaciones en la colonización a zonas más altas en el gradiente, y su límite inferior de distribución en elevación a lo largo de su historia evolutiva ha incrementado, lo que señala una disminución en el rango de distribución altitudinal total para la especie (Fig. 1 c). Este patrón llama la atención desde la perspectiva de la

conservación teniendo en cuenta que *C. prunellei* a nivel global ha sido categorizada como especie vulnerable (Birdlife International 2016), y a nivel nacional se encuentra categorizada como casi amenazada (Renjifo *et al.* 2014). De acuerdo con los análisis de reconstrucción ancestral presentados en este trabajo donde se evidencia que *C. prunellei* presenta una disminución en su rango de distribución altitudinal y que esta especie se encuentra fuertemente relacionada con las especies de plantas *Quercus humboldtii* y *Trigonobalanus excelsa*, se sugiere que *C. prunellei* debería ser elevada de categoría de amenaza a VU.

En contraste para el caso de *C. orina* categorizada a nivel nacional como especie En peligro (EN), no se presentan patrones particulares que destaquen una relación entre la categorización del riesgo de extinción y la reconstrucción ancestral de su distribución altitudinal, lo que refleja que posiblemente para la especie *C. orina* otros factores no relacionados con la distribución altitudinal pueden tener mayor significancia sobre las presiones que han llevado a que esta especie se encuentre categorizada como EN.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, la disminución del rango de distribución altitudinal se asocia al riesgo de extinción en lo que concierne a la especie *C. prunellei*, pero no al caso de *C. orina*, ya que esta presenta una estabilidad en su rango altitudinal. De este modo, la relación entre rango de distribución altitudinal y riesgo de extinción sugiere que las especies del clado dicromático pueden llegar a ser menos susceptibles a la extinción pues el rango para estas especies históricamente ha tenido tendencia a ampliarse, contrario a lo ocurrido para el clado monocromático donde las especies presentan rangos con tendencia a hacerse más pequeños o mantenerse estables.

La evidente correlación entre los componentes de la distribución altitudinal (límite superior, límite inferior y rango), los patrones de dichos componentes a lo largo de la historia evolutiva del género y la contribución de estos al entendimiento de procesos posiblemente asociados al riesgo de extinción de las especies, refleja la importancia y relevancia de este tipo de análisis comparativos filogenéticos.

2.9 CONCLUSIONES

- La reconstrucción filogenética obtenida en este estudio evidencia la sensibilidad de este tipo de análisis frente a: i) número y tipo de marcadores moleculares utilizados; y ii) el número de poblaciones muestreadas.
- Los análisis realizados en este trabajo señalan que la distribución altitudinal de los linajes dentro del género *Coeligena* ha estado sujeta a cambios históricos.
- Es posible establecer dos patrones generales en la distribución altitudinal del género *Coeligena*. Para el clado monocromático se presenta una tendencia a mantener o disminuir su rango de distribución altitudinal, mientras que el clado dicromático presenta un aumento en el rango altitudinal.
- Las especies del género *Coeligena* incorporadas en los análisis de riesgo de extinción presentan dos comportamientos, *C. prunellei* (NT) presenta una disminución en su rango de distribución altitudinal mientras que *C. orina* (EN) presenta una aparente estabilidad en este rasgo en su distribución altitudinal.

2.10 LITERATURA CITADA

- ALTSHULER, D.L. & DUDELY, R. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *The Journal of Experimental Biology* 205, 2325-2336.
- ALTSHULER, D.L., DUDLEY, R. & MCGUIRE, J.A. 2004. Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proceedings of the National Academy of Science* 101, 17731–17736.

- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2016. *Coeligena prunellei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22687813A93170712. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22687813A93170712.en>. Consulta 15 May 2018.
- BLEIWEISS, R. 1998. Origin of hummingbirds faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 65, 77-97.
- BOUCKAERT, R., HELED, J., KÜHNERT, D., VAUGHAN, T., WU, C-H., XIE, D., SUCHARD, M.A., RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10 (4).
- CORPORACIÓN AUTÓNOMA REGIONAL DE CUNDINAMARCA. 2016. Plan de manejo y conservación del Roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en la jurisdicción Car Cundinamarca. Bogotá D.C., Colombia, 41 pp.
- CORTÉS, O., PARRA, C., MARTÍNEZ, N. A. & GIL, J. D. 2006. Estudio y conservación de *Coeligena prunellei* en zonas altoandinas de Cundinamarca. Informe final. Convenio nro. IEA-CO143. Iniciativa de especies amenazadas. Jorge Hernández Camacho, Bogotá.
- DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A., XIE, D. & RAMBAUT, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology And Evolution* 29: 1969-1973.
- DUDLEY, R. 2001. Limits to human locomotor performance: phylogenetic origins and comparative perspectives. *The Journal of Experimental Biology*. 204, 3235–3240.
- EUROPEAN MOLECULAR BIOLOGY LABORATORY-EBI. Disponible en <http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/> (Acceso febrero 2017).
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, Vol. 125, No. 1, 1-15.
- FJELDSA, J., & KRABBE, N. 1990. *Birds of the High Andes*. Apollo Books, Stenstrup, Denmark.
- GARCÍA-MORENO, J., CORTES, N., GARCÍA-DERAS, G.M. & HERNÁNDEZ-BANOS, B.E. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: a Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, 488–498.

- HARMON L. J., WEIR, J. T., BROCK, C. D., GLOR, R.E. & CHALLENGER W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24, 129-131.
- HILTY, S. & BROWN, W. L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press.
- HUERTAS, B.C., & DONEGAN, T. M. (Eds.), 2006. Proyecto YARÉ: Investigación y evaluación de las especies amenazadas de la Serranía de los Yariguíes, Santander, Colombia. BP. Conservation programme. Informe final. Colombian EBA Project Report Series 7, pp.164.
- HUNTLEY, B. & THOMPSON, W. 1989. Migration: species' response to climatic variations cause by changes in the earth's orbit. *Journal of Biogeography*, 16, 5-19.
- JETZ W., THOMAS, G.H., JOY, J.B., HARTMANN, K. & MOOERS, A.O. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444-448.
- KATTAN, G. H., FRANCO, P., ROJAS, V., & MORALES, G. 2004. Biological diversification in a complex region: a spacial analisys of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31, 1829-1839.
- KAPPELLE, M., VAN VUUREN, M.M.I. & BASS, P. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a reviw and identification ok key research issues. *Biodiversity and Conservation* 8, 1383-1397.
- KEVAN, P.G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74 (1999), 373–393.
- KRABBE, N., FLÓREZ, P., SUÁREZ, G., CASTAÑO, J., ARANGO, J. D., PULGARÍN, P. C., MÚNER, W. A., STILES, G., & SALAMAN, P. 2005. REdiscovery of the dusky starfrontlet *Coeligena orina*, with a description of the adult plumages and a reassessment of its taxonomic status. *Ornitología Colombiana* No. 3, 28-35.
- MACANA-GARCÍA, D. C., ZULUAGA-BONILLA, J. E., SUA-BECERRA, A., & CHAPARRO-HERRERA, S. 2012. Primeros registros de anidación del Inca Negro (Trochilidae, *Coeligena prunellei*). *Ornitología Colombiana* 12, 61-64.
- MCGUIRE, J.A., WITT, C.C., REMSEN, J.V., CORL, A. JR., RABOSKY, D.L., ALTSHULER, D.L. & DUDLEY R. 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24, 1–7, April.

- MILLER, M.A., PFEIFFER, W. & SCHWARTZ T. 2010. "Creación de la Pasarela Científica CIPRES para la inferencia de grandes árboles filogenéticos" en las Actas del Taller de Entornos de Computing Gateway (GCE), 14 de noviembre de 2010, New Orleans, LA pp. 1 - 8.
- MYER, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. Volume 403.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. & STRIMMER, K. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289–290.
- PARRA, J.L., REMSEN, J.V. JR, ÁLVAREZ-REBOLLEDO, M. & MCGUIRE, J.A. 2009. Molecular phylogenetics of the hummingbird genus *Coeligena*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53 (2009) 425–434.
- POUNDS J.A., FOGDEN, M.L.P. & CAMPBELL, J.H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398, 611–615.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en <https://www.R-project.org/>.
- RAMBAUT A., SUCHARD M.A., XIE, D. & DRUMMOND, A.J. 2014. Tracer v1.6.
- RAMBAUT, A. 2006-2012. FigTree V. 14. Institute of Evolutionary Biology University of Edinburgh.
- REMSSEN, J.V., CADENA, C.D., JARAMILLO, A., NORES, M., PACHECO, J.F., ROBBINS, M.B., SCHULENBERG, T.S., STILES, F.G., STOTZ D.F. & ZIMMER, K.J. 2008. A Classification of the Bird Species of South America. American Ornithologists' Union.
- RENJIFO, L. M., GOMEZ, M. F., VELASQUEZ-TIBATA, J., AMAYA-VILLARREAL, A. M., KATTAN, G. H., AMAYA-ESPINEL, J. D., & BURBANO- GIRON, J. (EDS.). 2014. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogota D.C., Colombia. pp 465.

- RENJIFO L.M. & AMAYA-VILLAREAL A.M. 2017. Evolución del riesgo de extinción y estado actual de conservación de las aves en Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 41(161), 490-510
- REVELL, L. J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecology and Evolution* 3, 217-223.
- REVELL, L. J. 2013. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 754-759.
- RONQUIST, F., TESLENKO, M. & VANDER MARK, P. 2012. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Systematic Biology* 61 (3), 539-542.
- SÁNCHEZ-OSÉS, C.S. 2003. Taxonomy, phylogeny, and biogeography of the Andean hummingbird genera *Coeligena* LESSON, 1832; *Pterophanes* GOULD, 1849; *Ensifera* LESSON 1843; and *Patagona* GRAY, 1840 (Aves: Trochiliformes). *Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät. Rheinischen Friedrich- Wilhelms-University, Bonn.* pp. 282.
- SALAMAN, P., & LÓPEZ-LANÚS, B. 2002. *Coeligena prunellei*, en: Renjifo, L. M., Franco-Maya, A. M., Amaya-Espinel, J. D., Kattan, G., y López-Lanús, B. (Eds.), 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia.
- SCHUCHMANN, K.L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Lynx Editions, Barcelona.
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- VILLAMARÍN-GIL, S., & DAZA-PACHECO, A. 2006. Estado poblacional, recursos florales y hábitat de *Coeligena prunellei* (Trochilidae), ave endémica en peligro de extinción en la Reserva Biológica Cachalú, Municipio de Encino (Santander). Tesis de Pregrado Facultad de Ciencias y Educación. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia.

Anexo I

Especies, localidades y marcadores moleculares usados en el análisis filogenético de este estudio

[illegible]

Número de Catalogo	Especie	País	Departamento	ND2	ND4	tRNA	MUSK Exones 4-5	ODS		AK1		β-fib		
								Exones 6-8	Intron 6-7	Exon es 5-6	Intrón 5	Exones 7-8	Intrón 7	Gen
JLPV 38 (ICN 35505)	<i>C. torquata</i>	Colombia	Cundinamarca	x	x				x		x		x	
AMNH DOT 2599	<i>C. torquata</i>	Bolivia	La Paz	x	x	x	x	x		x		x		
AMNH DOT 2598	<i>C. torquata</i>	Bolivia	La Paz	x	x	x	x	x		x		x		
LSUMZ B-6230	<i>C. torquata</i>	Ecuador	Morona	x	x	x		x			x			x
JLPV 58	<i>C. torquata</i>	Colombia	Norte de Santander	x	x	x	x		x	x	x			
AVHB 4633	<i>C. torquata</i>	Colombia	Caldas	x	x	x	x	x			x	x		
LSUMZ B-8200	<i>C. violifer</i>	Perú	Pasco	x	x	x	x	x			x			x
LSUMZ B-1258	<i>C. violifer</i>	Perú	La Paz	x	x				x		x		x	
LSUMZ B-3504	<i>C. violifer</i>	Perú	Huánuco	x	x				x		x		x	
LSUMZ B-44151	<i>C. violifer</i>	Perú	San Martín	x	x				x		x		x	
LSUMZ B-31851	<i>C. iris</i>	Perú	Cajamarca	x	x				x		x		x	
LSUMZ B-31972	<i>C. iris</i>	Perú	Cajamarca	x	x				x		x		x	
01N8410	<i>C. iris</i>	Ecuador	Azuay	x	x				x		x		x	
01N8752	<i>C. iris</i>	Ecuador	Azuay	x	x				x		x		x	
LSUMZ B-31770	<i>C. iris</i>	Perú	Cajamarca	x	x	x	x	x		x				
IAVH JLPV 485	<i>C. phalerata</i>	Colombia	Magdalena	x	x				x		x		x	
AVHB 4188	<i>C. bonapartei</i>	Colombia	Boyacá	x	x		x		x	x	x	x	x	
JPLV 2271	<i>C. bonapartei</i>	Colombia	Boyacá	x	x	x				x				
JPLV 74	<i>C. bonapartei</i>	Colombia	Cundinamarca	x	x				x		x		x	
JLPV 2504	<i>C. helianthea</i>	Colombia	Meta	x	x				x	x	x	x	x	
IAVH BT-2569	<i>C. helianthea</i>	Colombia	Cundinamarca	x	x				x		x		x	

Número de Catalogo	Especie	País	Departamento	ND2	ND4	tRNA	MUSK Exones 4-5	ODS		AK1		β -fib		
								Exones 6-8	Intron es 6-7	Exon es 5-6	Intrón 5	Exones 7-8	Intrón 7	Gen
LSUMZ B-340	<i>C. lutetiae</i>	Perú	Cajamarca	x	x		x		x		x		x	x
IAVHB 1915	<i>C. lutetiae</i>	Colombia	Caldas					x		x		x		
IAVH BT-1639	<i>C. lutetiae</i>	Colombia	Caldas	x	x				x		x		x	
00N5086	<i>C. lutetiae</i>	Ecuador	Napo	x	x				x		x		x	
PCPR 1 (ICN 35036)	<i>C. orina</i>	Colombia	Antioquia	x	x		x	x		x		x		
JPLV 5169	<i>C. orina</i>	Colombia	Antioquia	x	x				x		x		x	
PCPR 3	<i>C. orina</i>	Colombia	Antioquia	x	x	x	x	x		x		x		
LSUMZ 8224	<i>E. ensifera</i>	Perú	Pasco	x	x	x			x		x		x	

Anexo II

Variables altitudinales analizadas en la correlación de contrastes filogenéticamente independientes para cada una de las poblaciones de *Coeligena*.

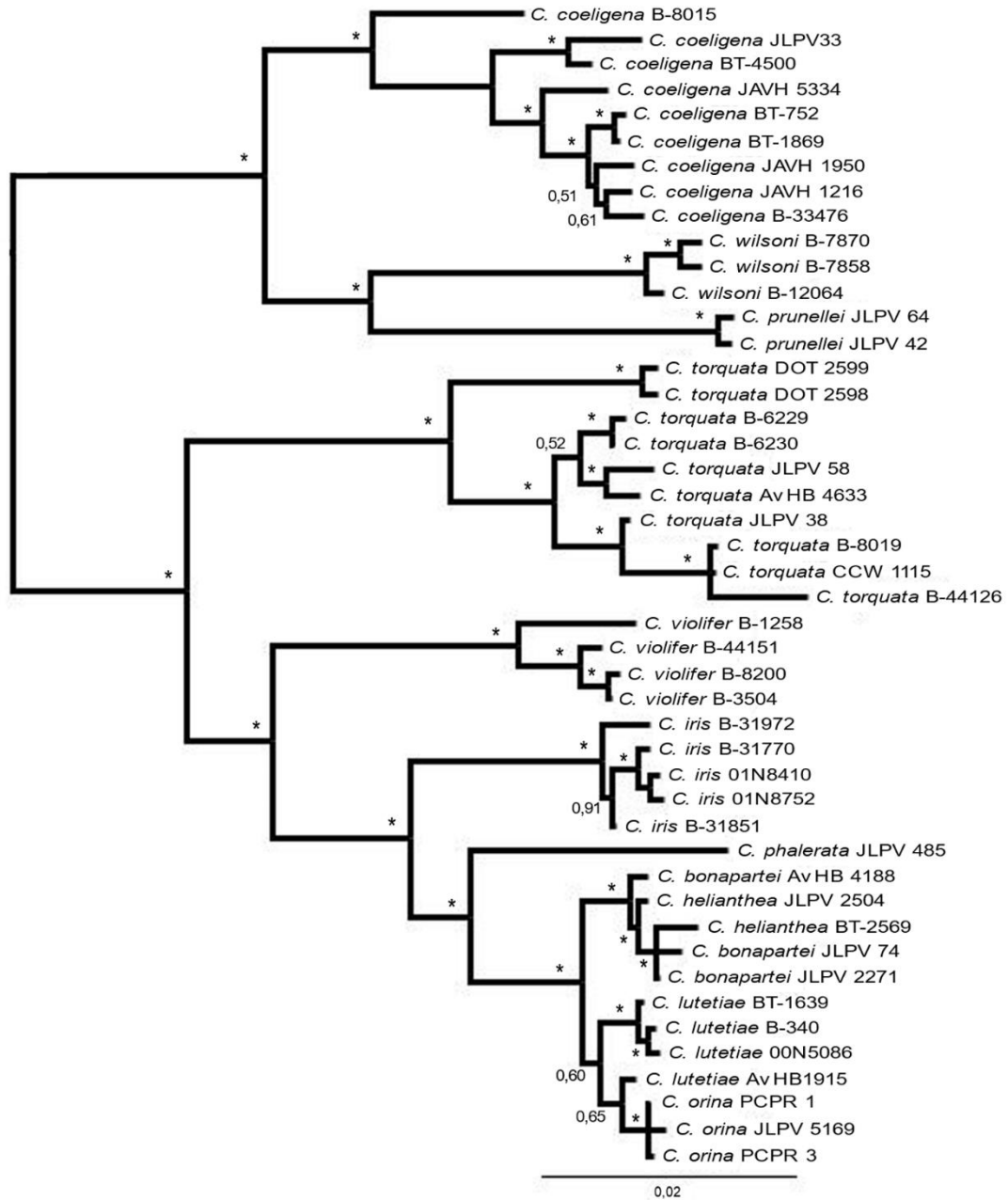
Los límites altitudinales fueron transformados a su logaritmo natural

Especie	País	Límite inferior	Límite superior	Rango
<i>Coeligena wilsoni</i>	Ecuador	820	1750	930
<i>Coeligena wilsoni</i>	Sur de Colombia-Norte de Ecuador	500	2818	2318
<i>Coeligena prunellei</i>	Colombia (Santander)	1800	2069	269
<i>Coeligena prunellei</i>	Colombia (Cundinamarca)	2010	3200	1190
<i>Coeligena coeligena</i>	Sur de Colombia-Norte de Ecuador	700	3500	2800
<i>Coeligena coeligena</i>	Perú-Bolivia	1075	2100	1025
<i>Coeligena coeligena</i>	Norte de Colombia-Venezuela	900	2590	1690
<i>Coeligena coeligena</i>	Perú-Ecuador	1373	2470	1097
<i>Coeligena torquata</i>	Norte de Colombia-Venezuela	1008	4400	3392
<i>Coeligena torquata</i>	Bolivia	1700	3000	1300
<i>Coeligena torquata</i>	Perú	1640	3300	1660
<i>Coeligena torquata</i>	Ecuador	500	4875	4375
<i>Coeligena violifer</i>	Perú-Bolivia	1667	3650	1983
<i>Coeligena violifer</i>	Perú (San Martín)	2135	3470	1335
<i>Coeligena violifer</i>	Perú (Huanuco)	2250	4350	2100
<i>Coeligena iris</i>	Perú	1310	3320	2010
<i>Coeligena iris</i>	Ecuador	1050	3400	2350
<i>Coeligena phalerata</i>	Colombia	1700	3280	1580
<i>Coeligena bonapartei/helianthea</i>	Norte de Colombia-Venezuela	1008	4400	3392
<i>Coeligena orina</i>	Colombia	2319	3661	1342
<i>Coeligena lutetiae</i>	Colombia	2400	3930	1530
<i>Coeligena lutetiae</i>	Sur de Colombia-Norte de Ecuador	600	4875	4275

Anexo III

Propuesta filogenética con probabilidades posteriores para 46 poblaciones de las 11 especies del género *Coeligena*.

Los asteriscos indican nodos con un soporte de probabilidad posterior del 100%.



DISCUSIÓN GENERAL

La crisis actual sobre la pérdida de biodiversidad y la conciencia del efecto que variables como el cambio climático y los procesos de transformación de los ambientes naturales tienen sobre las especies, y el bienestar humano, han promovido la investigación en pro de: i) la identificación de aquellos factores que determinan qué algunas especies sean más propensas a la extinción que otras, y ii) el desarrollo de procedimientos que permitan una mejor y más efectiva valoración del estado de conservación de las poblaciones naturales. En este contexto, nacen los libros rojos, los cuales corresponden a catálogos de especies categorizadas de acuerdo a su grado de vulnerabilidad al riesgo de extinción. Colombia, país reconocido por su mega biodiversidad, es también el número uno en aves del mundo (BirdLife Internacional 2018: 1877 especies, Avendaño *et al.* 2017: 1909 especies), reconocimiento que ha resultado en un particular interés por la conservación de este grupo faunístico. En favor de la priorización de especies de aves amenazadas, a la fecha para Colombia han sido generadas dos versiones del libro rojo (Renjifo *et al.* 2002 y Renjifo *et al.* 2014-2016), los cuales incorporan los protocolos y criterios establecidos por la UICN en su elaboración. A pesar del amplio uso que estas herramientas han tenido en el campo de la conservación, a la fecha, no ha sido evaluado de manera estadística, el aporte de estos criterios a la categorización al riesgo de extinción de aves en Colombia.

Con la finalidad de examinar la contribución informativa de las variables tradicionalmente incorporadas en el proceso de categorización al riesgo de extinción de aves en Colombia, y el aporte en este proceso de atributos de la biología de las especies, se examinó el aporte estadístico de dichas variables en el proceso de categorización al riesgo de extinción, a través de la aplicación de modelos logísticos ordinales y probit ordinales para las dos versiones del libro rojo de aves de Colombia (Renjifo *et al.* 2002 y Renjifo *et al.* 2014-2016).

Se encontró, que tan solo cinco de las 47 variables analizadas son informativas en el proceso de categorización de acuerdo al riesgo de extinción para las aves en Colombia:

endemismo, hábitat remanente, presencia en áreas protegidas, tamaño y límite superior en la distribución altitudinal; llama la atención que, dentro de estas variables, tan solo una (hábitat remanente) haga parte de las variables tenidas en cuenta en el proceso de categorización al riesgo de extinción. Lo cual indica que la información contenida en los libros rojos es insuficiente para determinar su contribución relativa al patrón de categorización de especies de aves en Colombia.

Dentro de las variables informativas en el proceso de categorización al riesgo de extinción para aves en Colombia, destaca la presencia del límite superior en la distribución altitudinal, teniendo en cuenta esto, con un análisis de correlación entre contrastes filogenéticamente independientes se encontró una relación negativa entre el límite inferior y el límite superior y entre el límite superior y el rango, y una correlación positiva entre el límite superior y el rango para el género *Coeligena*. De manera general, para el linaje, se observa un aumento en el límite superior de la distribución altitudinal. Adicionalmente, se evidencia un patrón interesante para la especie *C. prunellei* (especie casi amenazada: NT) que indica un aumento en su límite inferior y una tendencia a disminuir su límite superior, lo que genera disminución de su rango de distribución altitudinal, lo que, sumado a requerimientos propios de la especie, puede estar limitando la capacidad de dispersión de este linaje a zonas más altas en el gradiente altitudinal, características que en conjunto, puede dar explicación del riesgo de extinción de esta especie y su inclusión en las listas rojas de aves de Colombia.

La cantidad de variables de la biología de las especies (cuatro de cinco) que resultaron ser informativas en el proceso de categorización de especies, llama la atención sobre el aporte que pueden llegar a tener los atributos de la biología de las especies, y que en la actualidad no son tenidos en cuenta en el proceso de categorización del riesgo de extinción; este resultado se contrasta con la recuperación de tan solo una variable informativa (hábitat remanente) de aquellas tenidas en cuenta en el proceso de categorización del riesgo de extinción de aves en Colombia.

Estos resultados y los patrones obtenidos a través de los análisis filogenéticos dan cuenta del aporte de este tipo de información en los procesos de categorización al riesgo de extinción y llaman la atención sobre la efectividad de los protocolos establecidos para este fin.

CONCLUSIONES GENERALES

- El análisis desarrollado en el presente trabajo corresponde al primer estudio donde se integran análisis filogeográficos y el riesgo de extinción para un grupo de aves en Colombia.
- Los resultados obtenidos en el presente trabajo evidencian la contribución de los análisis filogenéticos comparativos en el entendimiento de patrones y procesos históricos bajo los cuales han estado sometidos los linajes, aportando de esta manera en el entendimiento de procesos que involucran especies de interés en conservación como es el caso de *C. prunellei* y *C. orina*.
- De acuerdo con los resultados del presente estudio, se podría pronosticar que es más probable que las especie del clado monocromático puedan ser ubicadas bajo alguna categoría de peligro que las especies del clado dicromático, ya que estas últimas reflejan un aumento de su rango altitudinal.
- De acuerdo con los resultados del presente trabajo, se sugiere que *C. prunellei* debería ser elevada de categoría de amenaza a VU.

LITERATURA CITADA-GENERAL

AVENDAÑO, J. E., BOHÓRQUEZ, C. I., ROSSELLI, L., ARZUZA-BUELVAS, D., ESTELA, F., CUERVO, A., STILES, G., RENJIFO, L. M. 2017. Lista de chequeo de las aves de

- Colombia: Una síntesis del estado del conocimiento desde Hilty & Brown (1986).
Ornitología Colombiana 16: eAo1-1.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2018. Country profile: Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Venezuela. Disponible en <http://www.birdlife.org/datazone/country/venezuela>.
fecha de consulta: 19/01/2018.
- KATTAN, G. 1998. Transformación del paisaje y fragmentación del hábitat, ecosistemas terrestres. Pp. 76-82. En: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997 – Colombia. Tomo 2. IAVH, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- KRABBE, N., FLÓREZ, P., SUÁREZ, G., CASTAÑO, J., ARANGO, J. D., PULGARÍN, P. C., MÚNER, W. A., STILES, G., & SALAMAN, P. 2005. Rediscovery of the dusky starfrontlet *Coeligena orina*, with a description of the adult plumages and a reassessment of its taxonomic status. Ornitología Colombiana No. 3, 28-35.
- MITTERMEIER, R. A., & C. GOETTSCH. Megadiversidad. 1997. Los países biológicamente más ricos del mundo. Cemex, Ciudad de México.
- RENJIFO, L. M., A. M. FRANCO-MAYA, J. D. AMAYA-ESPINEL, G. H. KATTAN & B. LÓPEZ-LANÚS (eds.). 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia. pp 562.
- RENJIFO, L. M., M. F. GOMEZ, J. VELASQUEZ-TIBATA, A. M. AMAYA-VILLARREAL, G. H. KATTAN, J. D. AMAYA-ESPINEL, Y J. BURBANO- GIRON (EDS.). 2014. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. pp 465.
- RENJIFO, L. M., A. M. AMAYA-VILLARREAL, J. BURBANO- GIRON, J. VELASQUEZ-TIBATA G. (EDS.). 2016. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país.

Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt.
Bogota D.C., Colombia. pp 563.