

Tesis

Análisis Funcional Del Pico En Aves Paseriformes: Comparación Entre La Reserva Nacional De Tambopata Y Parque Nacional Del Manu En La Selva Amazónica Peruana

Tamara Jane Costello Chantre^{1,2}, Jonathan S. Pelegrin Ramírez Ph.D^{1,2}

¹ Carrera de Biología, Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali. Colombia

² Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de la Biodiversidad (EcoBio), Semillero de Investigación en Paleobiología, Ecología y Evolución (PaleoEco), Universidad Santiago de Cali. Colombia.

Correspondencia: tamaracostello@javerianacali.edu.co

Abstract

Understanding how functional traits vary across ecological gradients is essential to reveal the mechanisms structuring tropical bird communities. Beak morphology, a key functional trait in passerines, integrates ecological performance, foraging strategies, and evolutionary history. This study compares the functional variation of beak traits in understory passerine birds between two ecologically contrasting Amazonian regions in southeastern Peru: Tambopata National reserve and the Manu National Park. Field sampling was conducted during the wet season of 2023 and 2024 using standardized mist-net protocols. A total of 1,004 individuals belonging to 78 species from four representative families (Furnariidae, Thamnophilidae, Pipridae, Tyrannidae) were measured for beak length, width, and depth. Principal Component Analysis (PCA) and functional diversity metrics (FRic, FEve, FDis, FDiv) were used to quantify morphological space occupancy. PERMANOVA tests were applied to assess regional differences in trait distributions. Preliminary results suggest notable differences in morphospace structure between Tambopata and Manu, potentially influenced by habitat heterogeneity, vegetation structure, and biogeographic barriers such as the Madre de Dios river system. These findings highlight how environmental gradients shape functional organization in Amazonian bird communities and support the relevance of trait-based approaches for understanding and conserving tropical biodiversity.

Palabras clave: Rasgos funcionales, Morfología del pico, Diversidad funcional, Aves paseriformes, Reserva Nacional de Tambopata, Parque Nacional del Manu, Morfoespacio, Ecomorfología.

1. Introducción

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que influyen en el desempeño ecológico y son fundamentales para comprender los procesos de ensamblaje y coexistencia en las comunidades biológicas. En aves, estos rasgos ofrecen un vínculo entre la forma y la función, revelando cómo las adaptaciones morfológicas responden a presiones ambientales, competencia interespecífica o limitaciones tróficas (Fitzpatrick, 1985; Sherry, 1984). El estudio de los rasgos funcionales, los enfoques taxonómicos, permiten cuantificar la diversidad ecológica de los ensambles y evaluar la redundancia o complementariedad funcional que mantiene la estabilidad de los ecosistemas tropicales (Leisler & Winkler, 1985; Pigot et al., 2016). En el contexto de los rasgos funcionales en aves, la morfología del pico representa un indicador del nicho ecológico (Grant, 1968; Herrel et al., 2005). La forma del pico está relacionada con el tipo de alimento, las estrategias de forrajeo y las condiciones ambientales, constituyendo un rasgo clave

que sintetiza la relación entre historia evolutiva, función ecológica y respuesta ambiental (Fitzpatrick, 1985; Sherry, 1984). Estudios como lo de Bright et al. (2016) han demostrado que además de su rol trófico, la variación en el pico puede reflejar presiones selectivas relacionadas con la termorregulación, comunicación o desempeño mecánico, ampliando su interpretación funcional más allá de la alimentación (Danner & Greenberg, 2015). Teóricamente lo expuesto se enmarca en el concepto de ecomorfología (Leisler & Winkler, 1985) plantea que las diferencias morfológicas entre especies reflejan adaptaciones funcionales a distintos nichos ecológicos. En ambientes tropicales, donde la alta diversidad de especies genera un solapamiento de recursos, la variación en la forma del pico puede ser crucial para la partición de nichos y la coexistencia interespecífica (Remsen & Parker, 1984; Sherry, 1984). Este vínculo entre morfología y función ha sido ampliamente explorado en radiaciones adaptativas clásicas, como la de los pinzones de Darwin (Herrel et al., 2005), pero sigue siendo poco documentado en comunidades de aves del sotobosque amazónico, donde la variación ambiental y la estructura vertical del hábitat crean gradientes ecológicos diferentes. Los estudios de Fitzpatrick (1985) en las aves de la familia Tyrannidae demostraron que las diferencias morfológicas se corresponden con modos de forrajeo específicos, revelando cómo la diversidad morfológica impulsa la diversificación ecológica. Del mismo modo, investigaciones de (Pigot et al., 2016, 2020; Tobias et al., 2022) muestran que la expansión y el empaquetamiento del espacio funcional en comunidades tropicales están modulados por procesos de competencia y filtrado ambiental, lo que convierte a los rasgos del pico en un modelo ideal para estudiar los mecanismos de ensamblaje funcional en aves neotropicales.

1.1. Contexto amazónico: diversidad, gradientes y barreras biogeográficas

La Amazonía peruana, una de las regiones de alta diversidad biológica, constituye un escenario apto para examinar la variación funcional de los rasgos morfológicos. En particular, las zonas de Tambopata y Manu están ubicadas en el sureste del Perú (Figura 1), dentro del departamento de Madre de Dios, representan dos sistemas ecológicos contrastantes en estructura y composición florística, pero conectados por una historia biogeográfica común (Brumfield, 2012).

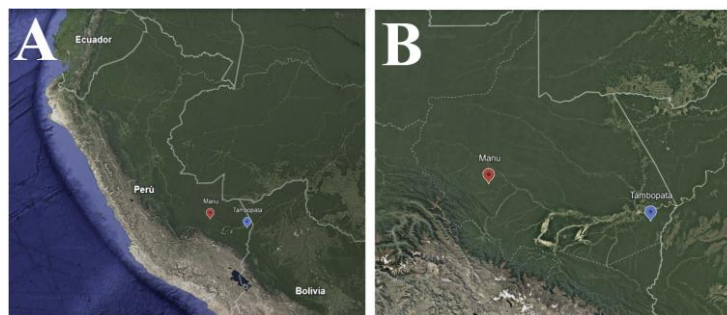


Figura 1 A) Ubicación geográfica del área de estudio en el contexto nacional. B) Mapa regional de Madre de Dios

El río Madre de Dios, junto con el sistema de drenaje amazónico, actúa como una barrera natural que influye en la dispersión y diferenciación de poblaciones de aves (Hayes & Sewlal, 2004; Naka et al., 2012, 2022). Estudios previos han documentado que los grandes ríos amazónicos funcionan como límites biogeográficos, generando ensamblajes con composiciones funcionales divergentes incluso a escalas espaciales reducidas (Moncrieff et al., 2020). Este patrón, en conjunto con la variación en microhábitats y gradientes de vegetación, podría promover diferencias notables en la morfología funcional de las aves del sotobosque entre Tambopata y Manu.

Las comunidades del sotobosque, caracterizadas por especies insectívoras y frugívoras de las familias Furnariidae, Thamnophilidae, Pipridae y Tyrannidae, ofrecen un sistema modelo para explorar cómo la heterogeneidad ambiental y la historia biogeográfica se reflejan en el espacio morfológico (Remsen & Parker, 1984; Fitzpatrick, 1985). Estas familias presentan variación en estrategias de forrajeo y microhábitat que podrían asociarse con diferencias detectables en la forma del pico, incluso dentro de un mismo gremio funcional (Lima et al., 2023).

1.2 El pico como indicador funcional y evolutivo

El enfoque funcional de este estudio busca superar las limitaciones de los análisis puramente taxonómicos, considerando el espacio morfológico o *morphospace* como una representación continua del nicho ecológico. La medición de la longitud, ancho y altura del pico permite evaluar la ocupación del espacio funcional por cada comunidad, mientras que los índices de diversidad funcional (FD, FRic, FEve, FDis) cuantifican la amplitud y redundancia ecológica entre regiones (Laliberté & Legendre, 2010; Mouchet et al., 2010). Así, se puede inferir si las comunidades están estructuradas por procesos de filtrado ambiental o por competencia, lo que resulta crucial para comprender la organización ecológica en ecosistemas hiperdiversos como la Amazonía.

Comprender cómo varían los rasgos funcionales del pico entre dos localidades (Tambopata y Manu) cercanas amazónicas aporta información sobre los mecanismos que generan y mantienen la diversidad biológica. Dado que las estrategias de conservación actuales tienden a centrarse en la diversidad taxonómica, la incorporación de un enfoque basado en rasgos funcionales permite identificar componentes de la biodiversidad que sustentan la resiliencia ecológica y el funcionamiento del ecosistema (Wilman et al., 2014; Bregman et al., 2016; Tobias et al., 2022). El análisis comparativo entre la Reserva Nacional de Tambopata y el Parque Nacional del Manu representa una oportunidad para examinar cómo las diferencias en estructura del hábitat, composición florística y gradientes ambientales influyen en la organización funcional de las comunidades de aves del sotobosque.

1.3 Objetivo general

Analizar la variación morfológica de rasgos funcionales asociados al pico de aves passeriformes entre la reserva nacional de Tambopata y parque nacional del Manu en la selva amazónica peruana.

1.4 Objetivos específicos

1. Caracterización de los rasgos morfométricos del pico (longitud, ancho, altura) en aves passeriformes de Tambopata y Manu.
2. Comparar la diversidad funcional del pico entre las comunidades de aves passeriformes de las dos zonas de estudio.

1.5 Hipótesis de trabajo

Las comunidades de aves passeriformes de Tambopata y Manu presentan diferencias significativas en la distribución de sus rasgos funcionales del pico, reflejando distintos patrones de ocupación del morfoespacio entre ambas regiones.

2. Materiales y Métodos

2.1. Área del estudio

El estudio se desarrolló en dos localidades representativas del bosque húmedo amazónico del sureste del Perú, ambas situadas en el departamento de Madre de Dios (Figura 2). Los ecosistemas de estas dos localidades se caracterizan climáticamente como bioma de bosque húmedo tropical. Estas regiones presentan un gradiente altitudinal y estructural que va desde los 120 m hasta los 374 m s.n.m., con una marcada estacionalidad en la precipitación (promedios anuales entre 2.500–3.000 mm) y una elevada diversidad florística asociada a las condiciones climáticas y edáficas propias de la cuenca del río Madre de Dios, (Thieme et al., 2007).

Secret Forest (Reserva Nacional de Tambopata)

Localizado a una altitud de 120 m s.n.m. Este sitio corresponde a un bosque de varzea, caracterizado por suelos aluviales, alta cobertura de palmas (*Attalea butyracea*, *Mauritia flexuosa*) y un sotobosque relativamente abierto.

Alto Manu (Parque Nacional del Manu)

Con elevación promedio de 360 m s.n.m., en la zona alta del sector bajo del Manu. Este sitio presenta **bosques** con un dosel cerrado y abundancia de árboles de los géneros *Ficus*, *Cecropia* y palmas *Iriartea deltoidea* y *Socratea exorrhiza* (Thieme et al., 2007; Brumfield, 2012).

Estas diferencias topográficas, drenaje y composición florística influyen en la disponibilidad de microhábitats y recursos tróficos, determinando gradientes ecológicos en la variación morfológica de las aves del sotobosque. La heterogeneidad estructural de los bosques con mayor y dosel cerrado crea un escenario diferente para la ocupación del espacio funcional aviar (Thieme et al., 2007). Ambos sitios forman parte de áreas naturales protegidas administradas por el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas del Perú (SERNANP), y se encuentran dentro de la Región de Madre de Dios, reconocida como uno de los **centros de** endemismo y diversidad ornitológica más importantes (Naka et al., 2022). Esta región constituye además un corredor biológico clave que conecta ecosistemas de piedemonte andino con los bosques amazónicos de tierras bajas, proporcionando un marco ideal para analizar los patrones de variación funcional en comunidades de aves tropicales

2.2. Área del estudio

Las aves fueron capturadas mediante redes de niebla de 12 m × 2.5 m con abertura de 36 mm, instaladas en transectos lineales de 200 a 300 m de longitud, a una altura promedio de 1.5 a 2 m sobre el suelo, cubriendo microhábitats del sotobosque (Ralph et al., 1993). Cada sitio fue muestreado durante el período octubre–diciembre de 2023 en Tambopata y octubre–diciembre de 2024 en Manu, coincidiendo con la estación húmeda, cuando la actividad trófica y reproductiva de las aves es más intensa (Fitzpatrick, 1985; Sherry, 1984). Las redes de niebla permanecieron abiertas desde las 05:10 a.m. hasta las 10:30 a.m., siendo revisadas cada 30 minutos para minimizar el estrés de los individuos capturados. En total se muestrearon 1.004 individuos pertenecientes a 78 especies distribuidas en cuatro familias del orden Passeriformes representativas del sotobosque amazónico:

- Furnariidae (20 especies, 252 individuos)
- Thamnophilidae (35 especies, 462 individuos)
- Pipridae (5 especies, 180 individuos)
- Tyrannidae (18 especies, 110 individuos)

Todos los procedimientos siguieron las normas éticas de manejo de fauna silvestre establecidas por CORBIDI (Código de Ética en Investigación Ornitológica, 2017) y los lineamientos de la U.S. Ornithological Council.

2.3 Registro morfológico

Posteriormente a su identificación a nivel de especie (Ralph et al., 1993), a cada individuo capturado se le registraron las variables morfométricas del pico utilizando un pie de rey con precisión de 0.33 mm: (Figura 2), Todas las mediciones fueron realizadas y supervisadas por el coordinador de campo en cada sitio con el fin de evitar sesgos, y posteriormente se consolidaron en una base de datos en Excel para su análisis estadístico.

- A) Altura del pico a nivel de las narinas (*Bill depth*): Es la medida vertical del pico a nivel de las narinas.
- B) Largo del pico a nivel de las narinas: Es la distancia desde la punta del pico hasta la línea donde se ubican las narinas.
- C) Culmen total (*Beak culmen*): Es el largo total del pico medido desde la punta hasta la base donde el pico se une con la frente del ave.
- D) Ancho del pico (*Beak width*): Es la anchura del pico medida en la base a nivel de las narinas.
- E) Comisuras (*Gape width*): Es la anchura máxima de la apertura del pico.

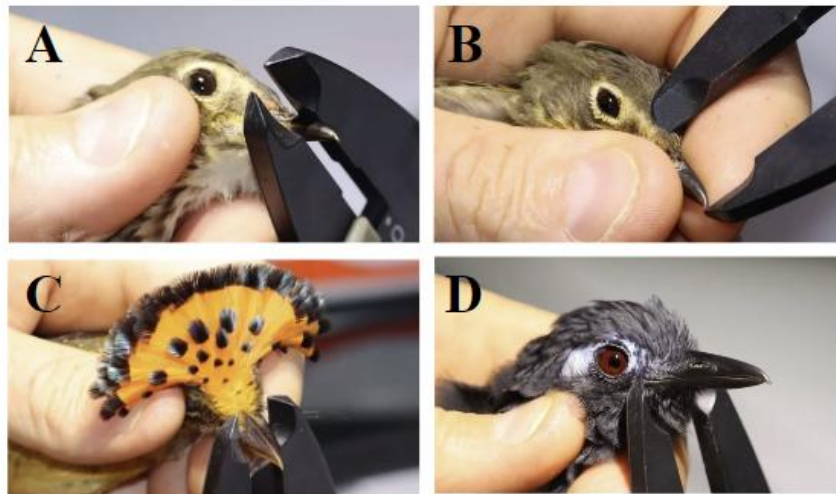


Figura 2. Mediciones del pico A) Altura del pico a nivel de las narinas (Bill depth); B) Culmen total (Beak culmen); C) Ancho del pico (Beak width); D) Comisuras (gape width).

2.4 Analisis estadístico y métricas de diversidad funcional

Inicialmente se organizó la base de datos y se calcularon el promedios, mínimos y máximos por cada variable de medición, por zonas (Tambopata y El Manu) y especies. Para clasificar por grupos las especies que son homogéneas de acuerdo a las características, se utilizó un análisis de agrupamiento que reúne a las especies en “clusters”, los resultados de estos análisis se representaron en dendrogramas donde su objetivo fue reunir a las especies que representan combinaciones de medidas del pico más homogéneas entre sí.

Con el objetivo de evaluar la distribución del pico en las comunidades, para cuantificar la amplitud y el empaquetamiento del espacio funcional ocupado por cada comunidad, se calcularon los índices de diversidad funcional (Laliberté & Legendre, 2010). Según estos la *Riqueza Funcional* (FRic) mide el volumen del espacio morfológico ocupado por la comunidad, la *Equidad Funcional* (FEve) mide qué tan uniforme están distribuidas las especies según su forma, la *Divergencia Funcional* (FDiv) cuantifica cómo divergen las especies (en función de sus abundancias), *Dispersión Funcional* (FDis) indica que tan dispersas están las especies en términos de forma del pico, si las especies tienden a parecerse mucho o si son bien distintas entre sí. Finalmente, se calculó la *entropía de Rao* (RaoQ), es una medida global que combina la abundancia de especies y sus diferencias morfológicas, (Laliberté, & Legendre, 2010; Mouchet, 2010).

Las diferencias en morfoespacio entre regiones y familias se evaluaron con una prueba PERMANOVA no paramétrica. Esta prueba multivariada generaliza el ANOVA a matrices de distancias: calcula un estadístico “F” a partir de las sumas de cuadrados entre grupos en un espacio de distancias y obtiene un valor Pr, si el valor de Pr es menor a 0.05, se considera que hay diferencias reales entre los grupos comparados. (Anderson, 2001). Se consideraron como factores la comunidad (Tambopata y Manu) y la familia (Furnariidae, Thamnophilidae, Pipridae, Tyrannidae). Todos los análisis multivariados se realizaron en R (versión 4.3.0) con paquetes especializados de diversidad funcional (e.g. FD). (Laliberté, & Legendre, 2014). Por último, se calculó una matriz de distancias funcionales para determinar qué tan distintas son las comunidades entre Tambopata y El Manu, y qué tan distintas son las familias entre las regiones, esto permite agrupar a las aves que tienen rasgos de pico más homogéneos y diferentes según la región que habiten (Laliberté, & Legendre, P. 2010).

2.5 Consideraciones éticas

El estudio fue realizado bajo el permiso de colecta y anillamiento emitido por el Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre del Perú (SERFOR), en colaboración con la Asociación Fauna Forever (Madre de Dios, Perú). Todas las aves fueron liberadas en el mismo punto de captura tras su registro, minimizando el tiempo de manipulación a menos de 5 minutos por individuo.

No se utilizaron métodos invasivos ni se causó daño físico a los especímenes colectados. El proyecto se adhiere a los principios de ética en investigación animal de la Society for Conservation Biology (SCB) y a las directrices institucionales de la Pontificia Universidad Javeriana Cali (Ornithological Council, 2010; Society for Conservation Biology, 2017).

3. Resultados

Los índices de diversidad funcional muestran diferencias significativas para las dos zonas de estudio (Tabla 1). La *riqueza funcional* (FRic) fue mayor en Manu (436.98) respecto a Tambopata (165.02), lo que indica que en esta localidad las especies ocupan un volumen morfológico de formas de pico mucho más amplio. La *equidad funcional* (FEve) de Tambopata (FEve = 0.73) fue mayor que en Manu (FEve = 0.61), evidenciando que en Tambopata las especies tienen una distribución más uniforme en el espacio de rasgos. La *divergencia funcional* (FDiv) para ambos lugares fue significativamente similar (0.67 en Tambopata y 0.69 en Manu), esto muestra que para ambas zonas las especies extremas respecto al centroide están igualmente separadas. La *dispersión funcional* (FDis) en Manu fue de 8.57 mientras que para Tambopata 5.31, este parámetro representa que, en Manu, las especies están más dispersas en el espacio de rasgos (mayor heterogeneidad morfológica). Finalmente, el índice de *entropía de Rao* (RaoQ) para ambos sitios fue estadísticamente similar con 43.90 para Tambopata y 43.81 en Manu, esta similitud significa que la heterogeneidad total de rasgos fue equivalente entre las localidades.

Tabla 1. Índices de diversidad funcional de las comunidades Manu y Tambopata

Índice	Tambopata	Manu
FRic	165.02	436.98
FEve	0.73	0.61
FDiv	0.67	0.69
FDis	5.31	8.57
RaoQ	43.90	43.81

Los análisis permitieron generar cuatro grupos funcionales o clústeres para el ensamblaje aviar analizado de Tambopata (Figura 3, Tabla A1), de la composición taxonómica se obtuvo que:

- El clúster 1 está conformado por siete especies de la familia Furnariidae, cuatro de la familia Thamnophilidae, y una de la familia Tyrannidae (negro).
- El clúster 2 está conformado por siete especies de la familia Tyrannidae, doce de la familia Thamnophilidae (Amarillo).
- El clúster 3 está conformado por dos especies de la familia Furnariidae, seis de la familia Pipridae, cuatro de la familia Thamnophilidae, y siete de la familia Tyrannidae (Azul).
- El clúster 4 está conformado por cinco especies de la familia Furnariidae (rojo).

La Figura 3 muestra los 4 grupos en el dendograma de agrupación de especies basado en los índices de diversidad funcional. Las especies agrupadas en el primer clúster (negro) comparten picos relativamente cortos y robustos, en el segundo grupo (Amarillo) presentan picos más rectos y finos. Por su parte, el tercer grupo (Azul) exhibe picos anchos en la base y de punta corta. Finalmente, en las especies del cuarto grupo (rojo) la variación de tamaño y forma de sus picos es notable, dado que pueden ser rectos o curvados y llegar a representar hasta una cuarta parte de la longitud corporal.

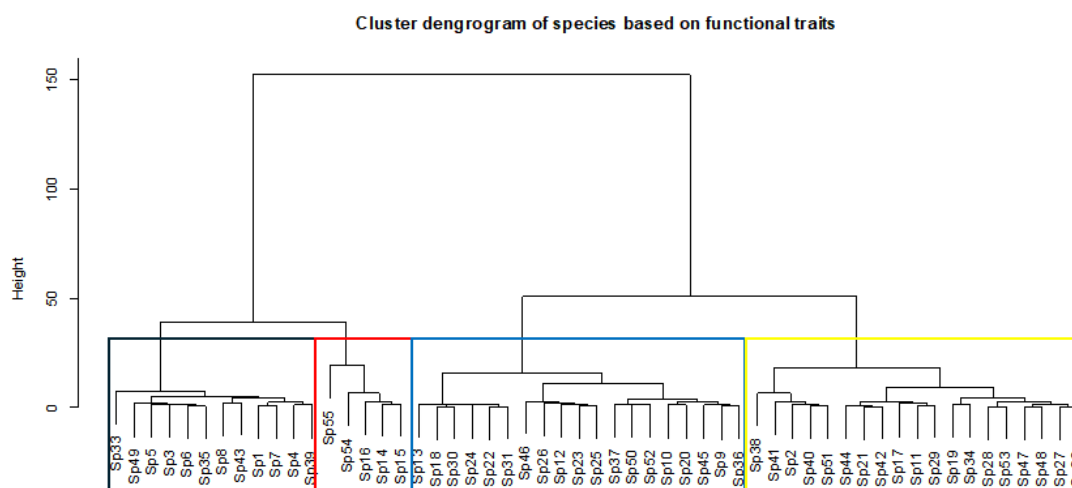


Figura 3 Dendrograma de la clasificación de las especies de acuerdo con las características del pico en Tambopata.

En la Tabla 2 se muestran las estadísticas descriptivas de los grupos para las variables estudiadas asociadas a los rasgos funcionales. La característica más importante es el *beak culmen*, tiene una media ponderada por comunidad (CWM) de 18.5 mm. El culmen total fue el rasgo principal para la clasificación de los grupos. Este permitió ordenar a las especies según la longitud del pico de la siguiente manera: el grupo 4 reúne a las especies con los picos más largos, entre 27,8 y 42,7 mm; el grupo 1 agrupa a las especies con picos de 21,3 a 24,5 mm; el grupo 2 incluye longitudes intermedias, entre 13,4 y 20,4 mm; y finalmente, el grupo 3 contiene a las especies con los picos más pequeños, entre 9,5 y 15,5 mm.

La segunda característica en importancia es el *Gape width*, con un 10.6 mm de media ponderada de comunidad, y separa en el grupo 4 a las especies que tienen una mayor abertura de pico con valores entre 12.4 y 15.2 mm. Los demás grupos presentan aberturas que se traslapan y las dos características adicionales *Beak width* y *beak Depth* no son clasificatorias.

Tabla 2. Estadísticas descriptivas de las variables por cada clúster en Tambopata

Característica	Estadístico	Cluster/Grupo				Media ponderada de comunidad (mm)
		1(mm)	2(mm)	3(mm)	4(mm)	
Beak_Culmen	Promedio	23,1	17,5	13,0	32,3	18.5
	Mínimo	21,3	13,4	9,5	27,8	
	Máximo	24,5	20,4	15,5	42,7	
Beak_Width	Promedio	5,3	5,2	4,4	6,3	5.1
	Mínimo	4,4	3,2	3,5	6,0	
	Máximo	6,9	9,5	6,7	6,5	
Beak_Depth	Promedio	6,3	4,5	3,7	6,8	4.8
	Mínimo	4,9	3,6	2,6	5,1	
	Máximo	6,9	6,0	4,8	9,4	
Gape_Width	Promedio	11,8	10,5	9,1	13,6	10.6
	Mínimo	7,3	8,8	7,7	12,4	
	Máximo	13,3	13,5	10,9	15,2	

Para la comunidad de Manu, el dendrograma (Figura 4) permitió obtener cuatro grupos funcionales. El primer grupo quedó conformado por 12 especies, el segundo por una sola especie, el tercero con 35 especies y el cuarto con 7 especies. La composición de las especies para cada grupo se presenta en la Tabla A2. En relación a la representación de los linajes estudiados dentro de los grupos se obtuvo que:

- El clúster 1 está conformado por cinco especies de la familia Furnariidae y siete de la familia Thamnophilidae (azul).
- El clúster 2 está conformado por una especie de la familia Furnariidae (*Campylorhamphus trochilirostris*) (negro).
- El clúster 3 está conformado por cinco especies de la familia Furnariidae, cuatro de la familia Pipridae, quince de la familia Thamnophilidae, y once de la familia Tyrannidae (amarillo).
- El clúster 4 está conformado por seis especies de la familia Furnariidae y una de la familia Thamnophilidae (rojo).

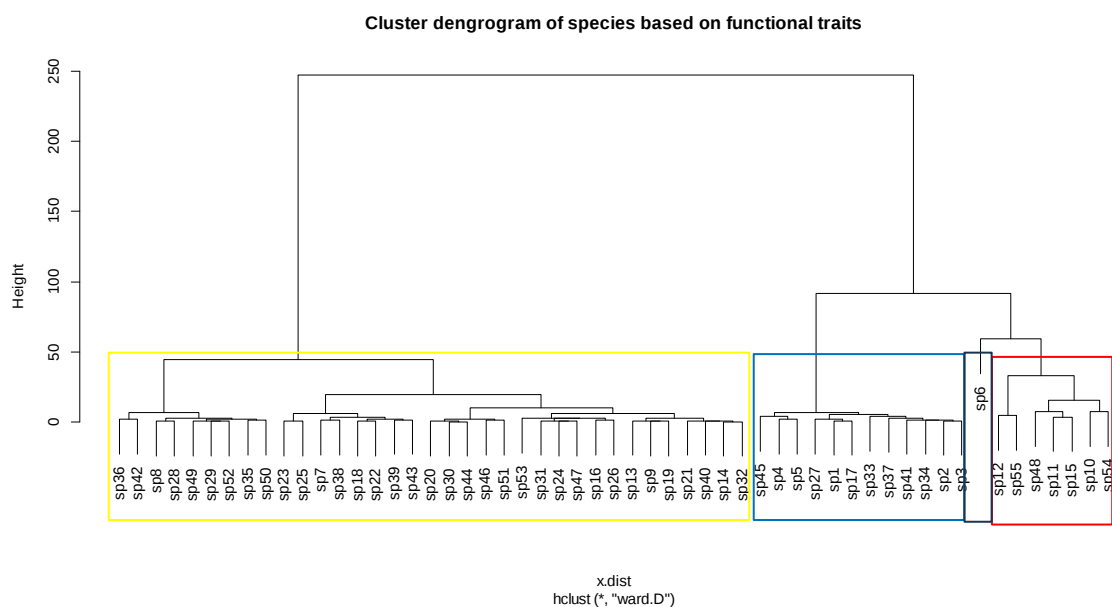


Figura 4. Dendrograma de la clasificación de las especies de acuerdo con las características del pico en Manu.

Las especies agrupadas en el primer clúster (azul) comparten picos robustos y rectos ligeramente curvados. Este a su vez se asocia estadísticamente con una agrupación integrada por el segundo grupo (negro) representado por solo una especie (Sp6) (*Campylorhamphus trochilirostris*) presenta un pico muy largo (58.7mm) y curvado y el cuarto grupo (rojo) donde los picos tienden a ser largos y anchos. Para las especies del tercer grupo, sus picos son cortos a medianos, algunos con la base ancha y picos cortos en la base y de punta corta (Tabla 3).

Tabla 3. Estadísticas descriptivas de las variables por cada clúster en Manu

Característica	Estadística	Clúster/grupo				Media ponderada de comunidad(mm)
		1(mm)	2(mm)	3(mm)	4(mm)	
Beak (Culmen Total)	Promedio	23,3	58,7	14,9	33,2	19.9
	Mínimo	21,2	58,7	10,4	26,6	
	Máximo	25,5	58,7	19,5	43,2	
Beak (Width)	Promedio	5,4	4,5	4,8	7,3	5.2
	Mínimo	4,2	4,5	3,8	4,5	
	Máximo	6,4	4,5	7,5	9,9	
Beak (Depth)	Promedio	6,5	6,3	4,3	8,1	5.3
	Mínimo	4,4	6,3	3,2	5,1	
	Máximo	7,7	6,3	6,3	10,4	
Gape (Width)	Promedio	11.8	13.0	9.3	14.4	10.5
	Mínimo	9.3	13.0	7.7	10.9	

	Máximo	12.9	13.0	12.5	16.6	
--	--------	------	------	------	------	--

Las estadísticas descriptivas de los grupos de Manu se encuentran en la Tabla 3. La característica más importante es el *Beak culmen*, tiene una media ponderada por comunidad (CWM) de 19.9, seguida por el *Beak*. Estas dos características permitieron separar y distinguir claramente los cuatro grupos. El grupo 2 tiene un ave con un Beak bastante largo 53.1 mm, y un *Beak culmen* de 58.7 mm (*Campylorhamphus trochilirostris*). Para las aves del grupo 1 presentan un pico mediano, esto es, entre 12.4 y 17.44 mm, mientras un culmen entre 21.2 y 25.5 mm. Finalmente en el grupo 3 están las aves de pico corto, *Culmen* entre 10.4 y 19.5 mm. Las otras tres características o rasgos funcionales no presentan diferenciación estadística entre los grupos. Los intervalos de variación entre el mínimo y máximo de cada grupo en cada una de estas características se traslapan, lo que indica que no son variables clasificatorias.

Para desarrollar el PERMANOVA se utilizaron las cuatro características comunes entre las dos comunidades, esto es: *Beak Culmen*, *Beak Width*, *Beak Depth* y *Gape Width*. Adicionalmente como la cantidad de especies es tan alta, se definió utilizar las especies más comunes a las dos comunidades para las cuatro familias de estudio (Furnariidae, Pipridae, Thamnophilidae y Tyrannidae).

Considerando los resultados obtenidos del análisis PERMANOVA (Tabla 4), se evidencian diferencias significativas entre las comunidades analizadas para Tambopata y Manu ($V_p < 0.002$). Asimismo, se detectan diferencias significativas entre las familias ($V_p < 0.001$) y un efecto de interacción diferencial entre las comunidades y las familias marginalmente significativo ($V_p < 0.018$).

Tabla 4. Resultados del PERMANOVA entre familias y comunidades

Factor	GL	Suma de cuadrados	R ²	F	Valor p
Comunidad	1	384	0.010	12.53	0.002***
Familia	3	10836	0.281	113.02	0.001**
Comunidad*Familia	3	319	0.009	3.47	0.018*
Residual	843	25821	0.700		
Total	850	36910	1.000		

Para comprender las diferencias estadísticas entre las comunidades y las familias, se muestra la distancia de cada una con respecto a la mediana de las distancias (Tabla 5). En cuanto a las familias, se observa como Furnariidae (Fur) presenta una mayor distancia mientras que las familias Thamnophilidae (Tha) y Tyrannidae (Tyr) presentan una distancia muy similar, para la familia Pipridae (Pip), su distancia está más cerca de la mediana (1.24) .

Tabla 5. Matriz de distancias entre comunidades y familias a la mediana de las distancias.

Comunidad	Distancia	Familia	Distancia	Com-Fam	Distancia
Manu (Man)	5.30	Furnariidae	7.15	Man-Fur	7.05
Tambopata (Tam)	4.67	Pipridae	1.24	Man-Pip	1.28
		Thamnophilidae	3.23	Man-Tha	3.51
		Tyrannidae	3.18	Man-Tyr	2.46
				Tam-Fur	7.14
				Tam-Pip	1.10
				Tam-Tha	2.97
				Tam-Tyr	3.39

La distancia para evaluar la interacción comunidad-familias muestra que la familia Furnariidae en las dos localidades tiene una distancia similar (7.05 y 7.14). Mientras que la familia Thamnophilidae en Manu ocupa el segundo lugar en distancia (3.51), en Tambopata la distancia se reduce a 2.97. Caso contrario ocurre con la familia Tyrannidae, en Tambopata presenta una distancia de 3.39, mientras que en Manu la distancia fue de 2.46. Finalmente, la familia Pipridae en las dos localidades tiene las distancias más cortas, 1.28 y 1.10.

Tabla 6. Promedio de las características evaluadas en las comunidades y familias.

Comunidad	Familia	Beak Culmen	Beak Width	Beak Depth	Gape Width
Manu	Furnariidae	23.9	5.3	6.1	11.5
	Pipridae	12.1	4.4	4.2	10.4
	Thamnophilidae	18.0	4.7	4.8	10.0
	Tyrannidae	13.9	5.2	4.1	9.2
	Promedio comunidad	18.3	4.9	5.0	10.4
Tambopata	Furnariidae	21.1	5.3	5.7	11.3
	Pipridae	13.0	4.3	4.1	10.3
	Thamnophilidae	17.5	4.5	4.4	9.7
	Tyrannidae	13.5	5.9	3.8	9.8
	Promedio comunidad	17.0	4.8	4.6	10.3

Los promedios de las características evaluadas permiten comprender mejor la razón de las distancias (Tabla 6). Se puede observar que la característica presenta mayor influencia en las distancias es el *Beak Culmen*, en las dos comunidades presenta una diferenciación grande entre las familias, las demás características presentan promedios muy similares. En relación con las familias, Furnariidae tiene en los cuatro variables valores superiores a las demás para Manu y en tres para Tambopata. Las familias Thamnophilidae y Tyrannidae presentan promedios muy cercanos en sus cuatro características, mientras que Pipridae exhiben características de pico más pequeñas.

En la Figura 5 se muestra el análisis de dispersión obtenido mediante el PCoA de los rasgos morfológicos del pico para las familias. Los furnáridos de ambas localidades se agrupan en un morfoespacio más amplio y se solapan, lo que muestra una variación funcional similar entre Tambopata y Manu; sin embargo, en Manu algunos individuos se desplazan mucho más hacia la derecha del diagrama, indicando una mayor amplitud en las dimensiones del pico. En la familia Thamnophilidae, la mayoría de los individuos se concentran en el centro del gráfico, mostrando un solapamiento entre las poblaciones de Tambopata y Manu, reflejando poca divergencia en los rasgos de pico entre localidades, siendo la localidad del Manu la localidad con mayor amplitud que Tambopata.

Para la familia Tyrannidae en Manu, los puntos ocupan más distribución en el morfoespacio, lo que sugiere una mayor heterogeneidad en sus morfologías de pico en comparación con Tambopata (gris), donde los puntos forman una nube más compacta, pero en Tambopata a pesar de que tienen mayor amplitud, tienen menor distribución en el mismo morfoespacio. Por último, para la familia Pipridae los datos se solapan, mostrando poca dispersión y una gran similitud entre las dos localidades.

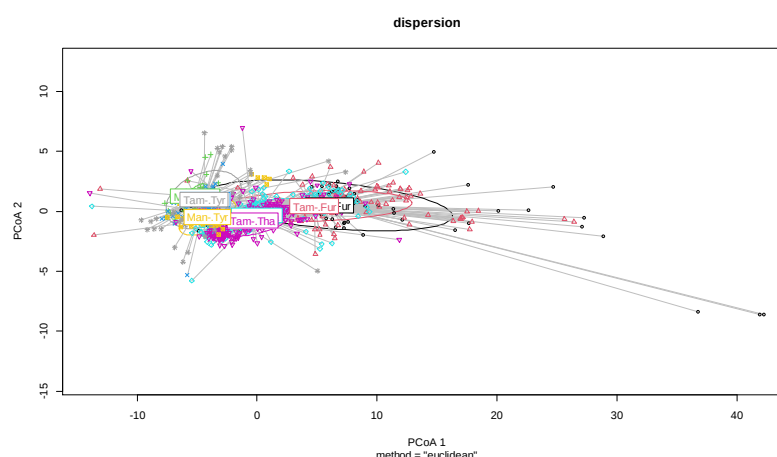


Figura 5. Diagrama de dispersión a partir de componentes principales para las familias estudiadas en las localidades Tambopata y Manu. Cada punto corresponde a un individuo medido, los colores indican la familia y la localidad: Rojo (Tambopata-Furnariidae), negro (Manu-Furnariidae), rosado (Tambopata-Tyrannidae), gris (Manu-Tyrannidae), verde (Tambopata-Thamnophilidae), azul (Manu-Thamnophilidae), amarillo (Tambopata-Pipridae) y naranja (Manu-Pipridae).

(Tambopata-Thamnophilidae), azul claro (Manu-Thamnophilidae), amarillo (Manu-Tyrannidae), gris (Tambopata-Tyrannidae), azul (Tambopata-Pipridae) y verde (Manu-Pipridae).

4. Discusión

Las diferencias en la diversidad funcional del pico entre Tambopata y Manu muestran que las comunidades de aves son ecológicamente distintas. La *riqueza funcional* (FRic) fue mayor en Manu, lo que refleja un rango más amplio de combinaciones morfológicas del pico. A su vez, la divergencia funcional también indica contrastes entre ambas localidades. La *equidad funcional* (FEve) resultó menor en Manu, evidenciando una ocupación desigual del espacio de rasgos, donde algunas especies dominan los valores extremos (especie 6). La *dispersión funcional* (FDiv) fue similar en ambos sitios, lo que sugiere que las especies extremas respecto al centroide se encuentran igualmente separadas en Tambopata y Manu. Estos patrones coinciden con la idea de que los bosques primarios, como los de Manu, albergan una mayor variedad de especializaciones morfológicas, mientras que las áreas más abiertas o perturbadas tienden a perder diversidad funcional (Hidasi Neto et al., 2012). El estudio de Luther et al. (2022) respalda este patrón al mostrar que la disminución de aves insectívoras en el bosque amazónico reduce la diversidad funcional. Además, se ha demostrado que la pérdida de aves insectívoras disminuye la diversidad funcional, lo que refuerza que la menor FRic en Tambopata responde a la reducción de gremios funcionales, los resultados apoyan la hipótesis: “*Las comunidades de aves paseriformes de Tambopata y Manu presentan diferencias significativas en la distribución de sus rasgos funcionales del pico, reflejando distintos patrones de ocupación del morfoespacio entre ambas regiones*”.

4.1. Ecomorfología del pico

Los patrones morfológicos encontrados reflejan adaptaciones asociadas a diferentes tipos de forrajeo. La forma del pico se relaciona directamente con la dieta y la técnica de captura de alimento, tal como fue documentado para la familia Tyrannidae por Fitzpatrick (1985). En los datos analizados, las especies abundantes en Manu tienden a presentar picos más delgados y curvados, propios de aves que extraen insectos de grietas o consumen semillas. En Tambopata, en cambio, predominaron picos más anchos y robustos, característicos de tiránidos que capturan insectos en vuelo (Lima et al., 2023). Fitzpatrick (1985) demostró que en Tyrannidae la forma del pico está estrechamente asociada al tipo de presa y al modo de captura, consolidando esta relación ecomorfológica.

Este patrón coincide con los hallazgos de Sherry (1984) en Costa Rica, quien encontró segregación morfológica según el tipo de hábitat: especies morfológicamente similares, pero con diferencias en el pico se distribuyen entre bosques maduros y bosques de sucesión. Así, tiránidos aparentemente equivalentes pueden alimentarse a distintas alturas, con unos ocupando bosques maduros y otros bosques secundarios. En la zona de estudio, las especies del dosel cerrado en Manu desarrollan estrategias de forrajeo asociadas al sotobosque, mientras que las especies de bordes más abiertos en Tambopata exhiben comportamientos más generalistas u oportunistas. Además, Naka *et al.* (2022), trabajando con hormigueros (Thamnophilidae), mostraron que las especializaciones asociadas al forrajeo en el dosel suelen comprometer la capacidad de vuelo sostenido, favoreciendo especies localizadas con picos ajustados a microhábitats específicos. Esto refuerza la estrecha relación entre hábitat y morfología del pico.

4.2. Influencia de gradientes ecológicos y estructura del hábitat

La estructura del bosque, particularmente el contraste entre dosel cerrado y áreas abiertas ejerce una fuerte presión selectiva sobre la distribución funcional de los picos. En los bosques de dosel cerrado de Manu, los recursos alimentarios favorecen especies con picos altamente especializados. En cambio, los claros y bordes del bosque en Tambopata concentran presas voladoras y frutos accesibles, lo cual beneficia especies oportunistas con picos más versátiles. Sherry (1984) observó que los tiránidos del dosel son menos oportunistas que aquellos del sotobosque abierto, diferenciándose en dieta y morfología según el hábitat.

Los resultados muestran que en Manu coexisten especies con picos adaptados a niveles bajos, mientras que en Tambopata predominan tiránidos de picos cortos y anchos. Este patrón evidencia la existencia de un gradiente vertical de nichos: aves del sotobosque y del borde del bosque difieren en su morfología del pico respecto a las del dosel. Este resultado concuerda con el análisis de Korňan *et al.* (2013),

comparando bosques de Europa, Norteamérica y Australia donde evidenció que la estructura del dosel y la distribución vertical de recursos son los principales factores que segregan a las aves en distintos gremios de forrajeo. Además, estudios de uso del paisaje muestran que la fragmentación tiende a homogeneizar las comunidades y reducir la diversidad funcional, lo que podría explicar la menor diversidad de picos observada en Tambopata (Newbold et al., 2014; Bregman et al., 2016; Ausprey et al., 2022). En aves frugívoras, Bonfim *et al.* (2021) demostraron que la composición del paisaje es un importante determinante de la diversidad funcional, lo cual respalda que las diferencias en configuración del bosque entre Tambopata y Manu influyen en los recursos alimentarios disponibles y en los perfiles morfológicos dominantes. A escala mundial, la diversidad funcional se ha asociado a la diversidad de uso del suelo (Bregman et al., 2016; Martínez Núñez et al., 2023), por lo que conservar paisajes heterogéneos es clave para mantener la riqueza funcional de las comunidades de aves (Díaz-Cháux et al., 2025).

4.3. Mecanismos de coexistencia y divergencia morfológica

La coexistencia de aves passeriformes en la Amazonía implica compartir presas comunes, pero explotarlas mediante estrategias complementarias. Sherry *et al.* (2020) demostraron que hasta 120 especies insectívoras neotropicales pueden coexistir localmente consumiendo los mismos tipos de presas, lo que sugiere que la coexistencia se sostiene mediante diferencias en tácticas de captura o microhábitats, más que por una ausencia total de solapamiento. Esto coincide con comunidades donde varias especies presentan picos similares, pero cada una explota un nicho alimentario o de forrajeo distinto. En este sentido, pese a similitudes funcionales, existen componentes del nicho que pueden operar por exclusión competitiva (Cody, 2020).

La radiación adaptativa también explica la especialización morfológica observada: Fitzpatrick (1985) señaló que en Tyrannidae la forma del pico está estrechamente asociada al modo de alimentación, lo cual reduce la competencia directa. Sherry (1984) destacó ejemplos donde la ausencia de competidores cercanos promueve expansiones en el rango de forrajeo. En este contexto, la coexistencia en Manu y Tambopata podría estar mediada por desplazamientos finos en la posición vertical dentro del bosque o en la elección de sustratos de forrajeo, relacionando los perfiles del pico con nichos alimentarios específicos. A nivel macroevolutivo, se ha evidenciado que la convergencia en la forma del pico refleja convergencia en la función ecológica en las aves (Pigot et al., 2020), lo que refuerza la idea de que adaptaciones funcionales similares surgen en respuesta a presiones tróficas análogas. Finalmente, la presencia y similitud de rasgos funcionales en los grupos, refuerza la redundancia funcional y por tanto la resiliencia ecológica de las zonas estudiadas frente a las perturbaciones antropogénicas (Oliveira et al., 2019; Díaz-Cháux et al., 2025).

4.4. Patrones biogeográficos en Amazonía

Las diferencias observadas también se relacionan con patrones biogeográficos regionales. Nore (2000) demostró que las grandes cuencas fluviales y la geomorfología amazónica delimitan distribuciones de especies, lo que sugiere que la avifauna de Manu y Tambopata podría pertenecer a subregiones distintas dentro del Amazonas peruano. De manera complementaria, Oliveira *et al.* (2017) señalaron que la diversidad de aves varía según gradientes latitudinales y altitudinales. Aunque Tambopata y Manu pertenecen al mismo bioma (bosque húmedo tropical) y la zona bioclimática amazónica, Manu abarca un gradiente altitudinal mayor y presenta una historia distinta de conectividad de bosques, lo que podría contribuir a las diferencias funcionales detectadas. En general, la historia biogeográfica del Amazonas es altamente compleja y no puede reducirse a un único proceso, por el contrario, la configuración de muchas de sus faunas recientes se remonta a diversos procesos abióticos y bióticos de los últimos 3 millones de años (Cracraft et al., 2020). Por ejemplo, en el Escudo de Guayana, Naka *et al.* (2012) encontraron que las zonas de sutura entre linajes de aves se localizan en la confluencia de barreras físicas como ríos y montañas, apoyando que las cuencas y accidentes geográficos amazónicos son determinantes en la distribución y divergencia funcional de las aves.

4.5. Limitaciones del estudio

El estudio se basa en dos localidades y un muestreo puntual, sin considerar variaciones estacionales o interanuales. Además, se centró en aves passeriformes de cuatro familias y en un conjunto limitado de rasgos funcionales (dimensiones del pico), sin incluir otras familias o rasgos corporales que podrían

aportar información adicional. Las redes de niebla, al muestrear principalmente el sotobosque, pueden subestimar especies de dosel o de vuelo activo, sesgando la estimación de abundancia y diversidad. Asimismo, las métricas funcionales empleadas (FRic, FEve, FDis, FDiv) son sensibles a la riqueza de especies y a la calidad de las mediciones; por lo tanto, errores o exclusiones pueden influir en los valores obtenidos. Para investigaciones futuras, se recomienda ampliar la escala espacial y temporal del muestreo, integrar más familias de passeriformes y evaluar un conjunto más amplio de rasgos funcionales con el fin de confirmar los mecanismos ecológicos y evolutivos propuestos en este estudio.

5. Conclusiones

Se observaron variaciones significativas en los picos entre las aves passeriformes de Tambopata y Manu. Estas diferencias sugieren adaptaciones locales al nicho alimentario, dado que, en aves neotropicales, las especies insectívoras tienden a presentar picos aplanados con gran apertura bucal, mientras que las frugívoras exhiben picos altos y robustos capaces de ingerir frutos. Esto refleja una especialización en dieta contrastante entre las comunidades de cada zona. Lima *et al.* (2023) encontraron que especialistas y generalistas pueden solaparse en el espacio ecomorfológico, pero los especialistas ocupan nichos funcionales más restringidos, lo cual es coherente con los resultados. La forma del pico se relaciona directamente con el tipo de alimento, y el patrón morfológico hallado refuerza que cada comunidad explota recursos distintos, coherente con procesos de partición de nichos tróficos locales.

La variación del pico implica diferencias en roles ecológicos importantes: una mayor diversidad de formas de pico representa más estrategias de polinización y dispersión presentes en el ecosistema, y respalda la idea de que la relación entre la morfología y el comportamiento de forrajeo puede variar según la escala filogenética (Weeks & Claramunt, 2020). La convergencia macroevolutiva observada en diferentes especies de aves demuestra que la forma del pico predice la función ecológica (Pigot *et al.*, 2020), reforzando que patrones funcionales similares pueden surgir por presiones ambientales comunes.

En conjunto, los hallazgos confirman que las diferencias detectadas reflejan adaptaciones a la disponibilidad de recursos y a la historia evolutiva local, influyendo directamente en el funcionamiento del ecosistema. La variabilidad en formas de pico sostiene la provisión de servicios ecosistémicos como polinización, control de insectos y dispersión de semillas. Una comunidad con picos morfológicamente diversos tiene un mayor potencial para mantener la redundancia funcional y por tanto la resiliencia ecológica. Por contraparte, la pérdida de esta diversidad funcional podría comprometer estos procesos.

La comunidad de aves passeriformes de Manu exhibió un morfoespacio más amplio de formas y tamaños de pico que la de Tambopata, muestra múltiples estrategias alimentarias y de interacción ecológica. Esta diferencia probablemente obedece a la heterogeneidad ambiental y riqueza específica de Manu. La variación funcional indica ensamblajes ecológicos distintos en cada zona: los bosques de Manu parecen ofrecer una mayor diversidad de recursos aprovechados por aves con picos especializados, mientras que el menor rango funcional observado en Tambopata sugiere menor redundancia de nichos. Los hallazgos destacan la importancia de considerar la diversidad funcional además de la taxonómica. Mantener comunidades con diversidad de picos asegura la conservación de diferentes gremios tróficos y de los servicios ecosistémicos de la Amazonia. A nivel regional, la diversidad de usos del suelo se ha relacionado con la riqueza funcional de las aves (Martínez Núñez *et al.*, 2023).

6. Recomendaciones

Se recomienda integrar análisis dietarios como la observación directa de los individuos y el análisis de contenidos estomacales para validar la relación entre la morfología del pico y la dieta específica de cada especie. Esto confirmaría las adaptaciones funcionales detectadas. Asimismo, sería útil estudiar simultáneamente los rasgos morfológicos de las plantas locales (tamaño y forma de frutos o flores) y de las aves frugívoras o polinizadoras, con el fin de identificar posibles emparejamientos funcionales.

También se sugiere incorporar sitios adicionales y replicar el estudio en distintas épocas del año. Comparar los rasgos del pico en otras áreas amazónicas permitiría distinguir la influencia del gradiente altitudinal o microclimático, mientras que mediciones estacionales ayudarían a evaluar la plasticidad fenológica de los rasgos. Integrar datos filogenéticos permitiría determinar qué parte de la variación morfológica responde

a la historia evolutiva compartida y cuál se debe a adaptaciones recientes a las condiciones locales, aclarando si las diferencias en el pico son ancestrales o resultado de evolución convergente.

Se recomienda implementar monitoreos a largo plazo de las dimensiones del pico en las comunidades estudiadas para detectar posibles cambios morfológicos en respuesta al cambio climático o a la alteración del hábitat. De igual forma, se sugiere emplear métricas cuantitativas adicionales de diversidad funcional (como los índices FDis, Rao's Q, FEve, FDiv) que permitan caracterizar de manera más precisa la amplitud, uniformidad y singularidad de los rasgos del pico en cada comunidad.

Además del pico, deberían considerarse otros rasgos funcionales de las aves como longitud alar, tamaño de patas, masa corporal y dieta para obtener un perfil funcional más completo de los ensamblajes y evaluar cómo interactúa la morfología del pico con otros atributos en la estructura de la comunidad. Analizar la diversidad funcional en relación con variables abióticas (clima, topografía, heterogeneidad del dosel) ayudaría a identificar los factores ambientales que moldean las diferencias observadas; además, estudios globales muestran que la diversidad funcional se relaciona con la heterogeneidad del uso del suelo (Martínez Núñez et al., 2023).

Finalmente, se sugiere realizar simulaciones o experimentos sobre cómo la extinción de especies funcionalmente únicas podría afectar el ecosistema local. Esto permitiría priorizar especies o rasgos críticos para la conservación, especialmente si se identifican picos raros o funcionalmente aislados. Asimismo, comparar los resultados de Manu y Tambopata con otras áreas amazónicas y ecosistemas tropicales ampliaría el contexto ecológico del estudio y permitiría evaluar si los patrones observados se repiten en otros bosques de la Amazonía de Colombia, Brasil u otros países.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la organización Fauna Forever por la oportunidad de colaborar con ellos y por proporcionar los datos para esta investigación. Asimismo, agradecen a Norbey Marin Arredondo por su invaluable apoyo y asesoramiento en el análisis estadístico.

7. Bibliografía

1. Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46.
2. Ausprey, I. J., Newell, F. L., & Robinson, S. K. (2022). Functional response traits and altered ecological niches drive the disassembly of cloud forest bird communities in tropical montane countrysides. *Journal of Animal Ecology*, 91(11), 2314–2328.
3. Bonfim, F. C. G., Dodonov, P., & Cazetta, E. (2021). Landscape composition is the major driver of the taxonomic and functional diversity of tropical frugivorous birds. *Landscape Ecology*, 36(9), 2535–2547.
4. Bregman, T. P., Lees, A. C., MacGregor, H. E., Darski, B., de Moura, N. G., Aleixo, A., ... Tobias, J. A. (2016). *Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283(1844), 20161289
5. Bright, J. A., Marugán-Lobón, J., Cobb, S. N., & Rayfield, E. J. (2016). The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(19), 5352–5357.
6. Brumfield, R. T. (2012). Inferring the origins of lowland Neotropical birds. *The Auk*, 129(3), 367–376.
7. Cody, M. L. (2020). *Competition and the structure of bird communities* (Vol. 7). Princeton University Press.
8. Cracraft, J., Ribas, C. C., d'Horta, F. M., Bates, J., Almeida, R. P. D., Aleixo, A., ... Baker, P. (2020). The origin and evolution of Amazonian species diversity. En *Neotropical diversification: Patterns and processes* (pp. 225–244). Springer International Publishing.
9. Danner, R. M., & Greenberg, R. (2015). A critical season approach to Allen's rule: Bill size declines with winter temperature in a cold temperate environment. *Journal of Biogeography*, 42(1), 114–120.

10. Díaz-Cháu, J. T., Velasquez-Valencia, A., Martínez-Salinas, A., & Casanoves, F. (2025). *Functional diversity and ecosystem services of birds in productive landscapes of the Colombian Amazon*. *Diversity*, 17(5), 305.
11. Fitzpatrick, J. W. (1985). Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. *Ornithological Monographs*, 36, 447–470.
12. Grant, P. R. (1968). Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology*, 17(3), 319–333.
13. Hayes, F. E., & Sewlal, J.-A. N. (2004). The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: Effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1809–1818.
14. Herrel, A., Podos, J., Huber, S. K., & Hendry, A. P. (2005). Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: Implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology*, 19(1), 43–48.
15. Hidasi-Neto, J., Barlow, J., & Cianciaruso, M. V. (2012). Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: The role of forest structure. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 1124–1133.
16. Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
17. Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014, 19 agosto). *FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology* [Paquete R, versión 1.0-12].
18. Korňan, M., Holmes, R. T., Recher, H. F., Adamík, P., & Kropil, R. (2013). *Convergence in foraging guild structure of forest breeding bird assemblages across three continents is related to habitat structure and foraging opportunities*. *Community Ecology*, 14(1), 89–100.
19. Leisler, B., & Winkler, H. (1985). Ecomorphology. In R. F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology* (Vol. 2, pp. 155–186). Springer.
20. Lima, M. A., Sardelli, C. H., de Melo, F. P. L., Silva, W. R., & de Arruda, M. F. (2023). Ecomorphology and functional diversity of generalist and specialist bird assemblages in Amazonian white-sand ecosystem habitat patches. *Acta Oecologica*, 115, 103818.
21. Luther, D. A., Cooper, W. J., Jirinec, V., Wolfe, J. D., Rutt, C. L., Bierregaard Jr, R. O., Lovejoy, T. E., & Stouffer, P. C. (2022). Long-term changes in avian biomass and functional diversity within disturbed and undisturbed Amazonian rainforest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1981), 20221123.
22. Martínez-Núñez, C., Martínez-Prentice, R., & García-Navas, V. (2023). Land-use diversity predicts regional bird taxonomic and functional richness worldwide. *Nature Communications*, 14, 1320.
23. Moncrieff, A. E., Johnson, O., Felix, C., Hiller, A. E., Corbett, E. C., Brady, M. L., & Harvey, M. G. (2020). Avifaunal surveys in the central Peruvian Amazon clarify range limits and highlight links between avian and habitat diversity. *The Wilson Journal of Ornithology*, 132(4), 934–951.
24. Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876.
25. Naka, L. N., Bechtoldt, C. L., Henriques, L. M. P., & Brumfield, R. T. (2012). The role of physical barriers in the location of avian suture zones in the Guiana Shield, northern Amazonia. *The American Naturalist*, 179(2), E115–E132.
26. Naka, L. N., Brumfield, R. T., Claramunt, S., Derryberry, E. P., & Lima, G. R. (2022). Riverine barriers as obstacles to dispersal in Amazonian birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 846975.
27. Newbold, T., Scharlemann, J. P., Butchart, S. H. M., Şekercioğlu, Ç. H., Joppa, L., Alkemade, R., & Purves, D. W. (2014). Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1073–1084.
28. Nores, M. (2000). Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu – Austral Ornithology*, 100(5), 419–430.
29. Oliveira, U., Vasconcelos, M. F., & Santos, A. J. (2017). Biogeography of Amazon birds: Rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Scientific Reports*, 7(1), 2992.
30. Oliveira, J. D., Almeida, S. M., Florencio, F. P., Pinho, J. B., Oliveira, D. M., Ligeiro, R., & Rodrigues, D. J. (2019). *Environmental structure affects taxonomic diversity but not functional*

- structure of understory birds in the southwestern Brazilian Amazon. *Acta Amazonica*, 49(3), 232–241.
31. Ornithological Council. (2010). *Guidelines to the use of wild birds in research* (3rd ed.). Washington, D.C.: Ornithological Council.
 32. Pigot, A. L., Sheard, C., Miller, E. T., Bregman, T. P., Freeman, B., Roll, U., Seddon, N., Trisos, C. H., Weeks, B. C., & Tobias, J. A. (2020). Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nature Ecology & Evolution*, 4(2), 230–239.
 33. Pigot, A. L., Trisos, C. H., & Tobias, J. A. (2016). Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in tropical birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20152013.
 34. Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Milá, B. (1993). *Handbook of field methods for monitoring landbirds* (Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-144). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station.
 35. Remsen, J. V., Jr., & Parker, T. A., III. (1984). Arboreal dead-leaf-searching birds of the Neotropics. *The Condor*, 86(1), 36–41.
 36. Sherry, T. W. (1984). Comparative dietary ecology of sympatric insectivorous Neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecological Monographs*, 54(3), 313–338.
 37. Sherry, T. W., Johnson, M. D., Williams, K. A., Kight, C. R., & Sekercioglu, Ç. H. (2020). *The roles of resource abundance, habitat structure, and species interactions in shaping Neotropical bird communities*. *Auk*, 137(3), 1–18.
 38. Society for Conservation Biology. (2017). *Code of ethics for the Society for Conservation Biology*. Society for Conservation Biology.
 39. Tobias, J. A., Sheard, C., Pigot, A. L., Devenish, A. J. M., Yang, J., Chen, Y., Deakin, Z., ... & Gill, B. J. (2022). AVONET: Morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*, 25(3), 581–597.
 40. Thieme, M., Lehner, B., Abell, R., Hamilton, S. K., Kelldorfer, J., Powell, G., & Riveros, J. C. (2007). Freshwater conservation planning in data-poor areas: An example from a remote Amazonian basin (Madre de Dios River, Peru and Bolivia). *Biological Conservation*, 135(4), 484–501.
 41. Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027.

8. Anexos

Tabla A1. Especies que componen los cuatro clústers en la comunidad de Tambopata.

Clúster			
1	2	3	4
<i>Akletos goeldii</i>	<i>Anabacerthia ruficaudata</i>	<i>Ceratopipra chloromeros</i>	<i>Deconychura longicauda</i>
<i>Ancistrops strigilatus</i>	<i>Cercomacroides serva</i>	<i>Ceratopipra rubrocapilla</i>	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>
<i>Attila spadiceus</i>	<i>Dichrozona cincta</i>	<i>Chiroxiphia pareola</i>	<i>Dendrocincla merula</i>
<i>Automolus infuscatus</i>	<i>Formicarius colma</i>	<i>Corythopsis torquatus</i>	<i>Xiphorhynchus elegans</i>
<i>Automolus melanopezus</i>	<i>Hypocnemis subflava</i>	<i>Epinecrophylia leucophthalma</i>	<i>Xiphorhynchus guttatus</i>
<i>Automolus rufipileatus</i>	<i>Myrmoborus leucophrys</i>	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	
<i>Automolus sublatius</i>	<i>Myrmoborus myotherinus</i>	<i>Isleria Hauxwelli</i>	
<i>Philydor erythrocerum</i>	<i>Myrmophylax atrothorax</i>	<i>Lepidothrix coronata</i>	
<i>Phlegopsis nigromaculata</i>	<i>Oneillornis salvini</i>	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	
<i>Pygiptila stellaris</i>	<i>Philydor pyrrhodes</i>	<i>Machareopterus pyrocephalus</i>	
<i>Sclerurus caudacutus</i>	<i>Platyrinchus platyrhynchos</i>	<i>Mionectes oleagineus</i>	
<i>Thamnophilus aethiops</i>	<i>Ramphotrigon megacephalum</i>	<i>Myrmotherula axillaris</i>	
	<i>Ramphotrigon ruficauda</i>	<i>Myrmotherula longipennis</i>	
	<i>Sciaphylax hemimelaena</i>	<i>Pipra fasciicauda</i>	
	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	<i>Platyrinchus coronatus</i>	

	<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	<i>Synallaxis rutilans</i>	
	<i>Thamnomanes schistogynus</i>	<i>Terenotriccus erythrurus</i>	
	<i>Tolmomyias sulphureus</i>	<i>Tolmomyias poliocephalus</i>	
	<i>Willisornis poecilinotus</i>	<i>Tolmomyias viridiceps</i>	

Tabla A2. Especies que componen los cuatro clústers en la comunidad de Manu

1	2	3	4
<i>Akletos goeldii</i>	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	<i>Ceratopipra chloromeros</i>	<i>Dendrexetastes rufigula</i>
<i>Automolus infuscatus</i>		<i>Cercomacroides fuscicauda</i>	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>
<i>Automolus ochrolaemus</i>		<i>Corythopsis torquatus</i>	<i>Dendrocolaptes picumnus</i>
<i>Automolus rufipileatus</i>		<i>Empidonax alnorum</i>	<i>Furnarius leucopus</i>
<i>Automolus subulatus</i>		<i>Epinecrophylia leucophthalma</i>	<i>Taraba major</i>
<i>Hafferia fortis</i>		<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	<i>Xiphorhynchus elegans</i>
<i>Myrmelastes hyperythrus</i>		<i>Hemitriccus griseipectus</i>	<i>Xiphorhynchus guttatus</i>
<i>Neotantes niger</i>		<i>Hylophylax naevioides</i>	
<i>Neophilydor erythrocerum</i>		<i>Hypocnemis subflava</i>	
<i>Phlegopsis nigromaculata</i>		<i>Isleria hauxwelli</i>	
<i>Pygiptila stellaris</i>		<i>Lathrotriccus euleri</i>	
<i>Sclateria naevia</i>		<i>Lepidothrix coronata</i>	
		<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	
		<i>Machaeropterus pyrocephalus</i>	
		<i>Mionectes oleagineus</i>	
		<i>Myrmoborus leucophrys</i>	
		<i>Myrmoborus myotherinus</i>	
		<i>Myrmotherula axillaris</i>	
		<i>Myrmotherula longipennis</i>	
		<i>Myrmotherula menetriesii</i>	
		<i>Oneillornis salvini</i>	
		<i>Pachyrhamphus polychropterus</i>	
		<i>Pipra fasciicauda</i>	
		<i>Platyrinchus coronatus</i>	
		<i>Poecilotriccus latirostris</i>	
		<i>Ramphotrigon fuscicauda</i>	
		<i>Ramphotrigon megacephalum</i>	
		<i>Sciaphylax hemimelaena</i>	
		<i>Synallaxis cabanisi</i>	
		<i>Synallaxis rutilans</i>	
		<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	
		<i>Thamnophilus schistaceus</i>	
		<i>Thripophaga gutturalis</i>	
		<i>Willisornis poecilinotus</i>	
		<i>Xenops minutus</i>	

