



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

ECOLOGÍA DE GRADIENTES EN PAISAJES FRAGMENTADOS ANDINOS

Carlos Eduardo Ortiz Yusty

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Área Curricular de Bosques y Conservación Ambiental
Medellín, Colombia
2020

Ecología de gradientes en paisajes fragmentados andinos

Carlos Eduardo Ortiz Yusty

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctor en Ecología

Director (a):
Doctor Joan Gastón Zamora Abrego

Línea de Investigación:
Ecología de comunidades y ecosistemas
Grupo de Investigación:
Ecología y Conservación de Fauna Silvestre - ECOFAUNAS

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Área Curricular de Bosques y Conservación Ambiental
Medellín, Colombia
2020

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



Nombre: CARLOS EDUARDO ORTIZ YUSTY

Fecha 20/04/2023

Resumen

Ecología de gradientes en paisajes fragmentados andinos

La crisis de pérdida de biodiversidad ha generado numerosos estudios para evaluar los efectos de las actividades humanas sobre la biodiversidad, especialmente en términos de pérdida y fragmentación de hábitats. La conceptualización y delimitación de los hábitats en los estudios de pérdida y fragmentación de hábitat a menudo se simplifica bajo el modelo de parche-corredor-mosaico (M-PCM), lo que puede limitar la efectividad de las acciones de conservación. La simplificación de los hábitats y la relación de los organismos con estos en el modelo M-PCM puede ser una de las causas de los resultados conflictivos obtenidos en los análisis de comunidades biológicas.

En este trabajo se propone que analizar los hábitats y la respuesta de los organismos a estos con un enfoque de gradientes (M-G), que represente de manera más realista el ambiente y sea consistente con la teoría de nicho ecológico, puede conducir a obtener conclusiones más precisas al evaluar los efectos del cambio ambiental sobre la distribución de las especies. Se destaca la importancia de investigar diferentes formas de cuantificar el cambio ambiental y caracterizar la respuesta de la biodiversidad a estos cambios a diferentes escalas espaciales y ecológicas.

Palabras clave: Paisaje, sensores remotos, aves, diversidad, métricas de superficie.

Gradient ecology in fragmented Andean landscapes

The biodiversity loss crisis has generated numerous studies to assess the effects of human activities on biodiversity, especially in terms of habitat loss and fragmentation. The conceptualization and delimitation of habitats in habitat loss and fragmentation studies is often simplified under the patch-corridor-mosaic model (M-PCM), which can limit the effectiveness of conservation actions. The simplification of habitats and the relationship of organisms to habitats in the M-PCM model may be one of the causes of conflicting results obtained in biological community analyses. This work proposes that analyzing habitats and the response of organisms to them with a gradient approach (M-G), which more realistically represents the environment and is consistent with ecological niche theory, can lead to more accurate conclusions when assessing the effects of environmental change on species distributions. It highlights the importance of investigating different ways of quantifying environmental change and characterizing the response of biodiversity to these changes at different spatial and ecological scales.

Keywords: Landscape, remote sensing, birds, diversity, surface metrics.

Contenido

	Pág.
Resumen.....	V
Lista de figuras.....	VIII
Lista de tablas	X
Introducción.....	1
1. Evaluación de la ocupación del hábitat de las aves a partir de métricas del paisaje basadas en gradientes e índices espectrales polares en la región andina colombiana.....	5
1.1 Materiales y métodos	9
1.2 Resultados.....	21
1.3 Discusión.....	26
1.4 Material complementario.....	31
2. Influencia de la cantidad de hábitat sobre la diversidad y estructura funcional y filogenética de ensamblajes de aves en un paisaje andino fragmentado.....	35
2.1 Materiales y métodos	39
2.2 Resultados.....	45
2.3 Discusión.....	51
2.4 Material complementario.....	57
3. Variabilidad en la cobertura vegetal como indicador de impacto antrópico sobre la riqueza y composición de especies de aves.....	65
3.1 Materiales y métodos	69
3.2 Resultados.....	76
3.3 Discusión.....	84
3.4 Material Complementario	87
4. Literatura citada.....	99
5. Assessing bird habitat occupancy from gradient-based landscape metrics and polar spectral indices in the Colombian Andean region	114

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. La región de estudio se encuentra ubicada en la región andina de Colombia, sobre la cordillera Central. Los puntos indican la ubicación de los 70 sitios de muestreo de aves.	9
Figura 2. Clasificación de coberturas del suelo para la región de estudio obtenida a partir de escenas Sentinel 2.	12
Figura 3. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de parche. A: cobertura del suelo, B: esquema general del cálculo de métricas de paisaje utilizando ventanas circulares de radio variable, C: ejemplo de métrica paisaje (área de parche) calculada para cada parche individual, y D: métrica de paisaje expresada como propiedad de gradiente, utilizando ventanas circulares de radio variable (área promedio de bosque – ca).....	14
Figura 4. A: Proyección del foco espectral aparente (SF_1 , SF_2) a partir del análisis de componentes principales de las nueve bandas Sentinel 2 (i.e., B2 ~B8, B11 y B12). B, C y D: Comparación entre los índices de Brillo (PPSB), Verdor (PPSG) y Humedad (PPSW). Los valores de PPSG, PPSB y PPSW se encuentran estandarizados.	16
Figura 5. Caracterización de la cobertura del suelo a partir de los índices espectrales polares PPSB, PPSG y PPSW. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: índice PPSB, D: índice PPSG, y D: índice PPSW.	17
Figura 6. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de superficies. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: esquema general del cálculo de métricas de superficie utilizando ventanas circulares de radio variable, C: índice de verdor (PPSG), y D: índice de rugosidad promedio (s_a) de la superficie PPSG.	18
Figura 7. Relaciones estimadas entre el parámetro de ocupación (θ) y las métricas de superficie de acuerdo con los mejores modelos, donde la línea continua representa la probabilidad promedio y las áreas grises los intervalos de confianza (\pm 95% CI) obtenidos del promedio de modelos.....	25
Figura 8. Distribución de los 14 transectos (70 puntos) para el muestreo de aves en el área de estudio, ubicada en la vertiente oriental de la Cordillera Central de Colombia. A: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de San Lorenzo. B: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de Punchiná.	40
Figura 9. Árbol ultra métrico consenso, derivado de 1000 distribuciones posteriores de la hipótesis filogenética de Jetz et al. (2014), que incluyó las 229 especies detectadas en el muestreo. Los colores en los terminales de la filogenia indica la categoría de asociación con las coberturas de hábitat de acuerdo con el modelo multinomial	

desarrollado por Chazdon et al. (2011), i.e., especialistas de bosque, especialistas de hábitats abiertos, generalistas y raras.....	46
Figura 10. Distribución de los 14 transectos (70 puntos) para el muestreo de aves en el área de estudio, ubicada en la vertiente oriental de la Cordillera Central de Colombia. A: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de San Lorenzo. B: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de Punchiná.	70
Figura 11. Variables ambientales obtenidas para caracterizar el paisaje: Verdor (PPSG), Rugosidad (sa) y Altitud.	72
Figura 12. Distribución posterior del parámetro de riqueza total en la comunidad.	76
Figura 13. Probabilidades promedio de detección y ocupación para las 229 especies de aves detectadas durante los muestreos en 2014 y 2015.	77
Figura 14. Probabilidad de ocupación para cada una de las especies de aves detectadas en los muestreos en función del verdor (PPSG), Rugosidad (sa) y Altitud.	79
Figura 15. Parámetros de ocupación estimados (Betas) para cada especie y su clasificación en los tres grupos identificados.	80
Figura 16. Riqueza de especies y probabilidad de ocupación acumulada por sitio y su relación con el gradiente ambiental para cada uno de los tres grupos definidos y el conjunto regional de especies total (comunidad).	81
Figura 17. Patrones de recambio composicional entre los ensamblajes locales de aves respecto al gradiente de cambio ambiental representado por la Rugosidad (sa), el verdor (PPSG), la altitud y la distancia geográfica, teniendo en cuenta las probabilidades de ocupación directamente o los patrones observados de incidencia de especies.	83

Lista de tablas

Pág.

Tabla 4. Número de detecciones obtenidas por año y número de sitios de muestreo con al menos una detección para las ocho especies seleccionadas.	21
Tabla 5. Coeficientes de covariables estimados en escala logit para los parámetros de ocupación y detección de cada especie de ave utilizando métricas de paisaje bajo el modelo de parche.	22
Tabla 6. Coeficientes de covariables estimados en escala logit para los parámetros de ocupación y detección de cada especie de ave utilizando métricas de paisaje bajo el modelo de superficie.	23
Tabla 1. Grado de correlación lineal (r Spearman) entre cada par de medidas de diversidad, considerando los cinco conjuntos de especies de aves definidos de acuerdo con su grado de especialización de hábitat. El triángulo inferior indica el coeficiente de correlación (r) y el triángulo superior indica el valor de significancia ..	47
Tabla 2. Mejores modelos obtenidos para las diferentes dimensiones de la diversidad con cada uno de los conjuntos de aves, en función de la cantidad de hábitat de bosque (HA), número de parches (Np), la altitud (Alt) y distancia a cuerpos de agua (Wd). SR: Riqueza de especies, TD: Diversidad taxonómica, PD: Diversidad filogenética, FD: Diversidad Funcional.	48
Tabla 3. Resultados de los modelos que relacionan la estructura filogenética (PSV y MRD) y funcional (SES_Q) de los ensamblajes locales de aves, con la cantidad de hábitat de bosque (HA), el número de parches de bosque (Np), la altitud (alt) y la distancia a cuerpos de agua (Wd). PSV: índice de variación filogenética de especies, MRD: Distancia promedio a la raíz de la filogenia, SES_{QTotal} : tamaño del efecto estándar utilizando el modelo nulo que incluye todo el rango de variación de los rasgos funcionales, $SES_{QRestricted}$: tamaño del efecto estándar utilizando el modelo nulo restringido a los valores observados de los rasgos para cada ensamblaje local.	50
Tabla 7. Parámetros estimados por los modelos de mínimos cuadrados generalizados para la relación entre riqueza de especies y probabilidad de ocupación acumulada con el verdor (PPSG), la Rugosidad (sa) y la Altitud (Alt).	82

Introducción

La actual crisis de pérdida de biodiversidad ha motivado una gran cantidad de estudios para evaluar los efectos de las actividades antrópicas sobre la biodiversidad a diferentes escalas espacio temporales (Bregman et al., 2014; Keinath et al., 2017); sin embargo, la mayor parte de estos estudios se han fundamentado en el modelo de parche-corredor-mosaico (M-PCM), centrados particularmente en la pérdida y fragmentación de hábitats (Fardila et al., 2017; Lausch et al., 2015). La pérdida de hábitat se refiere a la disminución en el área de un hábitat particular, mientras que la fragmentación se refiere a la división de un parche de hábitat en dos o más parches (Fahrig, 2003). Aunque son procesos diferentes y uno podría ocurrir independiente del otro (e.g., reducción de área de hábitat sin subdivisión), típicamente la intervención humana en el ambiente implica a ambos simultáneamente (Fahrig, 2013, 2019). Separar los efectos de ambos procesos sobre la biodiversidad ha sido complejo desde el punto de vista conceptual y metodológico, por lo que es común el uso de los términos fragmentación, pérdida, o cambio de hábitat para describir o referirse en un sentido general a la degradación de los ecosistemas ocasionados por acción humana (Fahrig, 2003; Pfeifer et al., 2014), muchas veces confundiendo sus efectos sobre la estructura de las comunidades biológicas (Fahrig, 1997, 2003).

A pesar de su amplio uso, centrarse en la fragmentación y pérdida de hábitat como únicos indicadores de cambio ambiental, bajo el modelo M-PCM, para informar acciones de conservación puede limitar la efectividad de dichas acciones, especialmente cuando se adopta un enfoque a escala y nivel de comunidad. Estas limitaciones están relacionadas principalmente a la forma en que se conceptualizan y delimitan los parches de hábitat (Cushman et al., 2008; McGarigal & Cushman, 2005), y a la interrelación entre los procesos de pérdida y fragmentación de estos. Todo esto hace que sea necesario investigar sobre diferentes formas de cuantificar el cambio ambiental, y caracterizar la respuesta de la biodiversidad a estos cambios a diferentes escalas ecológicas y espaciales.

La cuantificación de cambios en área y fragmentación de hábitat depende directamente de la identificación y delimitación del hábitat en sí mismo. En su forma más general, el concepto de hábitat se refiere al espacio geográfico en el que se encuentran las condiciones y recursos necesarios para la supervivencia y la reproducción de los organismos (referidos como variables de hábitat de manera general), lo que relaciona el concepto de hábitat directamente con el de nicho ecológico (Cushman et al., 2010; Morrison & Hall, 2002). La intensidad y frecuencia de

las interacciones de los individuos con las variables de hábitat definen su desempeño y adecuación, por ello, se esperaría que la relación entre los organismos y las variables de hábitat sea especie específica, y varíe a través de diferentes escalas espaciales de acuerdo con la forma en que los organismos perciben el ambiente y seleccionan recursos (Real et al., 2017; Wiens, 2011). En el modelo de parche-corredor-mosaico (M-PCM), sin embargo, tanto la variación ambiental como la variación de la interacción de los organismos con las variables ambientales se simplifican para representar los hábitats como parches discretamente delimitados (Cushman et al., 2010; Nicolson, 2013). La mayoría de los análisis de pérdida de área y fragmentación de hábitat emplean el modelo M-PCM, delimitando los hábitats como parches de cobertura vegetal o de suelo, para luego clasificarlos dicotómicamente como hábitat vs no hábitat (Fardila et al., 2017). Esta simplificación de los hábitats y de la relación de los organismos con estos puede ser una de las causas de los resultados conflictivos obtenidos al analizar comunidades o ensamblajes complejos ecológicamente.

Analizar los hábitats y la respuesta de los organismos a estos con un enfoque de gradientes puede conducir a obtener mejores conclusiones al evaluar efectos de cambio ambiental sobre la distribución de las especies, ya que se haría una representación más realista del ambiente y una conceptualización más consistente con la teoría de nicho ecológico (Bruton et al., 2015; Kedron et al., 2018; Lindenmayer et al., 2007; McGarigal et al., 2009; Salgueiro et al., 2018). Para representar los hábitats de forma continua en el paisaje se ha propuesto el modelo de gradientes (M-G) como alternativa, ya que el hábitat se caracteriza a partir de variables continuas que representan diferentes dimensiones ambientales a las que las especies responden de manera específica, de acuerdo con sus rasgos funcionales, preferencias ecológicas o amplitud de nicho (Cushman et al., 2010; McGarigal et al., 2009; McGarigal & Cushman, 2005). A pesar de las ventajas de adoptar el modelo de gradientes para representar el hábitat y las respuestas de las especies a las variables ambientales que lo caracterizan, su implementación ha sido un reto debido a la cantidad de datos necesarios y la complejidad de las técnicas de análisis y el software necesario para ejecutarlos (Lausch et al., 2015). Afortunadamente, estos limitantes son cada vez más fáciles de superar gracias a la creciente disponibilidad de datos originados por sensores remotos, el desarrollo de modelos climáticos y, la disponibilidad y popularización de software especializado de acceso libre.

Este trabajo se centra en la aplicación del modelo de gradientes a la caracterización de los hábitats y su distribución espacial a lo largo del paisaje como alternativa al modelo de parches o parche-corredor-mosaico. El capítulo 1 se abordó la pregunta: ¿Qué métrica de paisaje, basada en parches o en superficies, permite explicar mejor los patrones de ocupación de hábitat de seis especies de aves con diferentes preferencias ecológicas? En el capítulo 2, se evaluó si la relación entre la cantidad de hábitat y la riqueza de especies puede ser indicadora del efecto la cantidad de hábitat sobre otras dimensiones de diversidad y estructura filogenética y funcional de la biodiversidad,

tanto para especies especialistas de hábitat como para especies generalistas. Adicionalmente se exploró cuál es el efecto de la cantidad de hábitat y la fragmentación *per se* sobre la estructura funcional o filogenética de los ensamblajes que se encuentran en paisajes fragmentados (i.e., especies especialistas, generalistas y raras en conjunto). En el capítulo 3 se exploró un enfoque alternativo para evaluar el efecto de los cambios en cobertura vegetal y su variación espacial, como indicador de impacto antrópico, sobre los patrones de distribución de las especies, y la riqueza y recambio composicional de los ensamblajes locales, utilizando las aves como grupo de estudio.

1. Evaluación de la ocupación del hábitat de las aves a partir de métricas del paisaje basadas en gradientes e índices espectrales polares en la región andina colombiana

Evaluar la respuesta de las especies a la variación ambiental es una necesidad para entender los patrones y procesos que determinan la biodiversidad y para producir herramientas de manejo y monitoreo de los paisajes, particularmente en los estudios relacionados con fragmentación del paisaje y conectividad ecológica (Abdel Moniem & Holland, 2013; Kupfer, 2012; Turner, 2005; Zeller et al., 2012). Esto es especialmente importante dado el contexto de degradación, deforestación y fragmentación de los paisajes a nivel global, ya que estos fenómenos se asocian con la perturbación de las comunidades y poblaciones naturales, y como motor de pérdida de biodiversidad (Pfeifer et al., 2014; Wilson et al., 2016). Evaluar cómo responden las especies o comunidades a la variabilidad ambiental del paisaje (natural o de origen antrópico) depende del modelo conceptual escogido para describir dicha variabilidad. Existen diferentes modelos para describir el paisaje (Lindenmayer et al., 2007), dentro de los que se pueden destacar el modelo de parche-corredor-mosaico (M-PCM) y el modelo de gradientes (M-G) (Lausch et al., 2015; Lindenmayer et al., 2007). El modelo M-PCM (Godron, 1981) es una expansión del modelo de parche (Shafer, 1990), el cual tiene origen en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 1967), y constituye la forma más popular actualmente de describir el paisaje en ecología, conservación y cuantificación de servicios ecosistémicos (Lausch et al., 2015). El modelo M-G, por otra parte, fue propuesto más recientemente por (McGarigal & Cushman, 2005) como alternativa al modelo M-PCM debido a las limitaciones que este último presenta. Analizar el paisaje con el modelo M-PCM o el modelo M-G requiere ejecutar dos pasos igualmente importantes: i. definir una superficie categórica o continua que describa ambientalmente los hábitats, y ii. calcular métricas que describan los patrones de composición y configuración de esos hábitats a lo largo del paisaje.

En el modelo M-PCM típicamente la superficie que describe el paisaje corresponde a una clasificación de la cobertura del suelo, ya que se asume el paisaje como un mosaico de unidades discretamente delineadas de hábitats o áreas homogéneas, en las que la variación al interior de estas unidades se asume como inexistente. Bajo este modelo, la mayoría de las métricas disponibles para caracterizar el paisaje se enfocan en el análisis del patrón espacial del mosaico de parches de hábitat o elementos de paisaje (Kupfer, 2012; Lausch et al., 2015; Li & Yang, 2015) en tres niveles: parche, clase (varios parches del mismo tipo) y paisaje, siendo el nivel de la clase el que mayor atención ha recibido (K. McGarigal, 2002; Lausch et al., 2015). Existe gran cantidad de métricas asociadas al nivel de parche y clase para analizar el patrón espacial de los elementos del paisaje; la gran mayoría de estas presentan alto grado de correlación, y en esencia cuantifican el área y forma de los parches, cantidad de bordes, grado de aislamiento y estructura de la matriz circundante (Hesselbarth et al., 2019; K. McGarigal, 2002; McGarigal & Marks, 1995). A pesar de ello, muchas de estas métricas no representan aspectos específicos de selección de hábitat de los organismos, dependen de la escala espacial de análisis y de la definición de hábitat empleada (Lausch et al., 2015). Los estudios sobre fragmentación del paisaje y sus efectos en la biodiversidad usan típicamente métricas basadas en el modelo de parches, debido principalmente a que representan el modelo más antiguo, son fáciles de obtener, requieren de muy poco poder computacional y poco conocimiento en sistemas de información geográfica (SIG); además, son las que la mayoría de software disponible implementan (e.g., Fragstats, V-Late, Conefor, etc.) (Lausch et al., 2015).

Por el contrario, en el modelo M-G se representa el paisaje como una superficie continua donde la única unidad discreta es el píxel o celda en una matriz de tipo *raster*, típicamente. A diferencia del modelo M-PCM, no existe aún una forma estandarizada o “tradicional” de representar la variación en los hábitats en el paisaje debido a que el modelo M-G ha sido poco explorado. Los estudios que han analizado el paisaje con el modelo M-G han utilizado variables que describen cantidad de biomasa vegetal o vigor fotosintético, como el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) (McGarigal et al., 2009), porcentaje de cobertura vegetal (Bruton et al., 2015). Las métricas de paisaje basadas en el modelo M-G, o métricas de superficie, se pueden diferenciar en tres grandes grupos de acuerdo con (McGarigal et al., 2009): métricas de amplitud, métricas basadas en la curva de Abbott-Firestone (i.e., *Surface Bearing Metrics*), y métricas espaciales. Las métricas de amplitud cuantifican las propiedades estadísticas de la distribución de valores de la superficie (e.g., variabilidad, curtosis y asimetría) pero sin tener en cuenta la distribución horizontal. Las métricas basadas en la curva de Abbott-Firestone cuantifican la textura de la superficie a través de una función de densidad de probabilidad acumulativa (i.e., *bearing area curve*), obtenida de la inversión del histograma de distribución de valores acumulados de la superficie.

Por último, las métricas espaciales miden la distribución de los valores de la superficie en combinación con la distribución horizontal.

Analizar la variación ambiental de los hábitats a partir de métricas basadas en gradientes presenta diversas ventajas respecto a aquellas basadas en parches (McGarigal et al., 2009; McGarigal & Cushman, 2005). Por ejemplo, las métricas basadas en gradientes no requieren delimitar áreas homogéneas o definir bordes de hábitat *a priori*, permitiendo considerar cada localidad dentro del paisaje como una combinación de dimensiones ambientales a las que los organismos responden, de acuerdo con sus rasgos funcionales, preferencias ecológicas o amplitud de nicho (McGarigal et al., 2009; McGarigal & Cushman, 2005). Esto posibilita, a su vez, considerar todas las localidades dentro del paisaje para el análisis, independiente de si las consideramos hábitat o matriz circundante, además de facilitar el modelamiento e interpretación centrado en organismos o especies (*i.e.*, explorar las preferencias de hábitat para cada especie y analizar las respuestas a la fragmentación de ese hábitat) (Lausch et al., 2015).

Las métricas de superficie requieren de mayor cantidad de información espacialmente explícita, pueden ser menos intuitivas (debido a que su uso ha sido menos extendido y frecuente), requieren mayor experticia en manejo de sistemas de información geográfica o sensores remotos, y aún es necesario estandarizar su uso e interpretación (Lausch et al., 2015). Varios de estos inconvenientes cada vez son menos problemáticos ya que, por ejemplo, actualmente existe una gran disponibilidad de datos para caracterizar los paisajes en diferentes dimensiones ambientales y diferentes escalas espaciales, resultantes de las misiones espaciales para la percepción remota de la superficie terrestre (*e.g.*, Landsat, Sentinel). Por otra parte, el uso de herramientas de libre acceso para la obtención, visualización, procesamiento y análisis de datos geográficos y de los sensores remotos, también ha aumentado en el campo de la ecología y las ciencias de la conservación (*e.g.* QGIS, Google Earth Engine). Adicionalmente, se han realizado avances importantes en la disponibilidad y accesibilidad de software para el cálculo de métricas de superficie, por ejemplo, recientemente se publicó un nuevo paquete para el cálculo de métricas de paisaje para el software R (Paquete 'geodiv', <https://github.com/bioXgeo/geodiv>).

En este estudio, se comparó la utilidad de los modelos M-PCM y M-G como enfoques para describir cómo las especies de aves perciben los hábitats a escala de paisaje en un paisaje andino fragmentado de Colombia. Específicamente, se abordó la pregunta: ¿Qué métrica de paisaje, basada en parches o en superficies, permite explicar mejor

los patrones de ocupación de hábitat de seis especies de aves con diferentes preferencias ecológicas? Se espera que las métricas de superficie generadas bajo el MM sean más informativas que las tradicionales variables binarias o de proporción basadas en el PMM, independientemente de las ecologías de las especies. No obstante, para los especialistas en hábitats, las variables basadas en la PMM pueden ser tan informativas como las generadas con el MM. Además, considerando que no existe una superficie continua estandarizada que represente el paisaje de forma análoga a la clasificación de la cubierta vegetal, probamos la eficacia de los índices espectrales polares (PPSi) (Moffiet et al., 2010a) como alternativa a las métricas más tradicionales (por ejemplo, NDVI) para representar la variación de la cubierta vegetal bajo el MM. El tipo de cubierta vegetal y su variación en el paisaje se han relacionado con aspectos de la ecología de las aves como la alimentación, la capacidad de dispersión, el comportamiento, la reproducción y la probabilidad de depredación (Barlow et al., 2007a; Bélisle et al., 2001; Carrara et al., 2015a; Geoffroy et al., 2019a; Kennedy et al., 2010a; Neuschulz et al., 2013a; Walter et al., 2017a). Por lo tanto, esperamos que las respuestas de las especies a los índices PPSi y las métricas de superficie basadas en el verdor puedan interpretarse en términos de preferencia de uso del hábitat.

1.1 Materiales y métodos

La región de estudio se ubica en el costado oriental de la Cordillera Central de Colombia y corresponde a un paisaje altamente fragmentado del zonobioma húmedo tropical entre los 150 y 2500 m.s.n.m. de altitud (Figura 1; W480789.9, S673880.0, E534049.9, N720490.0; EPSG:32618 - WGS 84 / UTM Zona 18N). Esta región se compone de una mezcla de relictos de bosque húmedo subandinos de diversos tamaños, agroecosistemas, arbustales, vegetación secundaria en diferentes estados de sucesión, pastizales para ganado, y suelos artificializados (IDEAM et al., 2017). Adicionalmente, esta región contiene tres grandes cuerpos de agua artificial correspondientes a los embalses hidroeléctricos de San Lorenzo, Jaguas y Punchiná.

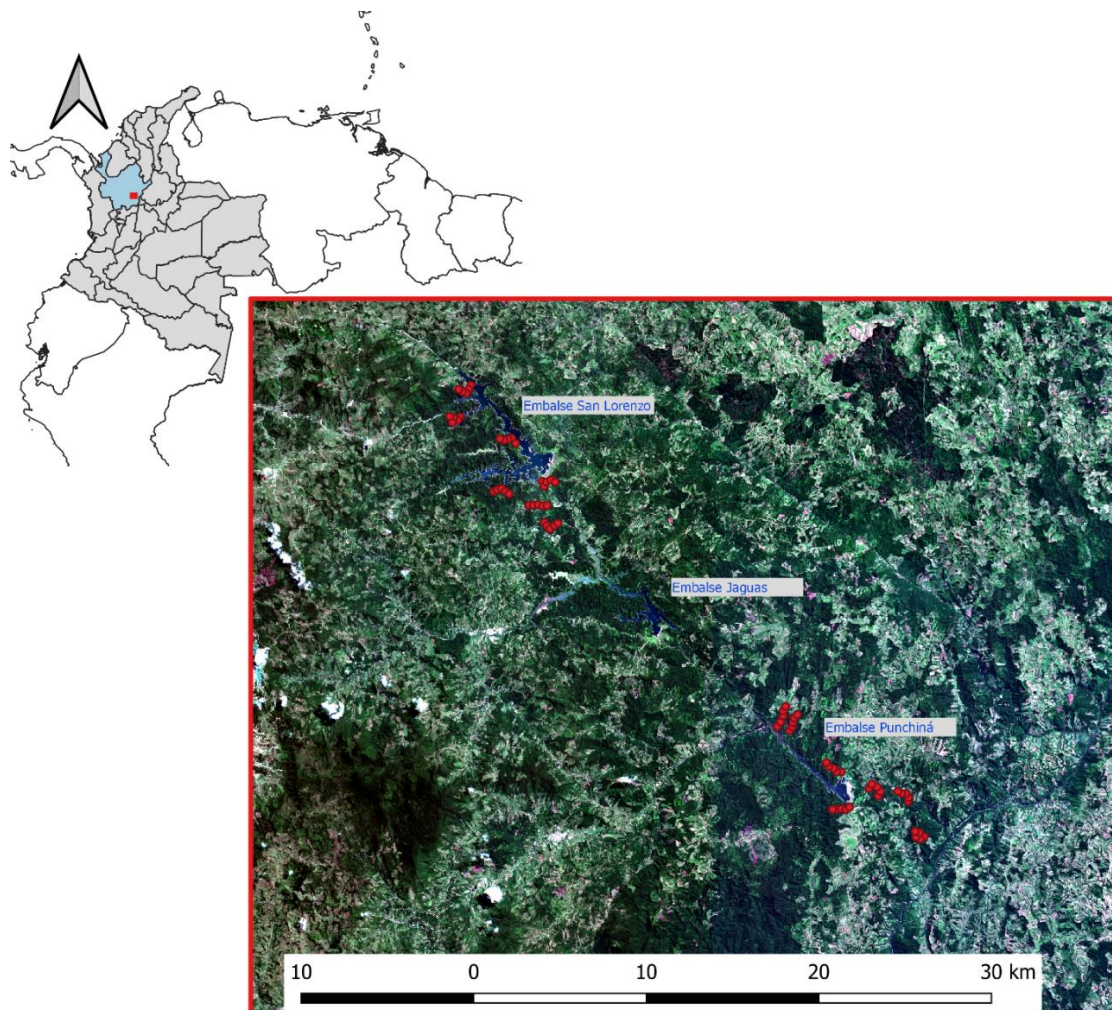


Figura 1. La región de estudio se encuentra ubicada en la región andina de Colombia, sobre la cordillera Central. Los puntos indican la ubicación de los 70 sitios de muestreo de aves.

Muestreo de aves

Se escogieron ocho especies de aves, comúnmente avistadas en la región de estudio, con diferentes requerimientos de hábitat y uso de las coberturas vegetales: *Formicarius analis* d'Orbigny & Lafresnaye, 1837, *Oncostoma olivaceum* Lawrence, 1862, *Machaeropterus regulus* Hahn, 1819, *Cercomacroides tyrannina* (Sclater, 1855), *Ortalis columbiana* Hellmayr, 1906, *Saltator maximus* (Statius Muller, 1776), *Troglodytes aedon* Vieillot, 1809 y *Tyrannus melancholicus* Vieillot, 1819.

F. analis o gallito carinegro es una especie pequeña (masa corporal: 62.19 g; longitud: 19 cm) asociada principalmente al suelo de zonas boscosas por el que camina buscando alimento entre las hojas. Esta especie de la familia Formicariidae se alimenta principalmente de invertebrados y se distribuye en Centro y Suramérica. *O. olivaceum* o pico de gancho oliváceo pertenece a la familia Tyrannidae, es de tamaño muy pequeño (masa corporal: 6.6 g; longitud: 9.1 cm) y comúnmente es asociado al sotobosque en zonas de bosque, vegetación secundaria y matorrales; esta especie se distribuye en Panamá y norte de Colombia. *M. regulus* o saltarín rayado pertenece a la familia Pipridae, es de tamaño pequeño (masa corporal: 9.34 g; longitud: 8.9 cm) ocurre en el sotobosque y estrato medio en los bosques, bordes de bosque y zonas con vegetación secundaria de tierras bajas principalmente (1500 m.s.n.m.). *C. tyrannina* u hormiguero negruzco es una especie pequeña (masa corporal: 9.34 g; longitud: 16 cm) perteneciente a la familia Thamnophilidae, comúnmente observado en bosques, bordes de bosque y vegetación secundaria en tierras bajas y medias (hasta 2100 m.s.n.m.). Se alimenta principalmente de invertebrados. *O. columbiana* o guacharaca es una especie endémica de la región andina de Colombia, de tamaño medio (masa corporal: 600 g; longitud: 53 cm), se alimenta principalmente de frutas y semillas, y pertenece a la familia Cracidae. Esta especie es común en su rango de distribución y se asocia a bordes de bosque, bosques de galería, claros de bosque y pastos con árboles dispersos; ocasionalmente es observada en zonas urbanas y periurbanas. *S. maximus* o saltador oliva es una especie común en zonas con vegetación secundaria a lo largo de bordes enmalezados y claros de bosque. Esta especie, perteneciente a la familia Thraupidae, tiene un tamaño promedio de 19.8 cm de largo y 47.62 g de masa corporal y se alimenta principalmente de invertebrados y semillas. *T. aedon*, llamado también cucarachero común, es una especie pequeña (masa corporal: 10.85 g; longitud: 11.4 cm) que hábitat zonas semiabiertas, claros de bosque, zonas periurbanas y urbanas y se alimenta de invertebrados y frutos. Finalmente, *T. melancholicus* o sirirí común es una de las especies más comunes en Colombia, habitando zonas de pastos, pastos con árboles dispersos, áreas urbanas y periurbanas. El sirirí común es de tamaño pequeño (masa corporal: 10.85 g; longitud: 11.4 cm) y se alimenta

principalmente de invertebrados. Todas las descripciones fueron obtenidas de (McMullan et al., 2011; Wilman et al., 2014).

Para cada una de las especies de aves seleccionadas se generaron historias de detección estableciendo 70 puntos fijos de muestreo distribuidos en 14 transectos de 1.25 km, con 250 metros lineales de separación en promedio entre puntos que cubrieron la transición de bosque-borde de bosque hacia vegetación secundaria y/o pastos (Figura 1). Cada punto de muestreo fue visitado durante ocho ocasiones en los meses de agosto y septiembre de los años 2014 y 2015 (cuatro ocasiones por año), registrando los especímenes detectados visual o auditivamente durante 15 minutos y en un radio máximo de 100 metros. Todos los eventos de muestreo se llevaron a cabo entre las 6:00am y 10:00am.

Cobertura del suelo

Para caracterizar la cobertura del suelo se obtuvo un mosaico que cubrió toda la región de estudio a partir de 12 escenas del sensor MSI (*Multispectral Imager*) del satélite de observación terrestre Sentinel 2 (Material complementario: MC 1), empleando los módulos *Sen2Cor* y *Sen2Three* del software libre Sentinel Application Platform (SNAP) (Louis et al., 2016; Main-Knorn et al., 2017). El algoritmo de combinación utilizado da mayor importancia a los píxeles buenos (*i.e.*, sin nubes, sombras, etc.) de las escenas más cercanas temporalmente al año 2015, utilizando píxeles de escenas más lejanas solo si las escenas cercanas presentan baja calidad en la información. Utilizando el mosaico Sentinel 2, el mapa ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia (IDEAM et al., 2017) y una fotografía aérea de alta resolución, se realizó una clasificación supervisada de coberturas de suelo empleando el complemento de código abierto Semi-Automatic Classification Plugin (SCP) para QGIS 3 (Congedo, 2016), identificando cinco coberturas de suelo: bosque, vegetación secundaria, pasto, agua y suelo desnudo o urbano (Figura 2).

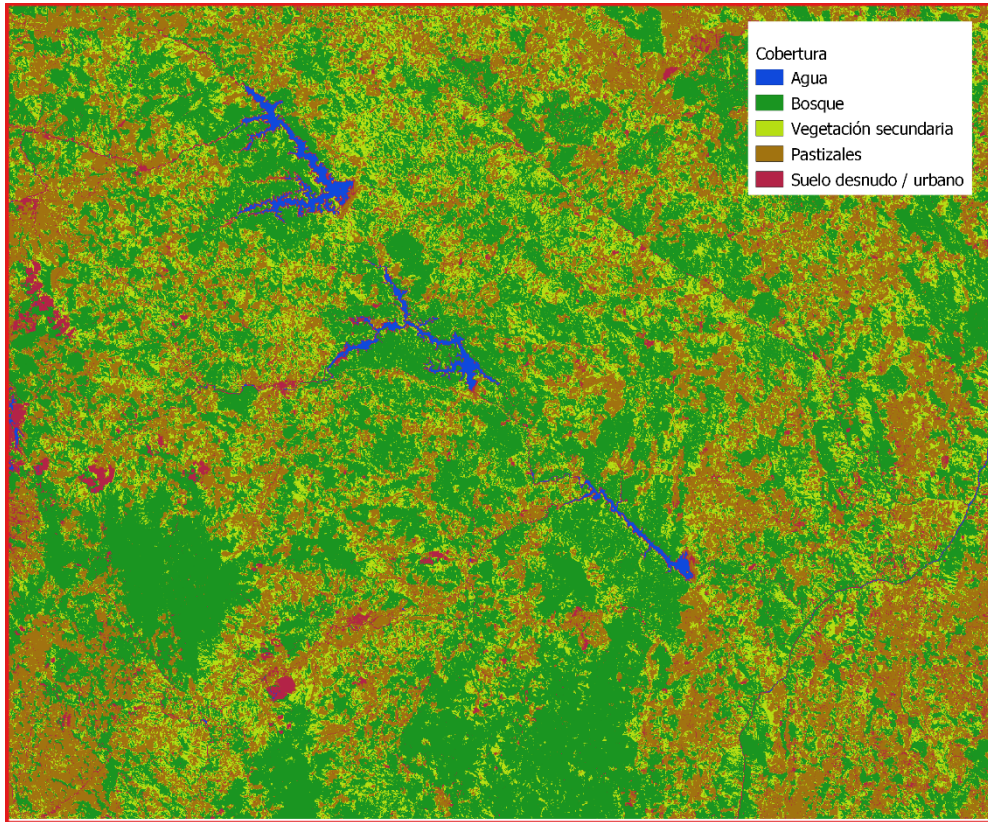


Figura 2. Clasificación de coberturas del suelo para la región de estudio obtenida a partir de escenas Sentinel 2.

Métricas de parche

Para cada punto de muestreo de aves se calcularon 24 métricas de paisaje enfocadas en los parches de bosque y utilizando el paquete 'landscapemetrics' para R (Hesselbarth et al., 2019) (Material Complementario: MC 2). Ya que muchas de estas métricas están fuertemente correlacionadas entre sí, se retuvieron solo las cinco métricas que mostraron menor grado de correlación (*i.e.*, Pearson $r > 0.7$) con cualquiera de las otras: área total (*ca*), índice de forma promedio (*shape*), número de parches (*np*), índice de agrietamiento (*clumpy*), y distancia euclidiana media al vecino más cercano (*enn*). Los índices *ca* y *shape* cuantifican el área y forma de los parches, mientras que *np*, *clumpy* y *enn* son métricas de agregación. Las métricas se calcularon implementando rutinas de ventanas móviles circulares de radio variable (*i.e.*, 70, 130, 270 y 8100 metros), para luego obtener un promedio multi escala para cada punto de muestreo (Figura 3). De esta manera las métricas calculadas caracterizan el paisaje como atributos en forma de gradientes, obtenidos de los patrones categóricos inherentes a la clasificación de coberturas del suelo. Las ecuaciones y descripciones de cada una de las métricas basadas en el modelo de parche utilizadas aquí se

encuentran ampliamente descritas en la literatura científica (e.g., (McGarigal & Marks, 1995)).

De forma general, *ca* expresa el área promedio, en hectáreas, de todos los parches de bosque dentro de los radios evaluados y se puede referir como cantidad de hábitat de acuerdo con (Fahrig, 2013)), asumiendo la cobertura de bosque como proxy del hábitat de las especies especialistas de bosque. El índice de forma, *shape*, expresa el promedio de la relación entre el perímetro y el área de los parches de bosque ubicados dentro de las ventanas de análisis; este índice presenta valores bajos para parches de forma regular (*i.e.*, cuadrangular) y valores altos para parches de forma irregular. El número de parches, *np*, es una de las formas más simples de cuantificar la fragmentación *per se* en un paisaje; paisajes muy fragmentados presentan un número alto de parches. *clumpy* indica el grado de agregamiento de los parches de bosque y varía desde -1: desagregamiento máximo hasta 1: agregamiento máximo. Finalmente, *enn*, mide la distancia promedio de borde a borde al vecino más cercano de la misma clase, en este caso bosque.

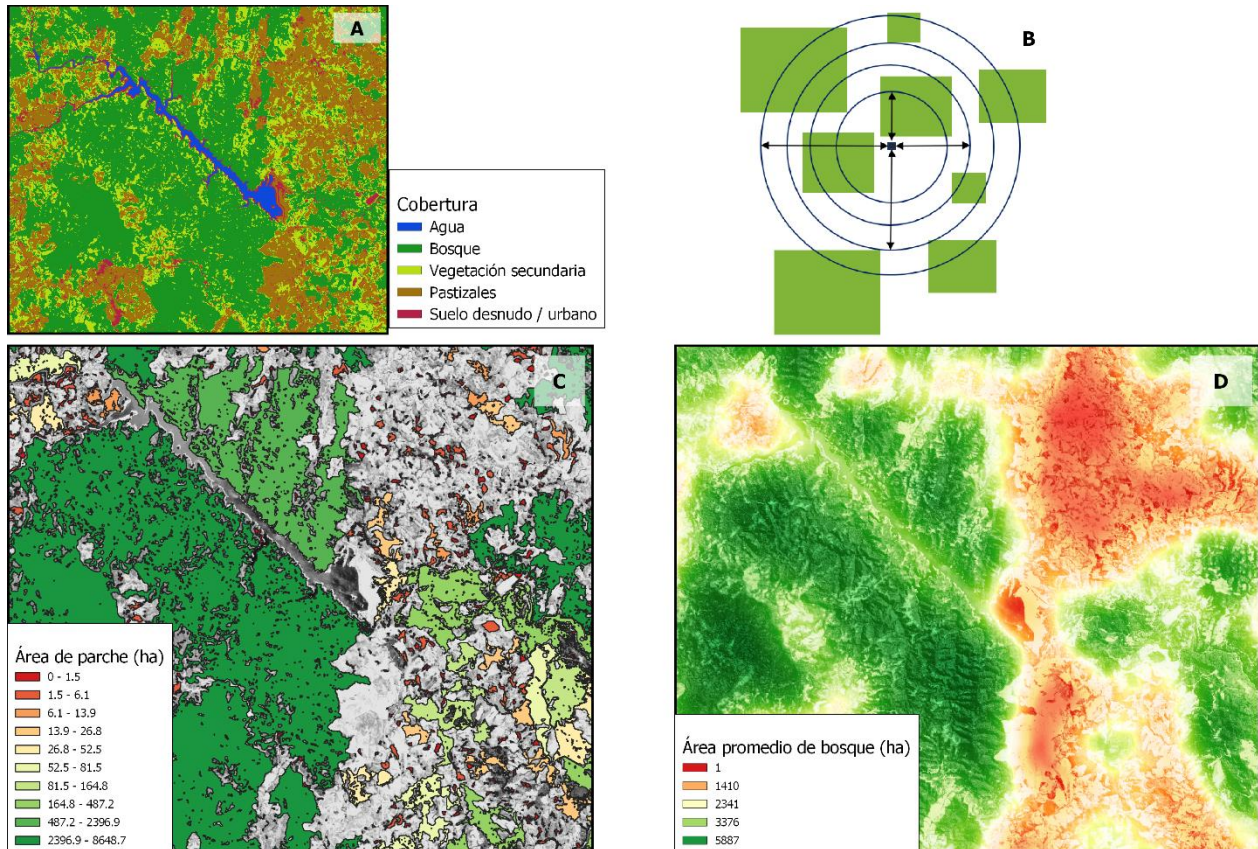


Figura 3. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de parche. A: cobertura del suelo, B: esquema general del cálculo de métricas de paisaje utilizando ventanas circulares de radio variable, C: ejemplo de métrica paisaje (área de parche) calculada para cada parche individual, y D: métrica de paisaje expresada como propiedad de gradiente, utilizando ventanas circulares de radio variable (área promedio de bosque – ca).

Índices espectrales polares principales (PPSi)

Se obtuvieron los índices de verdor (PPSG), brillo espectral (PPSB) y humedad (PPSW) a partir de la transformación polar de las bandas espectrales del mosaico Sentinel 2 para la región de estudio, adaptando la metodología desarrollada por (Moffiet et al., 2010b) para escenas del sensor ETM+ y TM de la misión Landsat. Esta transformación partió de un análisis de componentes principales utilizando la matriz de correlaciones de las reflectancias de nueve bandas espectrales contenidas en la imagen mosaico Sentinel 2 (*i.e.*, B2–B8, B11 y B12). Con los dos primeros componentes principales se construyó un gráfico de dispersión de puntos donde se mapeó la distribución de los píxeles clasificados en cada cobertura vegetal (Figura 4). Así, en la parte inferior de la nube de puntos se ubicaron los píxeles asociados a la cobertura de bosque y la parte superior se ubicaron los píxeles clasificados como suelo desnudo o urbanizado, evidenciando un gradiente de vegetación en el espacio cartesiano formado por los

componentes principales. Los bordes superior e inferior representan los límites espectrales de la cobertura del suelo y proyectan dos líneas imaginarias oblicuas que convergen en un punto de brillo espectral cero (*i.e.*, reflectancia cero), llamado foco espectral aparente y determinado visualmente con coordenadas SF_1 : -6000 y SF_2 : 500 para este caso (Figura 4 A).

La determinación del foco espectral aparente provee nuevos ejes de variación (Moffiet et al., 2010b), donde la distancia angular entre las dos líneas que determinan los extremos máximo y mínimo de la nube de puntos representa la variación en vegetación que existe entre las coberturas (PPSG), y la distancia radial entre el foco espectral y el valor máximo en el primer componente principal representa la variación en el nivel de brillo de la imagen (PPSB). Al proyectar el tercer componente principal, el ángulo de elevación medido a partir del mismo foco espectral aparente, obtenido en el plano formado por el brillo y vegetación, representa la variación en humedad o presencia de cuerpos de agua (PPSW). Estos ejes de variación de vegetación (PPSG), brillo espectral (PPSB) y humedad (PPSW) se calcularon entonces como:

$$PPSG = \tan^{-1}((PC_2 - SF_2)/(PC_1 - SF_1))$$

$$PPSB = \sqrt{(PC_1 - SF_1)^2 + (PC_2 - SF_2)^2}$$

$$PPSW = \tan^{-1}(PC_3/(PPSB))$$

donde, PC_1 , PC_2 y PC_3 son los primeros tres componentes principales obtenidos a partir de las nueve bandas espectrales de la escena Sentinel 2, SF_1 y SF_2 corresponden a las coordenadas del foco espectral en el plano formado por el PC_1 y PC_2 (Moffiet et al., 2010b).

Como resultado, el índice PPSG representa la mayor cantidad de variación entre las coberturas vegetales clasificadas para la región de estudio, separando claramente las coberturas de bosque y vegetación secundaria de los pastos y zonas de suelo desnudo o urbanizado (Figura 4 B-D). Para separar las coberturas de bosque y vegetación secundaria es necesario utilizar el índice PPSB en conjunto con el índice de PPSG. De esta manera, sitios o píxeles con similar valor de PPSG presentarán valores altos de PPSB si corresponden a vegetación secundaria y valores bajos de PPSB si corresponden a bosque (Figura 4 B). En general, la combinación de estos tres índices permite caracterizar la cobertura del suelo a través de variables continuas que

representan de forma precisa el gradiente de vegetación presente en una región a partir de información derivada de sensores remotos (Figura 5).

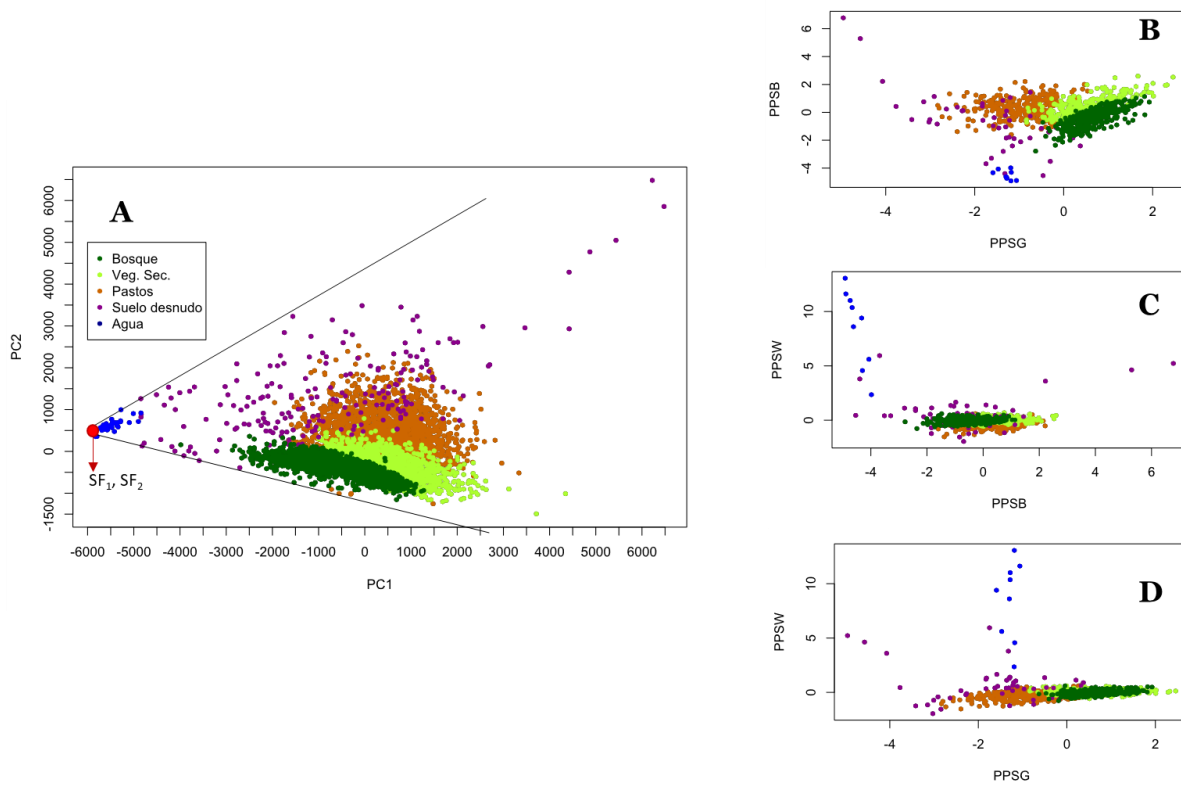


Figura 4. A: Proyección del foco espectral aparente (SF_1 , SF_2) a partir del análisis de componentes principales de las nueve bandas Sentinel 2 (i.e., B2 ~B8, B11 y B12). B, C y D: Comparación entre los índices de Brillo (PPSB), Verdor (PPSG) y Humedad (PPSW). Los valores de PPSG, PPSB y PPSW se encuentran estandarizados.

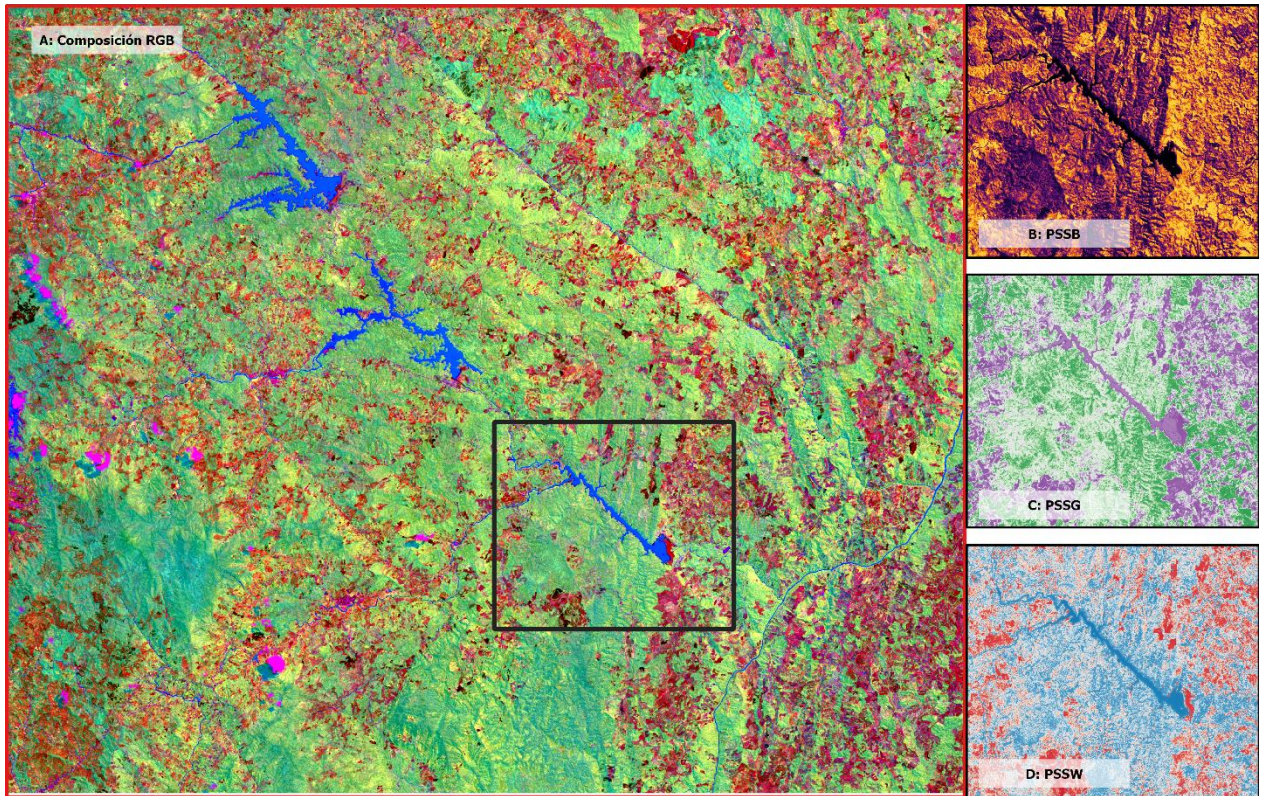


Figura 5. Caracterización de la cobertura del suelo a partir de los índices espectrales polares PPSB, PPSG y PPSW. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: índice PPSB, C: índice PPSG, y D: índice PPSW.

Métricas de superficie

Se calcularon 11 métricas de superficie para cada uno de los puntos de muestreo de aves utilizando como base el mapa obtenido para el índice de verdor PPSG, y el paquete geodiv para R (<https://github.com/bioXgeo/geodiv>) (Material Complementario: MC 2). Las métricas de superficie se calcularon implementando rutinas de ventanas móviles circulares con los mismos radios utilizados para calcular las métricas de parche (i.e., 70, 130, 270 y 8100 metros) para obtener un promedio multi escala por punto de muestreo (Figura 6). Utilizando un análisis de correlaciones se retuvieron cuatro métricas que mostraron menor grado de correlación entre sí (i.e., Pearson $r < 0.6$): rugosidad promedio (sa), asimetría de la superficie (ssk), curtosis de la superficie (sku), y la relación área-superficie (sdr). sa , ssk y sku son métricas de amplitud y cuantifican la variabilidad y distribución estadística en los valores de la superficie (distribución vertical) sin tener en cuenta el arreglo espacial, la ubicación o distribución de los picos y valles que forman los valores de la superficie (distribución horizontal), mientras que sdr es una métrica espacial, es decir tiene en cuenta tanto la distribución vertical como horizontal de los valores de la superficie.

En este caso, sa mide la desviación absoluta de los valores de PPSG con relación a la media, y se puede interpretar como la variación en cobertura vegetal en cada ventana de análisis; valores altos de sa indican alta heterogeneidad en las coberturas vegetales. ssk mide la asimetría y sku mide la curtosis de la distribución de los valores de PPSG, por lo que se interpretan como medidas complementarias de dominancia. Valores altos de ssk indican dominancia de valores altos de verdor (i.e., bosque y/o vegetación secundaria), valores altos de sku se interpretan como alta dominancia en los valores de cobertura vegetal en las ventanas de análisis. La relación área-superficie, sdr , mide la relación entre el área observada de la superficie y el área de una superficie totalmente plana con las mismas dimensiones, por lo que incrementa al aumentar la variabilidad local en las pendientes; sdr es un indicador de la cantidad y magnitud de los contrastes de cobertura.

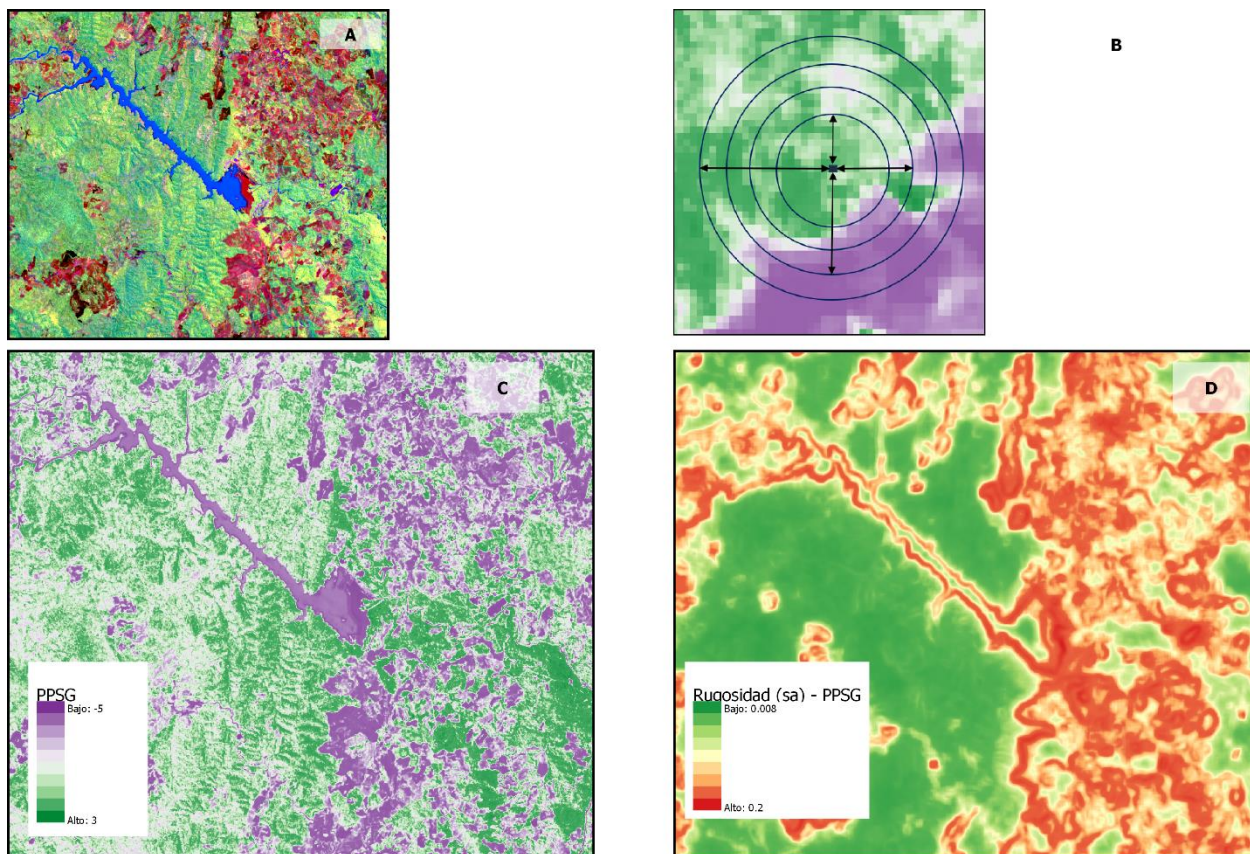


Figura 6. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de superficies. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: esquema general del cálculo de métricas de superficie utilizando ventanas circulares de radio variable, C: índice de verdor (PPSG), y D: índice de rugosidad promedio (sa) de la superficie PPSG.

Modelos de ocupación

Se ajustaron modelos de ocupación dinámica (MacKenzie et al., 2003) para las ocho especies de aves muestreadas, utilizando por separado los dos conjuntos de métricas de paisaje (*i.e.*, basadas en parches y basadas en superficies) como covariables de ocupación (Ψ), y la fecha y la hora del muestreo como covariables de detección (p); no se utilizaron covariables para predecir la colonización (γ) o extinción (ϵ), asumiendo que en este periodo de tiempo (*i.e.*, un año) existe poca variación en las dinámicas que gobiernan la distribución de los individuos de las especies de interés. Los modelos se ajustaron utilizando la función *colext* del paquete *unmarked* para R (Fiske & Chandler, 2011). Así, el modelo global construido con las métricas de paisaje basadas en el modelo de parches contuvo seis covariables de ocupación (*i.e.*, cinco métricas de paisaje más la altitud) y dos covariables para la detección:

$$\Psi [shape+np+clumpy+ca+enn+Altitud] p[fecha+hora] \gamma[.] \epsilon[.]$$

Donde, *shape*: índice de forma, *np*: número de parches, *clumpy*: índice de agrietamiento, *ca*: área total, *enn*: distancia media al vecino más cercano. La *Altitud* se obtuvo a partir de un modelo digital de elevaciones derivado de una imagen del sensor PALSAR (*Phased Array Type L-band Synthetic Aperture Radar*) del satélite Daichi o ALOS (*Advanced Land Observation Satellite*). La *fecha* de muestreo se transformó al formato Juliano utilizando el parámetro *date* para R, y la hora se transformó a cantidad de minutos desde las 05:00 horas. Por otro lado, el modelo global construido con las métricas de superficie contuvo ocho covariables de ocupación y dos de detección:

$$\Psi [PPSB+PPSG+PPSG:PPSB+sa+sku+ssk+sdr+Altitud] p[fecha+hora] \gamma[.] \epsilon[.]$$

donde, *PPSB* y *PPSG* son los índices principales polares de brillo espectral y verdor, *sa*: índice de rugosidad promedio, *sku*: asimetría de la superficie, *ssk*: curtosis de la superficie y *sdr*: relación área-superficie. Es importante notar que los valores de los índices *PPSB* y *PPSG* representan la cobertura en cada píxel, es decir son indicadores locales de cobertura vegetal, mientras que los valores de las métricas de superficie tienen en cuenta los valores de los píxeles en una ventana de análisis determinada, es decir son indicadores relacionados al contexto de sitios cercanos. Todas las variables incluidas fueron estandarizadas previo al ajuste de los modelos.

Utilizando la función *'dredge'* del paquete MuMin y la función *'aictab'* del paquete AICcmodavg para R, se compararon los modelos obtenidos de todas las combinaciones posibles de covariables presentes en cada modelo global, calificándolos de acuerdo con el criterio *quasi-AIC* (QAIC) (Anderson & Burnham, 2002). Para cada especie y conjunto de métricas de paisaje se obtuvo el QAIC calculando el factor de inflación de varianza (\hat{c}) con la función *'mb.gof.test'* del paquete AICcmodavg. Los modelos que mostraron $\Delta\text{QAIC} < 2$ fueron elegidos como los más plausibles dadas las historias de detección obtenidas para cada especie. Seleccionar los mejores modelos a partir del QAIC y el \hat{c} permite considerar la sobredispersión en el cálculo de los errores estándar de los parámetros obtenidos en los modelos, ocasionados por posibles efectos de autocorrelación espacial en los predictores o historias de detección de las especies (MacKenzie et al., 2018). Para cada especie y conjunto de métricas de paisaje, se obtuvieron los coeficientes e intervalos de confianza de las covariables de ocupación (Ψ) y detección (p) que estuvieron presentes en el conjunto de modelos más plausible ($\Delta\text{QAIC} < 2$), utilizando promedio de modelos con la función *'modavg'* del paquete AICcmodavg. Con estos valores se realizaron inferencias sobre la importancia de las covariables y la dirección de las relaciones; se consideró que el coeficiente calculado para cualquier covariable fue significativo cuando los valores del intervalo de confianza no intersecan el cero.

1.2 Resultados

Se obtuvieron 1324 detecciones de las ocho especies de aves seleccionadas durante las 140 horas efectivas de muestreo (i.e., 15 minutos x 70 sitios x 8 repeticiones). *Ortalis columbiana* y *Machaeropterus regulus* fueron las especies con mayor número de detecciones y sitios con mínimo una detección, mientras que *Troglodytes aedon* fue la especie con menor número de detecciones (Tabla 1). El número de detecciones entre años presentó una variación entre 1.5% (*Tyrannus melancholicus*) y 66% (*Saltator maximus*).

Tabla 1. Número de detecciones obtenidas por año y número de sitios de muestreo con al menos una detección para las ocho especies seleccionadas.

Especie	2014	2015	Total	Sitios con detección
<i>Formicarius analis</i>	63	65	128	33
<i>Oncostoma olivaceum</i>	66	91	157	37
<i>Machaeropterus regulus</i>	201	79	280	55
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	41	18	59	26
<i>Ortalis columbiana</i>	178	213	391	46
<i>Saltator maximus</i>	101	34	135	43
<i>Troglodytes aedon</i>	20	23	43	11
<i>Tyrannus melancholicus</i>	65	66	131	37

En total se ajustaron 256 modelos de ocupación dinámica para cada una de las especies de aves, con el conjunto de métricas de parches y 640 modelos con el conjunto de métricas de superficie. Con el conjunto de métricas de parche se seleccionaron entre uno y ocho mejores modelos (i.e., ΔQAIC) por especie (Material complementario: MC 3), y con el conjunto de métricas de superficies se seleccionaron entre tres y siete mejores modelos (Material Complementario: MC 4). Teniendo en cuenta las métricas de parche enfocadas en la cobertura de bosque, solo se obtuvieron coeficientes significativos de las covariables de ocupación (Ψ) para *T. melancholicus*, *O. columbianus* y *Oncostoma olivaceum* (Tabla 2). Para *F. analis*, *M. regulus*, *C. tyrannina* y *S. maximus*, ninguno de los coeficientes calculados a partir del promedio de modelos resultó significativo, y para *T. aedon* el modelo más plausible fue el nulo. De acuerdo con las covariables con efecto significativo, la probabilidad de ocupación para *T. melancholicus* y *O. columbianus* incrementan al aumentar el número de parches de bosque (np) y la altitud (Alt), es decir que estas especies se asocian con las zonas más fragmentadas en el paisaje y responden positivamente al gradiente de altitud. Por su parte, *T. melancholicus* responde positivamente a la distancia media al vecino más cercano (enn), indicando preferencia de uso hacia “hábitats abiertos” (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes de covariables estimados en escala logit para los parámetros de ocupación y detección de cada especie de ave utilizando métricas de paisaje bajo el modelo de parche.

Especie	Parámetro	Covariable	Coefficiente	I.C. inferior	I.C. superior	Preferencia de uso de hábitat inferido
<i>Formicarius analis</i>	Ψ	shape	-0.233	-0.760	0.295	
		clumpy	-0.319	-0.910	0.273	
		ca	0.329	-0.300	0.957	
	p	enn	0.287	-0.285	0.860	
		Alt	-0.241	-0.790	0.309	
		fecha*	0.536	0.222	0.850	
		hora	-0.187	-0.478	0.104	
<i>Oncostoma olivaceum</i>	Ψ	shape	-0.790	-1.590	0.010	Tierras bajas
		enn	-0.203	-0.840	0.433	
		Alt*	-1.088	-1.791	-0.385	
	p	hora	-0.140	-0.398	0.118	
<i>Machaeropterus regulus</i>	Ψ	shape	-0.831	-1.746	0.083	
		np	-0.827	-1.690	0.036	
		Alt	0.484	-0.294	1.262	
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	Ψ	ca	-43.797	-217.118	129.523	
		enn	-67.810	-305.058	169.437	
		Alt	38.851	-108.757	186.459	
	p	fecha*	0.578	0.224	0.932	
hora		-0.254	-0.667	0.159		
<i>Ortalis columbiana</i>	Ψ	shape	-0.308	-1.087	0.472	Zonas de bosque fragmentado en tierras altas
		np*	2.412	0.363	4.460	
		clumpy	0.755	-0.200	1.711	
		enn	0.640	-0.244	1.524	
		Alt*	2.559	1.178	3.940	
	p	fecha*	0.361	0.132	0.590	
<i>Saltator maximus</i>	Ψ	shape	0.916	-0.371	2.204	
		np	1.820	-0.406	4.047	
		clumpy	0.668	-1.122	2.458	
		Alt	2.623	-0.449	5.695	
	p	fecha*	0.317	0.051	0.584	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Ψ	shape	1.211	-0.643	3.065	Zonas de bosque fragmentado y de hábitats abiertos en tierras bajas
		np*	3.294	0.850	5.737	
		enn*	1.286	0.027	2.546	
		Alt*	1.381	0.084	2.679	
		p	fecha*	0.562	0.298	

Los modelos de ocupación dinámica ajustados con las métricas de superficie mostraron un mejor comportamiento que aquellos ajustados con las métricas de parche (Tabla 3). En este caso, se obtuvieron coeficientes significativos para las covariables de ocupación para todas las especies analizadas y todos los modelos obtenidos fueron más plausibles que el modelo nulo. En los modelos obtenidos para seis de las especies de aves estudiadas presentaron coeficientes significativos para las covariables de rugosidad de superficie (*sa*) y/o el índice de verdor (*PPSG*). El índice de brillo espectral (*PPSB*) tiene efectos significativos para dos especies mientras que los índices de curtosis (*sku*), asimetría (*skk*) y relación área-superficie (*sdr*) presentaron efectos significativos solo para una especie cada uno (Tabla 3).

F. analis y *M. regulus* aumentan su probabilidad de ocupación en sitios con bajos valores de rugosidad (*sa*), es decir, se asocian con zonas en las que la variabilidad en la cobertura vegetal es baja; adicionalmente, *M. regulus* responde positivamente al índice de verdor (*PPSG*) y negativamente al índice de brillo espectral (*PPSB*), indicando asociación con cobertura de bosque (Figura 7, Tabla 3). En contraste, *T. aedon* y *T. melancholicus* mostraron más afinidad por las zonas con valores altos de rugosidad (*sa*), es decir, zonas con alta variabilidad en la cobertura vegetal; *T. melancholicus*, además, muestra afinidad por sitios con valores bajos de verdor (*PPSG*), indicando en conjunto preferencia por zonas fragmentadas y dominadas por pastizales (Figura 7, Tabla 3). *O. columbiana* mostró afinidad por sitios con bajo verdor (*PPSG*) y alto brillo espectral (*PPSB*), y *S. maximus* mostró preferencia por sitios con bajo verdor (*PPSG*), es decir zonas asociadas a pastizales y vegetación secundaria (Figura 7, Tabla 3). *O. olivaceum* incrementa su probabilidad de ocupación en zonas con altos valores de curtosis (*sku*) y asimetría (*ssk*), es decir que esta especie es afín a zonas dominadas por valores altos de verdor (*PPSG*). Finalmente, la probabilidad de ocupación de *C. tyrannina* incrementa con bajos valores de relación superficie-área (*sdr*), las cuales representan zonas con bajo contraste entre coberturas vegetales (Figura 7, Tabla 3).

Tabla 3. Coeficientes de covariables estimados en escala logit para los parámetros de ocupación y detección de cada especie de ave utilizando métricas de paisaje bajo el modelo de superficie

Especie	Parámetro	Covariable	Coefficiente	I.C. inferior	I.C. superior	Preferencia de uso de hábitat inferido
<i>Formicarius analis</i>	Ψ	PPSG	-0.410	-1.258	0.438	Zonas con baja variabilidad en la cobertura vegetal
		sa*	-1.223	-2.330	-0.115	
		ssk	-0.524	-1.396	0.347	
		Alt	-0.673	-1.458	0.112	
	ρ	fecha	0.540	0.221	0.860	
hora		-0.182	-0.478	0.114		
<i>Oncostoma olivaceum</i>	Ψ	sku*	2.049	0.465	3.634	Zonas dominadas por cobertura de bosque y/o vegetación secundaria en tierras bajas
		ssk*	1.385	0.197	2.573	
		Alt*	-1.521	-2.498	-0.544	
	ρ	fecha	0.107	-0.130	0.345	
hora		-0.134	-0.360	0.091		
<i>Machaeropterus regulus</i>	Ψ	PPSG*	0.700	0.269	1.669	Zonas con baja variabilidad en la cobertura vegetal y principalmente bosque
		PPSB*	-0.978	-2.151	-0.194	
		sa*	-0.906	-2.054	-0.241	
		sku	0.618	-0.675	1.911	
		Alt	0.573	-0.433	1.578	
	ρ	fecha	0.006	-0.279	0.291	
hora		0.041	-0.241	0.323		
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	Ψ	sa	-0.497	-2.021	1.028	Zonas con bajo contraste en la cobertura vegetal (bosque y vegetación secundaria)
		sdr*	-1.695	-2.967	-0.422	
		Alt	0.832	-0.334	1.998	
	ρ	fecha	0.546	0.238	0.853	
hora		-0.278	-0.624	0.068		

Especie	Parámetro	Covariable	Coefficiente	I.C. inferior	I.C. superior	Preferencia de uso de hábitat inferido
<i>Ortalis columbiana</i>	Ψ	PPSG*	-1.030	-2.281	-0.221	Zonas abiertas con presencia de vegetación secundaria y pastos
		PPSB*	0.812	0.152	1.776	
		sa	0.139	-0.796	1.074	
	ρ	Alt*	1.589	0.710	2.469	
		fecha*	0.366	0.130	0.602	
	hora	-0.045	-0.310	0.220		
<i>Saltator maximus</i>	Ψ	PPSG*	-1.010	-1.989	-0.032	Zonas con vegetación secundaria
		PPSB	0.468	-0.395	1.330	
	ρ	Alt	1.441	-0.114	2.996	
		fecha*	0.298	0.040	0.556	
	hora	-0.153	-0.428	0.123		
<i>Troglodytes aedon</i>	Ψ	PPSB	-0.869	-2.242	0.504	Zonas con alta variabilidad en la cobertura vegetal
		sa*	2.409	0.664	4.155	
	ρ	fecha	0.630	-0.534	1.794	
hora		0.425	-0.386	1.236		
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Ψ	PPSG*	-3.043	-5.367	-0.718	Zonas con vegetación secundaria, pastos y alta variabilidad en la cobertura vegetal
		PPSB	0.959	-1.058	2.976	
		sa*	2.696	0.966	4.426	
		sku	0.812	-0.344	1.968	
	ρ	ssk	-0.228	-1.355	0.899	
		fecha*	0.525	0.269	0.781	
	hora	-0.121	-0.386	0.143		

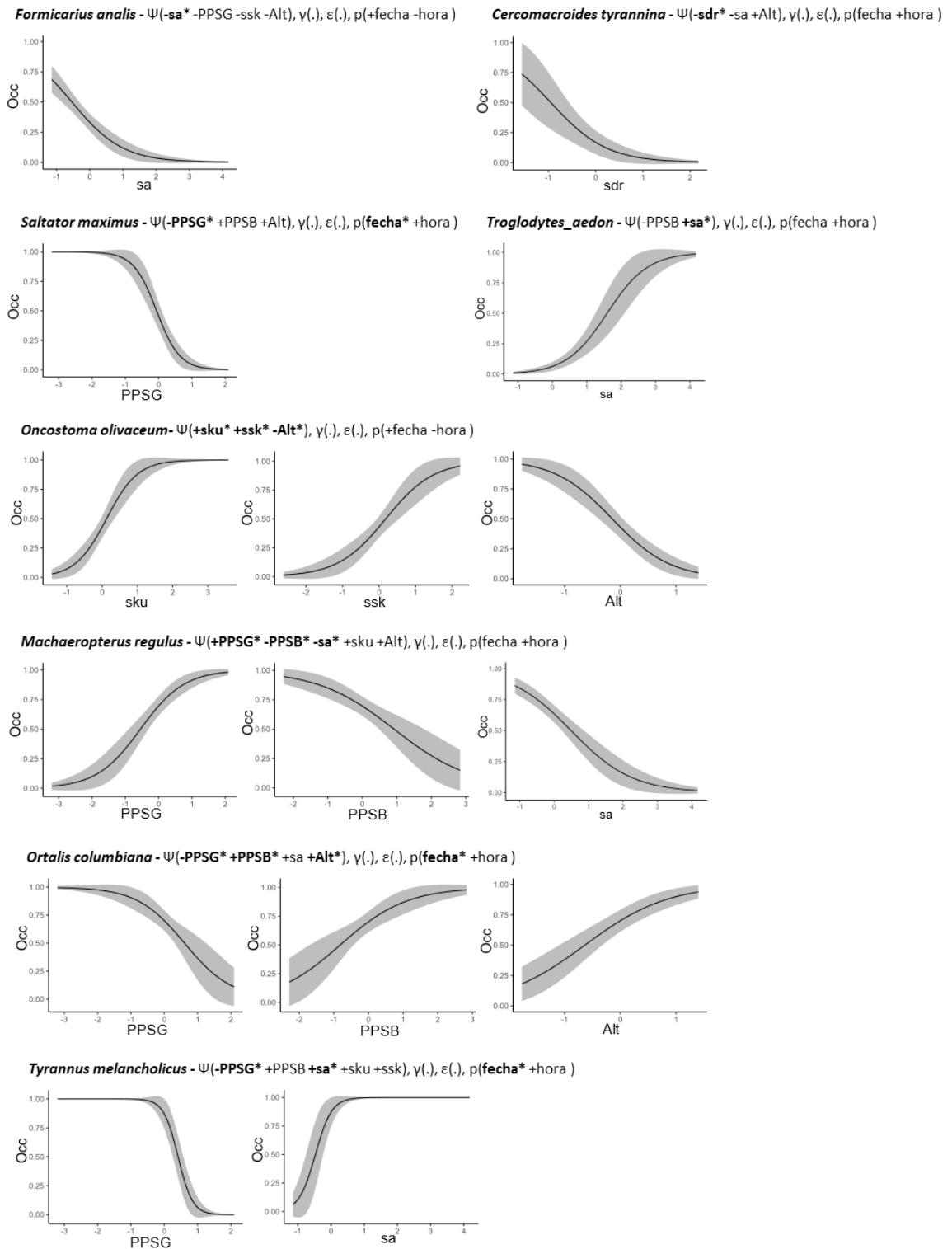


Figura 7. Relaciones estimadas entre el parámetro de ocupación (ψ) y las métricas de superficie de acuerdo con los mejores modelos, donde la línea continua representa la probabilidad promedio y las áreas grises los intervalos de confianza ($\pm 95\%$ CI) obtenidos del promedio de modelos.

1.3 Discusión

Describir el paisaje a partir de los índices espectrales polares principales (PPSi) y las métricas de superficie bajo el modelo de gradientes (M-G), permitió una mejor evaluación de la respuesta en ocupación de las especies de aves seleccionadas a las características del paisaje, facilitó su interpretación en términos de selección o uso de hábitat y la capacidad de detectar diferencias interespecíficas, en comparación con las variables obtenidas bajo el modelo de parche-corredor-mosaico (M-PCM). De las ocho especies de aves evaluadas solo se obtuvo información ecológica relevante para dos de ellas a partir de métricas de parche, mientras que con las métricas de superficie fue posible inferir la respuesta de uso de hábitat para todas las especies. La caracterización del paisaje como un mosaico de unidades discretas, típicamente representando coberturas vegetales, ha sido el principal modelo de análisis utilizado en la ecología del paisaje y, en consecuencia, el principal catalizador de gran cantidad de sus paradigmas y debates más importantes (*e.g.* muchos parches pequeños vs pocos parches grandes, cantidad de hábitat vs fragmentación *per sé*) (Fahrig, 2019; Frazier & Kedron, 2017; Gustafson, 2019). Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que caracterizar el paisaje utilizando el modelo de gradientes resultaría en mejores herramientas para manejar o conservar la biodiversidad a escala de paisaje.

El modelo M-G ha tenido un uso poco extendido dentro de la ecología del paisaje, en comparación con el modelo M-PCM (Fardila et al., 2017), a pesar de que se propuso como una representación más realista de la variación natural del paisaje y más compatible con el tipo de datos y técnicas de análisis estadísticos espacialmente explícitas actuales (Kedron et al., 2018; McGarigal et al., 2009). Como resultado de ello, poco se ha explorado el comportamiento y desempeño de las variables continuas y las métricas de superficie bajo diferentes escenarios analíticos. Los estudios que han comparado explícitamente el desempeño de ambos modelos han concluido, en general, que es necesario adoptar una visión pluralista para analizar los paisajes (Lindenmayer et al., 2007), derivando variables o métricas a partir de diferentes modelos de paisaje, ya que el desempeño de estos depende del comportamiento o uso de hábitat de las especies y las características del paisaje bajo estudio (Bruton et al., 2015; Price et al., 2009; Salgueiro et al., 2018). Por ejemplo, (Salgueiro et al., 2018) encontró que el modelo de gradientes tiene un mejor desempeño describiendo el paisaje para especies de aves especialistas, que pueden ser más sensibles a las pequeñas variaciones en las características del paisaje, y que bajo el modelo de parches no se tienen en cuenta. De forma similar (Price et al., 2009) encontró que, las especies de aves de sabana en Australia que aprovechan diferentes coberturas para forrajeo o anidamiento se ajustan mejor al modelo M-G, mientras que especies que anidan en zonas con vegetación densa exclusivamente se ajustan mejor al modelo M-PCM. Los resultados encontrados aquí controvierten esta visión pluralista, ya que el

modelo M-G describe mejor el paisaje para todas las especies de aves analizadas, aunque estas representan un amplio rango de comportamientos y preferencias de uso de hábitat.

Es posible que el desempeño del modelo de gradientes en las evaluaciones realizadas se restringiera porque las variables escogidas para representar el hábitat (*e.g.*, número de árboles, cobertura de vegetación leñosa, densidad de cobertura vegetal) y las métricas de superficie estimadas (*e.g.*, promedio, rango o coeficiente de variación) no describen adecuadamente los requerimientos de hábitat de todas las especies evaluadas, y no porque el modelo de gradientes sea insuficiente en sí mismo. Para garantizar una adecuada descripción de los hábitats a escala de paisaje, tanto con el modelo de parches como el modelo de gradientes, se requiere obtener una superficie que represente la composición de los hábitats (*e.g.*, coberturas vegetales, NDVI, % cobertura vegetal, PPSi, etc.) y, a partir de esta, estimar métricas que describan su variación vertical y horizontal (*e.g.*, métricas de parche, métricas de superficie) (Frazier & Kedron, 2017; McGarigal & Cushman, 2005). Teniendo en cuenta que tanto las métricas de paisaje derivadas bajo el modelo de parches como las métricas obtenidas con el modelo de gradientes provienen de la misma información base (*i.e.* Sentinel 2) y representan la misma dimensión del paisaje (*i.e.*, cobertura vegetal), resulta muy interesante la diferencia en desempeño de los modelos de ocupación, ajustados con covariables asociadas con uno u otro modelo, y las conclusiones que se pueden obtener de estos. Esto quiere decir que la limitación de las métricas de paisaje basadas en el modelo de parches podría no necesariamente deberse a que la cobertura vegetal sea un mal indicador de las características de hábitat a las que las especies responden, sino a la pérdida de información asociada a la discretización, homogenización y simplificación de esta. En este sentido, el uso de índices principales espectrales polares, como indicador de cobertura vegetal o del suelo, en combinación con las métricas de superficie presentan un gran potencial para mejorar el entendimiento de los patrones y procesos que son causa y consecuencia de la biodiversidad a escala de paisaje.

Los índices espectrales polares principales (PPSi) presentan dos grandes ventajas respecto a otras formas de describir la cobertura vegetal en formato continuo mucho más populares en ecología del paisaje, como el porcentaje de cobertura de árboles o el índice diferencial de vegetación normalizado (NDVI) (Moffiet et al., 2010b). Primero, desde el punto de vista de la información, los índices PPSi tienen un mayor rango dinámico que otros índices espectrales, es decir, son más sensibles a las pequeñas diferencias en la composición de la cobertura vegetal entre los sitios, incluso entre aquellos clasificados con igual cobertura en el modelo de parches (Moffiet et al., 2010b; Ramdani et al., 2019). Segundo, particularmente el índice de verdor (PPSG) cuantifica

directamente aspectos asociados a la vegetación y permite diferenciar tipos de coberturas, posibilitando interpretar las métricas de superficie en términos de variabilidad, dominancia o contraste en los tipos de cobertura vegetal. Este último punto es especialmente importante si se tiene en cuenta que una de las limitantes más grandes para la popularización del modelo M-G ha sido lo poco intuitivas que resultan las métricas de superficie, en comparación con las métricas de parches, ya que muchas de estas se originaron para evaluar superficies manufacturadas con un enfoque de control de calidad en el ámbito industrial (Abbot & Firestone, 1933; Kedron et al., 2018; McGarigal et al., 2009). De acuerdo con (Kedron et al., 2018), no existen análogos reales entre las métricas de superficie y las métricas de parche, por lo que el enfoque debería direccionarse en conceptualizar las métricas de superficie y no usarlas como indicadores de métricas de parches. Entonces, usar métricas de superficie para describir la variación vertical y horizontal de los índices PPSi en el contexto de la ecología del paisaje, puede ayudar a entender y comunicar los resultados obtenidos utilizando terminología, ideas y conceptos más familiares para la mayoría de los investigadores que utilizan actualmente el modelo de parches y mapas discretos de cobertura vegetal.

El tipo de cobertura vegetal y su variación en el paisaje se ha relacionado con aspectos de la ecología de las aves como la alimentación, la capacidad de dispersión, el comportamiento, la reproducción y la probabilidad de depredación (Barlow et al., 2007b; Bélisle et al., 2001; Carrara et al., 2015b; Geoffroy et al., 2019b; Kennedy et al., 2010b; Neuschulz et al., 2013b; Walter et al., 2017b), por lo que, la respuesta de las especies evaluadas a los índices PPSi y las métricas de superficie basadas en el índice de verdor (PPSG) se pueden interpretar en términos de requerimientos de hábitat. Adicionalmente, incluir los valores puntuales de verdor (PPSG) o brillo (PPSB) y las métricas de superficie en los modelos puede ayudar a estimar si las especies responden a la presencia de un tipo de cobertura en un sitio y, además, si dependen de la cobertura existente en los sitios aledaños (*i.e.*, paisaje local). En el paisaje bajo estudio, las especies de aves con afinidad al bosque respondieron principalmente a las métricas de superficie, es decir, que la ocupación de estas especies en un determinado lugar depende tanto de la cobertura vegetal del sitio, así como de la cobertura que los rodea en el paisaje local. En general, estas especies respondieron negativamente al aumento en variabilidad en cobertura (*i.e.*, rugosidad de superficie [sa]), prefiriendo zonas dominadas con altos valores de verdor (*i.e.*, altos valores de curtosis [sku] y asimetría [skk], y bajos valores de relación superficie – área [sdr]). Esto indica que las especies de bosque son sensibles a cambios sutiles de cobertura vegetal, que no son cuantificados bajo el modelo de parche, y que pueden estar relacionados con bajas tolerancias a condiciones del hábitat modificadas por efectos de degradación de hábitat o efectos de borde, es decir, menor amplitud de nicho en relación con las dimensiones representadas en las coberturas vegetales. También puede estar

relacionado con una baja capacidad de movimiento o dispersión, impidiendo la búsqueda y consecución de recursos en ambientes variables. Por ejemplo, *F. analis* y *C. tyrannina* son observados comúnmente caminando sobre el suelo, realizando movimientos cortos y rápidos y con comportamientos elusivos y ocasionalmente siguiendo marchas de hormigas. Por el contrario, las especies de aves asociadas a hábitats abiertos respondieron positivamente a la presencia de pastos, pastos arbolados y/o vegetación en estados tempranos de sucesión (i.e., bajos valores de verdor [PPSG] y altos valores de brillo [PPSB]), y/o altos valores de variabilidad en el tipo de cobertura (*sa*). Estas especies presentan comportamientos más conspicuos, aprovechando las copas de los árboles e incluso estructuras artificiales como cercas, cableado o postes para desplazarse o forrajear. Adicionalmente, algunas de estas especies son avistadas comúnmente en zonas periurbanas y urbanas.

Aunque, de manera general, estas especies se podrían clasificar como afines a bosque, sensibles a la variabilidad de la cobertura vegetal, y afines a hábitats abiertos, con preferencias hacia áreas con poca vegetación arbolada, el modelo de gradientes permitió detectar diferencias interespecíficas importantes para el entendimiento de su ecología y conservación. Por ejemplo, la probabilidad de ocupación de *O. olivaceum* se relaciona positivamente con las medidas de curtosis y asimetría, es decir que prefiere sitios dominados por valores altos de verdor (i.e., bosque), mientras que *C. tyrannina* se asocia con bajos valores de relación superficie – área (*sdr*), indicando preferencia por zonas con bajo contraste en la cobertura vegetal; en otras palabras, esta especie evita los cambios abruptos en cobertura vegetal o zonas de borde. Detectar este tipo de diferencias puede significar un progreso en la capacidad de proponer medidas de conservación específicas para una especie particular, o entender patrones de coocurrencia entre especies más allá de la afinidad por una cobertura particular (Abdel Moniem & Holland, 2013). Teniendo en cuenta que el análisis realizado parte de información base a una resolución de 10 metros de tamaño de píxel (i.e., Sentinel 2) y que las métricas de superficie se obtuvieron a partir de ventanas móviles circulares de tamaño variable (i.e., 70, 130, 270, 810 metros), las acciones de conservación para las especies sensibles a la variación de la cobertura vegetal se deberían dirigir a conservar y conectar grandes porciones de bosque continuo. Por otro lado, las acciones de conservación para especies asociadas a pastos arbolados o vegetación secundaria se pueden dirigir a establecer cercas vivas o mantener pequeños parches de hábitat configurados como archipiélagos (i.e., *steeping stones*), dado su comportamiento y capacidad de movimiento.

El modelo de gradientes mostró ser un enfoque más efectivo para la descripción o evaluación de la respuesta de las especies a las características del paisaje, independiente de las particularidades de las especies evaluadas en términos de

preferencias ecológicas y comportamientos. Esto contradice la visión pluralista adoptada por algunos autores con anterioridad al evaluar el desempeño de los diferentes modelos de paisaje (Lindenmayer et al., 2007; Price et al., 2009). Utilizar superficies ecológicamente relevantes para las especies en combinación con diferentes métricas que caractericen la variabilidad vertical y horizontal de esta, pueden generar información suficiente para caracterizar la respuesta de las especies ecológicamente diversas. Por lo tanto, se deben realizar esfuerzos en la obtención de variables continuas informativas ecológicamente y caracterizar el comportamiento de las métricas de superficie, en lugar de combinar métricas de diferentes modelos de paisaje. En este sentido, los índices espectrales polares principales (PPSi) pueden ser de gran utilidad como punto de partida para el avance en la caracterización de la cobertura del suelo, aprovechando la gran cantidad de información proveniente de los sensores remotos, y ayudando a popularizar el modelo de gradientes, al permitir su interpretación en los términos y conceptos tradicionales asociadas al modelo de parches y el uso de coberturas vegetales.

1.4 Material complementario

MC.4. Escenas satelitales Sentinel 2 empleadas para en este estudio para realizar la clasificación de coberturas y obtener los índices espectrales principales polares (PPSi).

MC 1. Escenas satelitales Sentinel 2 empleadas para en este estudio para realizar la clasificación de coberturas y obtener los índices espectrales principales polares (PPSi).

Satélite	Referencia	Resolución espacial original(metros)	Año Escena
Sentinel 2A - 2B	S2A_MSIL1C__20160628T153112_N0204_R025_T18NWN_20160628T153114	10 - 20 - 60	2016
	S2A_MSIL1C__20160708T152642_N0204_R025_T18NWM_20160708T153015		2016
	S2A_MSIL1C__20160728T152642_N0204_R025_T18NVM_20160728T153016		2016
	S2A_MSIL1C__20160728T152642_N0204_R025_T18NVN_20160728T153016		2016
	S2A_MSIL1C__20160728T152642_N0204_R025_T18NWN_20160728T153016		2016
	S2A_MSIL2A__20170901T152641_N0205_R025_T18NVM_20170901T152638		2017
	S2A_MSIL2A__20170901T152641_N0205_R025_T18NVN_20170901T152638		2017
	S2A_MSIL2A__20171220T153111_N0206_R025_T18NVM_20171220T170223		2017
	S2A_MSIL2A__20171220T153111_N0206_R025_T18NVN_20171220T170223		2017
	S2B_MSIL2A__20171215T152629_N0206_R025_T18NVM_20171215T201906		2017
	S2B_MSIL2A__20171218T153609_N0206_R068_T18NVM_20171218T172042		2017
	S2B_MSIL2A__20180107T153609_N0206_R068_T18NVN_20180107T185252		2018

MC.5. Métricas de parche y superficie obtenidas para cada punto de muestreo de aves.

MC 2. Métricas de parche y superficie obtenidas para cada punto de muestreo de aves.

* Métricas retenidas para los análisis de ocupación dinámica.

Modelo de paisaje	Nombre	Abreviatura	Tipo de métrica
Parche	Índice de agregación	<i>ai</i>	Agregación
Parche	Índice de cohesión de parches	<i>cohesion</i>	Agregación
Parche	índice de división del paisaje	<i>division</i>	Agregación
Parche	Distancia media al vecino más cercano	<i>enn*</i>	Agregación
Parche	Índice de forma de paisaje	<i>lsi</i>	Agregación
Parche	Tamaño de malla efectivo	<i>mesh</i>	Agregación
Parche	Índice de forma de paisaje normalizado	<i>nlsi</i>	Agregación
Parche	Número de parches	<i>np*</i>	Agregación
Parche	Densidad de parches	<i>pd</i>	Agregación
Parche	Porcentaje de adyacencias similares	<i>pladj</i>	Agregación
Parche	Índice de división	<i>split</i>	Agregación
Parche	Índice de agrietamiento	<i>clumpy*</i>	Agregación
Parche	Densidad de borde	<i>ed</i>	Area/borde
Parche	Radio de giro	<i>gyrate</i>	Area/borde
Parche	Índice de parche más ande	<i>lpi</i>	Area/borde
Parche		<i>pland</i>	Area/borde
Parche	Borde total	<i>te</i>	Area/borde
Parche	Promedio área de parche	<i>area</i>	Area/borde
Parche	Área total	<i>ca*</i>	Area/borde
Parche	Promedio de círculo circunscripto	<i>circle</i>	Forma
Parche	Índice de contigüidad	<i>contig</i>	Forma
Parche	Índice de dimensión fractal	<i>frac</i>	Forma
Parche	Relación perímetro - área	<i>para</i>	Forma
Parche	Índice de forma medio	<i>shape*</i>	Forma
Superficie	Rugosidad promedio	<i>sa*</i>	Amplitud
Superficie	Altura de 10 puntos	<i>s10z</i>	Amplitud
Superficie	Asimetría de la superficie	<i>ssk*</i>	Amplitud
Superficie	Curtosis de la superficie	<i>sku*</i>	Amplitud
Superficie	Índice de área de soporte	<i>sbi</i>	Amplitud
Superficie	Relación área-superficie	<i>sdr*</i>	Espacial
Superficie	Índice de dirección de textura	<i>stdi</i>	Espacial
Superficie	Relación de aspecto de textura	<i>stxr</i>	Espacial
Superficie	Ancho de banda radial dominante	<i>srw</i>	Espacial
Superficie	Índice de ancho de banda radial	<i>srwi</i>	Espacial
Superficie	promedio de ancho de banda medio	<i>shw</i>	Espacial

MC.6. Modelos de ocupación para las ocho especies de aves utilizando métricas de paisaje basadas en parche como determinantes de la ocupación.

MC 3. Modelos de ocupación para las ocho especies de aves utilizando métricas de paisaje basadas en parche como determinantes de la ocupación.

Especie	Mejores modelos (Δ QAIC < 2)	K	QAICc	Δ QAICc	Cum.Wt	c-hat
<i>Formicarius analis</i>	$\Psi(\cdot), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	6	321.22	0.00	0.09	
	$\Psi(\cdot), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day} + \text{Hora})$	7	322.69	1.47	0.14	
	$\Psi(-\text{clumpy}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	322.78	1.56	0.18	
	$\Psi(\text{ca}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	322.79	1.57	0.22	1.38
	$\Psi(-\text{Alt}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	323.07	1.85	0.26	
	$\Psi(\text{enn}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	323.17	1.95	0.29	
	$\Psi(-\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	323.18	1.96	0.33	
<i>Oncostoma olivaceum</i>	$\Psi(-\text{Alt}^* -\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	7	457.02	0.00	0.13	
	$\Psi(-\text{Alt}^* -\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Hora})$	8	458.25	1.23	0.20	1.05
	$\Psi(-\text{Alt}^* -\text{enn} -\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	8	459.02	2.00	0.25	
<i>Machaeropterus regulus</i>	$\Psi(-\text{np}^* -\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	7	300.38	0.00	0.06	
	$\Psi(-\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	6	301.39	1.01	0.10	2.2
	$\Psi(\text{Alt} -\text{np}^* -\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	8	302.19	1.81	0.13	
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	$\Psi(\text{Alt} -\text{ca} -\text{enn}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	206.69	0.00	0.13	
	$\Psi(\text{Alt} -\text{ca} -\text{enn} -\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	10	207.37	0.68	0.23	1.45
	$\Psi(\text{Alt} -\text{ca} -\text{enn}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day} + \text{Hora})$	10	208.52	1.83	0.28	
<i>Ortalis columbiana</i>	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	8	422.23	0.00	0.13	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{clumpy} +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	422.96	0.73	0.22	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{enn} +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	423.31	1.08	0.30	1.33
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^* -\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	424.05	1.82	0.35	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{clumpy} +\text{enn} +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	10	424.18	1.95	0.40	
<i>Saltator maximus</i>	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	8	290.32	0.00	0.06	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^* +\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	290.58	0.27	0.11	
	$\Psi(\text{Alt}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	7	291.33	1.01	0.15	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	7	291.58	1.26	0.18	1.72
	$\Psi(\text{Alt}^* -\text{ca}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	8	291.77	1.45	0.21	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	8	291.82	1.50	0.24	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{np}^* +\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	8	291.99	1.68	0.26	
	$\Psi(\text{Alt}^* +\text{clumpy} +\text{np} +\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	10	292.15	1.83	0.29	
<i>Troglodytes aedon</i>	$\Psi(\cdot), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\cdot)$	7	164.45	0.00	0.03	1.09
<i>Tyrannus melancholicus</i>	$\Psi(\text{Alt} +\text{enn}^* +\text{np}^* +\text{shape}^*), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	10	371.13	0.00	0.17	1.18
	$\Psi(\text{enn}^* +\text{np}^* +\text{shape}), \gamma(\cdot), \epsilon(\cdot), p(\text{Day})$	9	372.46	1.33	0.25	

MC.7. Modelos de ocupación para las ocho especies de aves utilizando métricas de paisaje basadas en parche como determinantes de la ocupación.

MC 4. Modelos de ocupación para las ocho especies de aves utilizando métricas de paisaje basadas en parche como determinantes de la ocupación

Especie	Mejores modelos ($\Delta QAICc < 2$)	K	QAICc	$\Delta QAICc$	Cum.Wt	c-hat
<i>Formicarius analis</i>	$\Psi(-Alt -sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	306.91	0.00	0.05	1.43
	$\Psi(-sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	307.23	0.31	0.10	
	$\Psi(-Alt^* -PPSG -sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	308.16	1.25	0.13	
	$\Psi(-sa^* -ssk), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	308.25	1.33	0.16	
	$\Psi(-Alt -sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day} + \text{Hora})$	9	308.65	1.73	0.18	
	$\Psi(-sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day} + \text{Hora})$	8	308.75	1.84	0.20	
	$\Psi(-Alt -sa^* -ssk), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	308.90	1.99	0.22	
<i>Oncostoma olivaceum</i>	$\Psi(-Alt^* +sku^* +ssk^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	8	466.59	0.00	0.14	1.01
	$\Psi(-Alt^* +sku^* +ssk^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Hora})$	9	468.09	1.51	0.20	
	$\Psi(-Alt^* +sku^* +ssk^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	468.50	1.92	0.26	
<i>Machaeropterus regulus</i>	$\Psi(-sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	6	297.31	0.00	0.04	2.22
	$\Psi(-PPSB^* + sku), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	7	299.22	1.91	0.16	
	$\Psi(-PPSB^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	6	297.74	0.43	0.07	
	$\Psi(-PPSB^* +PPSG), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	7	298.26	0.95	0.10	
	$\Psi(-PPSB -sa), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	7	298.86	1.55	0.11	
	$\Psi(Alt -PPSB^* +PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	8	299.06	1.75	0.13	
	$\Psi(PPSG -sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	7	299.19	1.88	0.15	
<i>Cercomacroides tyrannina</i>	$\Psi(-sdr^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	6	288.09	0.00	0.08	1.00
	$\Psi(-sdr^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day} + \text{Hora})$	7	288.87	0.79	0.13	
	$\Psi(Alt -sdr^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	289.61	1.52	0.17	
	$\Psi(-sa -sdr^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	290.00	1.91	0.20	
<i>Ortalis columbiana</i>	$\Psi(Alt^* +PPSB^* -PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	412.87	0.00	0.07	1.38
	$\Psi(Alt^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	413.15	0.28	0.13	
	$\Psi(Alt^* +PPSB^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	413.66	0.79	0.17	
	$\Psi(Alt^* -PPSG), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	413.79	0.92	0.22	
	$\Psi(Alt^* +sa), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	414.62	1.75	0.25	
<i>Saltator maximus</i>	$\Psi(PPSB -PPSG^* +PPSB:PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	379.58	0.00	0.05	1.30
	$\Psi(PPSB -PPSG^* +PPSB:PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	8	380.07	0.49	0.08	
	$\Psi(Alt^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	380.34	0.76	0.11	
	$\Psi(Alt +PPSB -PPSG^* +PPSB:PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	10	381.20	1.62	0.13	
	$\Psi(PPSB -PPSG^* +PPSB:PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Hora})$	9	381.38	1.80	0.15	
<i>Troglodytes aedon</i>	$\Psi(-PPSG^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	381.51	1.93	0.17	3.18
	$\Psi(sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	6	60.94	0.00	0.07	
	$\Psi(sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Hora})$	7	62.62	1.68	0.10	
	$\Psi(sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	7	62.75	1.80	0.13	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	$\Psi(PPSB +sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(.)$	7	62.85	1.91	0.15	1.14
	$\Psi(-PPSG^* +sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	8	376.20	0.00	0.14	
	$\Psi(-PPSG^* +sa^* +sku), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	377.03	0.83	0.23	
	$\Psi(PPSB -PPSG^* +sa^*), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	378.05	1.85	0.28	
	$\Psi(-PPSG^* +sa^* +ssk), \gamma(.), \epsilon(.), p(\text{Day})$	9	378.19	1.99	0.33	

2. Influencia de la cantidad de hábitat sobre la diversidad y estructura funcional y filogenética de ensamblajes de aves en un paisaje andino fragmentado

Las actividades antrópicas a nivel global causan pérdida, degradación y fragmentación de los hábitats naturales, ocasionando la transformación de los paisajes naturales en mosaicos remanentes de hábitats aislados y embebidos en matrices de hábitats modificados (Fahrig, 2003; Haddad et al., 2015; Tscharrntke et al., 2012). Esta transformación, el cambio climático global y su interacción, han sido identificados como las principales causas de pérdida de diversidad, alteración de la composición de las comunidades y, en consecuencia, la erosión en la oferta de servicios ecosistémicos (Haddad et al., 2015). Por tal razón, entender los mecanismos que determinan la respuesta de la biodiversidad a la transformación del paisaje ha sido un eje central de investigación en ecología y en ciencias de la conservación (Fahrig, 2019). En este contexto, la hipótesis de la cantidad de hábitat ha recibido gran atención, y críticas, debido a que desafía la idea tradicional de que solo los parches de hábitat grandes tienen valor para la conservación de la biodiversidad, además de plantear que la fragmentación *per sé* (*i.e.*, subdivisión del hábitat original independiente de la disminución en área) no tiene influencia alguna sobre la riqueza de especies (Fahrig, 2013; Fahrig et al., 2019; Fletcher et al., 2018; Haddad et al., 2017).

A pesar de las críticas, cada vez son más los estudios que demuestran que la riqueza de especies de una localidad depende principalmente del área del parche de hábitat donde se encuentra la comunidad local, así como del área de los parches que lo rodean (Martin, 2018; Watling et al., 2020). El planteamiento de la hipótesis de la cantidad de hábitat y la mayor parte de los estudios que la han evaluado se ha centrado en la densidad o riqueza de especies (Fletcher et al., 2018; Martin, 2018; Watling et al., 2020), por lo que persiste la pregunta sobre el efecto que tiene la cantidad de hábitat sobre otras dimensiones de la diversidad. Esta pregunta es importante, ya que la diversidad y estructura filogenética y funcional representan facetas de la diversidad de las comunidades biológicas con alto valor potencial, para la conformación de estrategias

de conservación que no están completamente representadas en la riqueza de especies (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Cisneros et al., 2015; Dreiss et al., 2015; Redding & Mooers, 2006).

La transformación, degradación y/o fragmentación de los paisajes no solo afecta la riqueza de especies o la diversidad taxonómica, también puede afectar otras dimensiones de las comunidades como la diversidad y estructura filogenética y funcional, a través de, por ejemplo, la creación de nuevos filtros ambientales que favorezcan ciertos rasgos funcionales necesarios para la sobrevivencia y dispersión de las especies (Bennett et al., 2015; Cisneros et al., 2015; Echeverría-Londoño et al., 2016; Ernst et al., 2006; Flynn et al., 2009). El número de especies por sí solo no es suficiente para caracterizar y entender los patrones y procesos que determinan el origen y mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas y sus servicios (Cisneros et al., 2015; Ernst et al., 2006; Lavorel et al., 2013; N. W. H. H. W. H. Mason et al., 2013); sin embargo, interpretar las relaciones entre diferentes dimensiones de la diversidad puede ser complejo (Flynn et al., 2009; Detecting the Multiple Facets of Biodiversity, 2016; Luck et al., 2013). La diversidad funcional cuantifica la diversidad de rasgos funcionales que ocurren en un ecosistema y representa la diversidad de nichos ecológicos y funciones presentes en él (Colace et al., 2011; Petchey & Gaston, 2002, 2006). Aunque la riqueza de especies y la diversidad funcional se encuentran relacionadas, múltiples procesos como la redundancia funcional, los filtros ambientales, radiaciones adaptativas y los cambios en el paisaje pueden modificar dicha relación (Petchey et al., 2004). Además, algunos grupos funcionales pueden ser más susceptibles a desaparecer bajo ciertas condiciones del paisaje como la fragmentación (Gomez et al., 2020), degradación (Ernst et al., 2006) o uso del suelo (Flynn et al., 2009). Por otro lado, la diversidad filogenética mide la historia evolutiva de una comunidad como la suma de los largos de rama del árbol filogenético que las conecta y permite identificar ensamblajes que comparten mucha o poca de su historia evolutiva (Emerging Patterns in the Comparative Analysis of Phylogenetic Community Structure, 2009; Webb et al., 2002).

En general, los análisis que involucran múltiples dimensiones de la biodiversidad y evalúan su interrelación para definir prioridades de conservación han sido enfocados principalmente a escalas de bioma, país o continente (Devictor et al., 2010; Dreiss et al., 2015; Rapacciolo et al., 2019; Stevens & Gavilanez, 2015; Zupan et al., 2014), ignorando potenciales cambios significativos en la respuesta comunitaria en escalas espacio temporales cortas (Cisneros et al., 2015; Gomez et al., 2020). Las alteraciones en la diversidad y estructura filogenética y funcional implican cambios en las funciones, interacciones, y capacidad de resiliencia de la comunidad a cambios en el ambiente, lo que resalta la necesidad de incorporar estas dimensiones de la diversidad para el diseño y evaluación de las estrategias de conservación de los paisajes teniendo una visión más

integral de los sistemas (Devictor et al., 2010; Detecting the Multiple Facets of Biodiversity, 2016; Zupan et al., 2014).

La hipótesis de la cantidad de hábitat se fundamenta en el efecto del área muestreada ("*sample area effect*") que indica que mayor área de hábitat contiene mayor cantidad de individuos y, dependiendo de la distribución de los individuos, mayor cantidad de especies (Fahrig, 2013; He & Legendre, 2002). De forma similar, se podría esperar que mayor área de hábitat contendrá mayor número de especies y, dependiendo de la redundancia de estas en el espacio funcional o filogenético, acumulará nuevos rasgos funcionales o linajes evolutivos (Helmus & Ives, 2012; Wang et al., 2013). Dependiendo de los mecanismos de ensamble que dominen la comunidad (i.e., filtros de hábitat, limitación en dispersión, etc.), se acumulará más o menos diversidad filogenética o funcional de la esperada por la acumulación de especies al aumentar el área muestreada (Helmus & Ives, 2012; Wang et al., 2013). Si lo anterior es cierto, y las diferentes dimensiones de la diversidad responden a la cantidad de hábitat de forma similar a lo reportado para la riqueza de especies, entonces los planes de conservación enfocados en salvaguardar la mayor cantidad de área de hábitat, independiente del número de parches y su tamaño individual, podrían asegurar el mantenimiento de la mayor parte de la diversidad filogenética y funcional.

Tradicionalmente los estudios sobre la respuesta biológica de individuos, poblaciones y comunidades biológicas a la fragmentación y degradación del paisaje han sido realizados asumiendo el modelo de parche o parche-corredor-mosaico, por lo que las decisiones de conservación son tomadas bajo este mismo modelo de paisaje (Bregman et al., 2014; Fardila et al., 2017; Lausch et al., 2015). En el modelo de parche o parche-corredor-mosaico el paisaje se representa como una superficie categorizada (e.g., bosque, no bosque) en la que la variabilidad al interior de cada categoría se asume como inexistente y los límites entre cada categoría son claramente definidos, lo que supone una sobre simplificación de la naturaleza variable y continua del paisaje (McGarigal et al., 2009). La práctica más común bajo este modelo de paisaje es cuantificar atributos asociados al área, forma o distancia al vecino más cercano utilizando los parches como unidad de muestreo, típicamente enfocados en parches de cobertura de bosque (Fardila et al., 2017; K. McGarigal, 2002). La hipótesis de la cantidad de hábitat representa un avance importante en la cuantificación del área de hábitat porque implica tener en cuenta cada localidad y su entorno inmediato (Fahrig, 2013); bien sea a través de ventanas de análisis de radio variable o funciones de decaimiento ponderadas por la distancia (Miguet et al., 2017). Esto quiere decir que la cantidad de hábitat es un atributo en forma de gradiente obtenido de una representación discreta, por lo que aumenta el nivel de realismo en la cuantificación del paisaje desde el punto de vista de la percepción de los organismos de su entorno (McGarigal & Cushman,

2005). Sin embargo, esto también quiere decir que la cantidad de hábitat, como métrica de paisaje, depende de la eficacia de la superficie discretizada para representar adecuadamente el hábitat de las especies bajo análisis; es decir, por ejemplo, que la cobertura de bosque represente realmente la extensión y límites del hábitat de las especies asociadas al bosque (Fahrig, 2013).

Ya que muchos de los estudios que evalúan los efectos de la fragmentación y degradación del paisaje sobre la biodiversidad para informar estrategias de conservación asumen el modelo de parche-corredor-mosaico, usando la cobertura de bosque como base de análisis, y se enfocan en la riqueza de especies de grandes grupos taxonómicos (i.e. aves, mamíferos, etc), en este estudio se evaluó si la relación entre la cantidad de hábitat y la riqueza de especies puede ser indicadora del efecto la cantidad de hábitat sobre otras dimensiones de diversidad y estructura filogenética y funcional de la biodiversidad, tanto para especies especialistas de hábitat como para especies generalistas. Adicionalmente se exploró cuál es el efecto de la cantidad de hábitat y la fragmentación *per se* sobre la estructura funcional o filogenética de los ensamblajes que se encuentran en paisajes fragmentados (i.e., especies especialistas, generalistas y raras en conjunto). Específicamente, se analizaron los patrones de variación de la diversidad alfa taxonómica, funcional y filogenética de aves en 70 ensamblajes locales en un paisaje andino fragmentado para evaluar la existencia de efectos diferenciales de los cambios en la cantidad de hábitat y la fragmentación *per se*. Teniendo en cuenta el creciente soporte empírico que ha recibido la hipótesis de la cantidad de hábitat (Martin, 2018; Watling et al., 2020) y, la relación de la riqueza de especies con la diversidad funcional y filogenética a través del efecto del área (Helmus & Ives, 2012; Wang et al., 2013), se espera que la cantidad de hábitat tenga un impacto positivo sobre las diferentes dimensiones de la diversidad de las especies especialistas de hábitat (i.e., aves especialistas de bosque y especialistas de hábitats abiertos), mientras que la fragmentación *per se* (i.e., número de parches) tendrá poco o nulo efecto adicional.

2.1 Materiales y métodos

El estudio se realizó en un paisaje altamente fragmentado ubicado en el norte de la Cordillera Central de Colombia (Correa Ayram et al., 2020), que corresponde a las zonas de vida de bosque húmedo premontano (bmh-PM) y bosque húmedo tropical (bh-T), en un gradiente altitudinal que va desde los 400 hasta 1600 m.s.n.m. La precipitación anual de esta zona va desde los 2000 a 4000 mm en promedio y el paisaje se encuentra dominado por bosques primarios y secundarios en diferentes estados de sucesión, con áreas intervenidas, cultivos y espacios naturales (Figura 8).

Los ensambles locales de aves se muestrearon empleando un diseño jerárquico compuesto de 14 transectos de 1.25 km, definiendo cinco puntos de observación separados por 250 metros lineales en promedio en cada transecto, para un total de 70 puntos de observación (Figura 8). El muestreo se realizó durante los meses de junio y julio de los años 2014 y 2015, registrando los especímenes detectados visual o auditivamente durante 15 minutos en un radio máximo de 100 metros. Para cada individuo registrado se estimó la distancia entre su ubicación y el observador con el apoyo de un medidor de distancia laser. Los individuos detectados por fuera del radio de 100 metros no fueron considerados en los análisis subsecuentes. Los muestreos fueron realizados entre las 6:00am y 10:00am, por al menos cuatro investigadores experimentados de forma independiente (en espacio y tiempo), visitando cada sitio durante dos días consecutivos para obtener cuatro réplicas temporales por año. El número de individuos por especie observado durante todo el muestreo se interpretó como indicador de la abundancia relativa de las especies, es decir, se asumió que no existen sesgos asociados a la detección imperfecta.

Las especies de aves detectadas se clasificaron en cuatro categorías de acuerdo con el modelo multinomial desarrollado por (Chazdon et al., 2011). Este modelo tiene en cuenta las abundancias relativas de cada una de las especies (i.e., número de individuos detectados) en dos hábitats diferenciados (i.e. cobertura de bosque y hábitat abierto) y la intensidad del muestreo, para evitar sesgos asociados al tamaño de la muestra y clasificar las especies en especialistas de uno de los dos hábitats evaluados, especies generalistas y especies raras. Esta clasificación se llevó a cabo utilizando la función clamtest de la librería Vegan disponible para el programa R, definiendo el valor umbral de super mayoría (i.e., 2/3 o 0.66) y nivel de significancia de $p=0.001$.

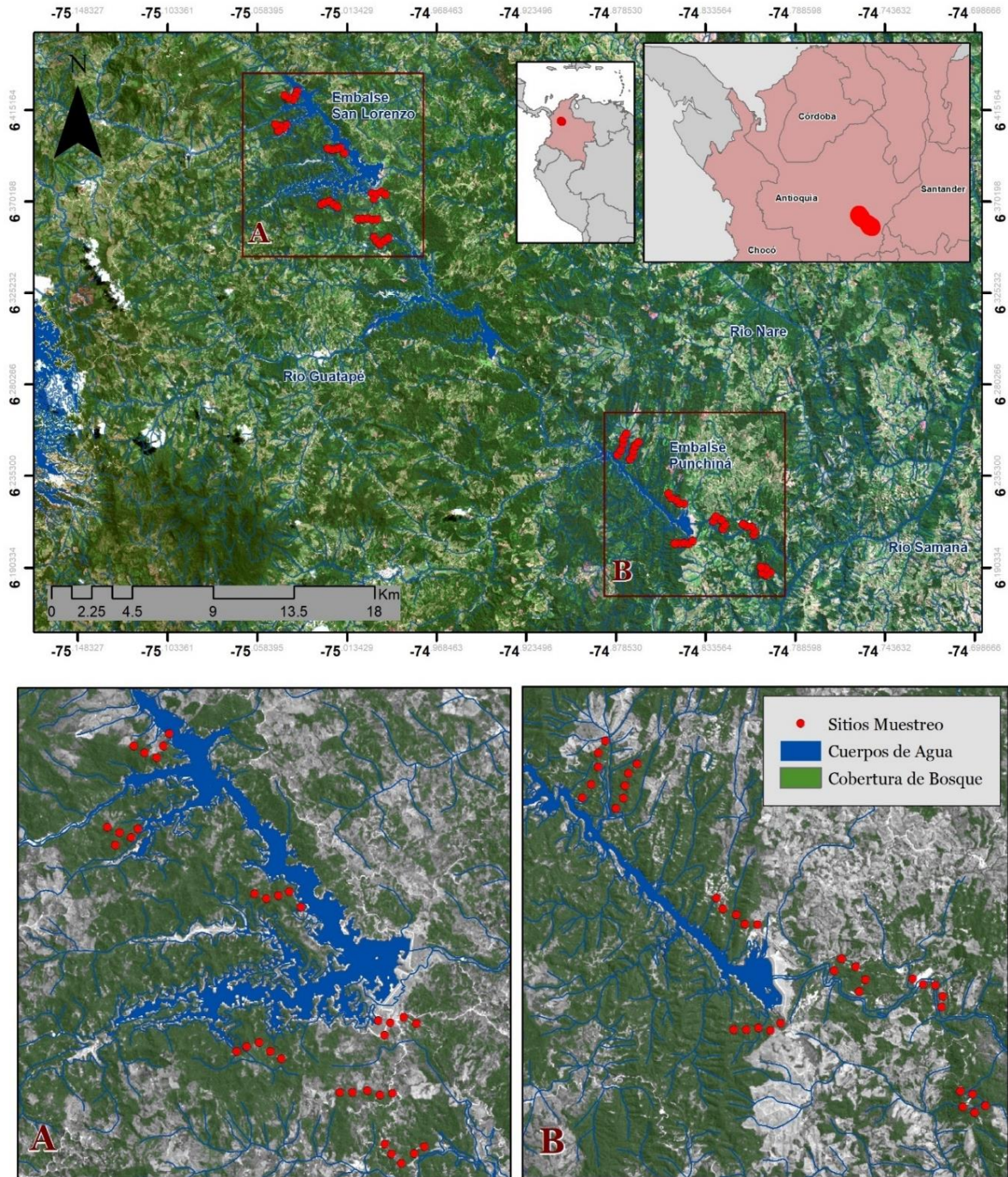


Figura 8. Distribución de los 14 transectos (70 puntos) para el muestreo de aves en el área de estudio, ubicada en la vertiente oriental de la Cordillera Central de Colombia. A: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de San Lorenzo. B: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de Punchiná.

Dimensiones de la diversidad

Utilizando el índice cuadrático de entropía de Rao (Q) se calcularon la diversidad alfa taxonómica (Q_{TD}), filogenética (Q_{PD}) y funcional (Q_{FD}) (Rao, 1982; Ricotta et al., 2016), para todas las especies detectadas y los conjuntos formados por las especies especialistas de bosque y hábitat abierto, especies generalistas y raras por separado. El índice de Rao es una extensión del índice de Simpson que puede incorporar información de disimilitud filogenética o funcional de las especies ponderadas por sus abundancias relativas (Rao, 1982). Utilizar este índice facilita realizar comparaciones adecuadas entre las tres dimensiones de la diversidad en una escala unificada (De Bello et al., 2010). La diversidad taxonómica, Q_{TD} , fue calculada utilizando el número máximo de individuos detectados dentro del muestreo como proxy de la abundancia. La diversidad filogenética, Q_{PD} , fue calculada utilizando un árbol ultramétrico consenso derivado de 1000 distribuciones posteriores de la hipótesis filogenética de (Jetz et al., 2014), que incluyó todas las especies detectadas en el muestreo.

Para la diversidad funcional, Q_{FD} , se calcularon tres espacios funcionales con diferentes combinaciones de los rasgos funcionales de las aves detectadas, obtenidos de la base de datos Elton Traits 1.0, que incluye rasgos funcionales para todas las especies de aves descritas, asociados con patrones de actividad, uso de hábitat, preferencia alimentaria y masa corporal, obtenidos a través de una exhaustiva revisión de literatura (Wilman et al., 2014). El primer espacio funcional ($Q_{FD_{Diet}}$) se construyó teniendo en cuenta los rasgos asociados a la preferencia alimentaria: porcentaje estimado de consumo de alimento asociado a: Invertebrados, Vertebrados (sumando ectotermos y endotermos), Plantas (sumando material vegetal y semillas), Frutas y Néctar. El segundo espacio funcional ($Q_{FD_{ForStrat}}$) tuvo en cuenta los rasgos asociados a la preferencia de uso de estrato arbóreo, medido como el porcentaje estimado de uso de los estratos suelo, sotobosque, estrato medio y copas. Y el tercer espacio funcional ($Q_{FD_{All}}$) tuvo en cuenta todos los rasgos mencionados, adicionando el tamaño corporal, medido en gramos. Todos los rasgos funcionales utilizados presentan fuerte señal filogenética (i.e., relación estadística entre la similitud de los rasgos funcionales en función de la distancia filogenética entre especies) de acuerdo con el estadístico de lambda de pagel ($p < 0.01$), excepto la preferencia de forrajeo en dosel (Pagel, 1999; Revell, 2012) (Material complementario: MC 7).

Estructura de comunidades

La estructura filogenética y funcional de los ensamblajes locales de aves se evaluó únicamente utilizando el conjunto completo de especies detectadas en todo el muestreo. La estructura filogenética se evaluó a partir del índice de variación

filogenética de especies (PSV) y la distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) (Algar et al., 2009; Helmus et al., 2007). PSV mide el grado de relación filogenética entre las especies dentro de un ensamble local al compararlo con un ensamble con el mismo número de especies, pero sin relación alguna entre ellas (filogenia como una peinilla). Este índice toma valores desde uno (1), indicando ninguna relación entre especies (i.e., sobredispersión), hasta cero (0), indicando un alto grado de relacionamiento evolutivo entre especies (i.e., agrupamiento). Para evaluar si el valor obtenido de PSV es significativamente diferente de lo esperado por azar, los valores observados se compararon con valores esperados bajo un modelo nulo que aleatoriza el patrón de co-ocurrencia de las comunidades 9999 veces, usando el algoritmo de intercambio de Gotelli (*Independent Swap Algorithm*; (Gotelli, 2000)). Este algoritmo mantiene la frecuencia de ocurrencia de las especies y la riqueza de especies de cada comunidad, y en general se ha mostrado que tiene un alto poder para detectar patrones no aleatorios de diversidad filogenética (Hardy, 2008). Por su parte, la distancia a la raíz de la filogenia indica el número de nodos que separa cada especie de la base de la filogenia, y la distancia media es el promedio de esta distancia entre las especies de una comunidad (Kerr & Currie, 1999).

La estructura funcional se analizó utilizando un enfoque propuesto recientemente que se fundamenta en la comparación de los valores observados de diversidad funcional estimada con cada uno de los espacios funcionales (Q_{FD_All} , Q_{FD_Diet} y Q_{FD_Fs}), y los valores esperados por dos modelos nulos construidos, diferenciados por las especies que se toman en cuenta. En el primer modelo nulo (Q_{Null_Total}) se aleatorizan los rasgos funcionales sin restricciones o ponderaciones por las abundancias de las especies y se consideran todos los valores observados para cada rasgo funcional en toda la comunidad regional. El segundo modelo ($Q_{Null_Restricted}$) opera de forma similar al modelo nulo anterior, pero aleatorizando solo los valores de los rasgos funcionales observados en cada ensamble local. Con cada modelo nulo se obtuvieron 9999 valores esperados para cada espacio funcional. La dirección y magnitud de la diferencia entre los valores de diversidad funcional observados y esperados se asocian a diferentes procesos de estructuración de comunidades. Dicha diferencia se calcula como el tamaño estándar del efecto (SES_Q):

$$SES_Q = (Q_{obs} - \mu Q_{Null}) / \sigma Q_{Null}$$

Donde, Q_{obs} es la diversidad funcional observada para cada ensamble local y espacio funcional, μQ_{Null} es el promedio, y σQ_{Null} es la desviación estándar de los valores de diversidad funcional obtenidos con los modelos nulos. Valores negativos obtenidos con el modelo nulo incorporando todo el rango de variación de los rasgos (Q_{Null_Total}), se

asocian con la existencia de filtros ambientales (i.e., diversidad funcional más baja de lo esperado por el modelo nulo); mientras que, valores positivos del SES_0 obtenidos con el modelo nulo restrictivo ($Q_{Null_Restricted}$) se asocian a filtros bióticos (i.e., diversidad funcional mayor a lo esperado por el modelo nulo) (Scherrer et al., 2019). La significancia de cada comparación se evaluó a través de una prueba de rangos de Wilcoxon (Scherrer et al., 2019).

Predictores

A partir de 12 escenas del sensor MSI (Multispectral Imager) del satélite de observación terrestre Sentinel 2A-B, correspondientes a los años 2014 y 2015, se realizó una clasificación supervisada de coberturas de suelo, empleando el complemento de código abierto SCP (Semi-Automatic Classification Plugin) para QGIS 3 (Congedo, 2016); identificando cinco coberturas de suelo: bosque, vegetación secundaria, pasto, agua y suelo degradado o urbano. La cobertura de bosque se retuvo mientras que las cuatro restantes se agruparon como “hábitats abiertos” para obtener un mapa binario de cobertura (i.e., bosque – no bosque) (Figura 1). Este mapa es consistente con otras clasificaciones de cobertura vegetal disponibles para la zona con menor resolución espacial (González et al., 2011; Hansen et al., 2013). Con este mapa se calcularon la cantidad de hábitat (HA) y el número de parches (N_p) como indicador de fragmentación de hábitat utilizando rutinas de ventanas móviles con cuatro radios de búsqueda (100, 300, 500 y 1000 metros); ambas métricas se enfocaron en la cobertura de bosque.

También se obtuvieron la altitud (Alt) y la distancia a cuerpos de agua (Wd), debido que el área de estudio comprende un gradiente altitudinal y se encuentra ubicado en la zona de influencia de dos embalses artificiales de tamaño considerable. La altitud se obtuvo directamente de una escena del sensor PALSAR (Phased Array Type L-band Synthetic Aperture Radar) del satélite Daichi o ALOS (Advanced Land Observation Satellite), remuestreada para ajustarla a la resolución del mapa de coberturas. La distancia a cuerpos de agua se calculó como la distancia euclidiana desde cualquier punto del paisaje hacia el embalse o río más cercano que alimenta dicho embalse; de acuerdo con la clasificación de coberturas obtenida (Material complementario: MC 5). Para ambas variables se empleó el centroide del punto de muestreo.

Análisis

Primero se exploró el grado de asociación entre las diferentes dimensiones de la diversidad de los ensamblajes locales de aves para cada uno de los cinco subconjuntos, a partir de un análisis de correlación de Spearman. El valor de significancia de cada una

de estas correlaciones fue obtenido aplicando la corrección de Dutilleul (Dutilleul et al., 1993), la cual estima el número real de grados de libertad de acuerdo con la estructura espacial de los datos (i.e., autocorrelación espacial). Posteriormente, se ajustaron modelos de mínimos cuadrados generalizados (gls), incorporando la estructura espacial de los datos a través de un semivariograma con una función Gaussiana (F. Dormann et al., 2007), para evaluar la relación entre las dimensiones de la diversidad y la estructura de comunidades con los predictores obtenidos, siguiendo un enfoque similar al presentado por (De Camargo et al., 2018). Para ello se construyó un modelo global independiente para cada variable respuesta y conjunto de especies a cada radio de búsqueda (e.g., 100 – 500 m), que incluyó la cantidad de hábitat (HA), el número de parches (Np), un término interactivo entre el número de parches y la cantidad de hábitat (HA:Np) y un término cuadrático para la cantidad de hábitat (HA²), ya que la riqueza, la diversidad funcional y filogenética se relaciona con el área como una función asintótica (De Camargo et al., 2018; Helmus & Ives, 2012; Wang et al., 2013). Adicionalmente, se incluyeron la altitud (Alt) y la distancia a cuerpos de agua (Wd):

$$X_i = c_0 + c_1HA_i + c_2HA_i^2 + c_3Np_i + c_4HA_i:Np_i + Wd + Alt$$

Donde, X_i es cada una de las dimensiones de diversidad y estructura de comunidades obtenidas para el subconjunto i de especies. Todas las variables fueron estandarizadas utilizando la función 'scale', incluida en el paquete base del software R (R Core Team, 2019) antes de ajustar los modelos. A partir de los modelos globales se escogieron los modelos más plausibles para explicar cada una de las variables dependientes (X_i), utilizando un procedimiento de selección paso a paso, en ambas direcciones, implementado en la función 'stepAIC' del paquete MASS en el software R (Venables & Ripley, 2013). La cantidad de variación explicada por los modelos seleccionados fue evaluada calculando el coeficiente de determinación (r^2) de Nagelkerke (Nagelkerke, 1991), utilizando el paquete rcompanion, también para el software R (Mangiafico, 2019). De acuerdo con la hipótesis de la cantidad de hábitat, se espera que los modelos con mejor desempeño incluyan solo la cantidad de hábitat, o que el efecto del número de parches no sea significativo en el caso de que el mejor modelo incluya ambas variables. Por otro lado, de acuerdo con la hipótesis de la fragmentación, se espera que el número de parches tenga un efecto independiente y negativo sobre la diversidad. Finalmente, si el efecto del número de parches depende de la cantidad de hábitat, se espera que los modelos con mejor desempeño incluyan el término interactivo (HA:Np) y su efecto sea significativo.

2.2 Resultados

Se realizaron 6875 detecciones pertenecientes a 229 especies de aves en los 70 puntos de muestreo visitados (rango: 16 – 60 especies por punto de conteo). De estas especies, 21 se clasificaron como especialistas de bosque, 23 como especialistas de hábitats abiertos, 55 como generalistas y 130 como raras, debido a su baja abundancia (Figura 8; Material complementario: MC 6).

Dimensiones de la diversidad

La riqueza de especies (SR) se correlacionó significativamente ($r > 0.7$ y $p < 0.05$) con la diversidad taxonómica (TD) en todos los conjuntos de especies analizados (Tabla 4). En aquellos conjuntos de pocas especies (especialistas de bosque y hábitats abiertos), varios componentes de la diversidad estuvieron correlacionados; mientras que, para conjuntos con mayor número de especies, la correlación entre métricas de diversidad fue menor (Tabla 4).

De acuerdo con los mejores modelos obtenidos (Tabla 5), la cantidad de hábitat (HA) es el principal predictor de la riqueza de especies (SR) y la diversidad taxonómica (TD) de todos los conjuntos de especies de aves analizados, con excepción del conjunto de especies raras, que se relacionaron únicamente con la altitud (Tabla 5). Para las especies especialistas de bosque, la cantidad de hábitat presentó un efecto positivo sobre SR y TD; mientras que, para las especies especialistas de hábitats abiertos como para las especies generalistas, el efecto fue negativo. Teniendo en cuenta que en este estudio la cantidad de hábitat de bosque es inversamente proporcional a la cantidad de hábitat abierto, los modelos obtenidos soportan lo esperado por la hipótesis de la cantidad de hábitat, es decir, la riqueza y diversidad taxonómica incrementan al aumentar la cantidad de hábitat disponible y no presentan relación significativa con el número de parches. La riqueza de especies y diversidad taxonómica de todo el conjunto de aves observado presentó relación negativa con la cantidad de hábitat de bosque (Tabla 5).

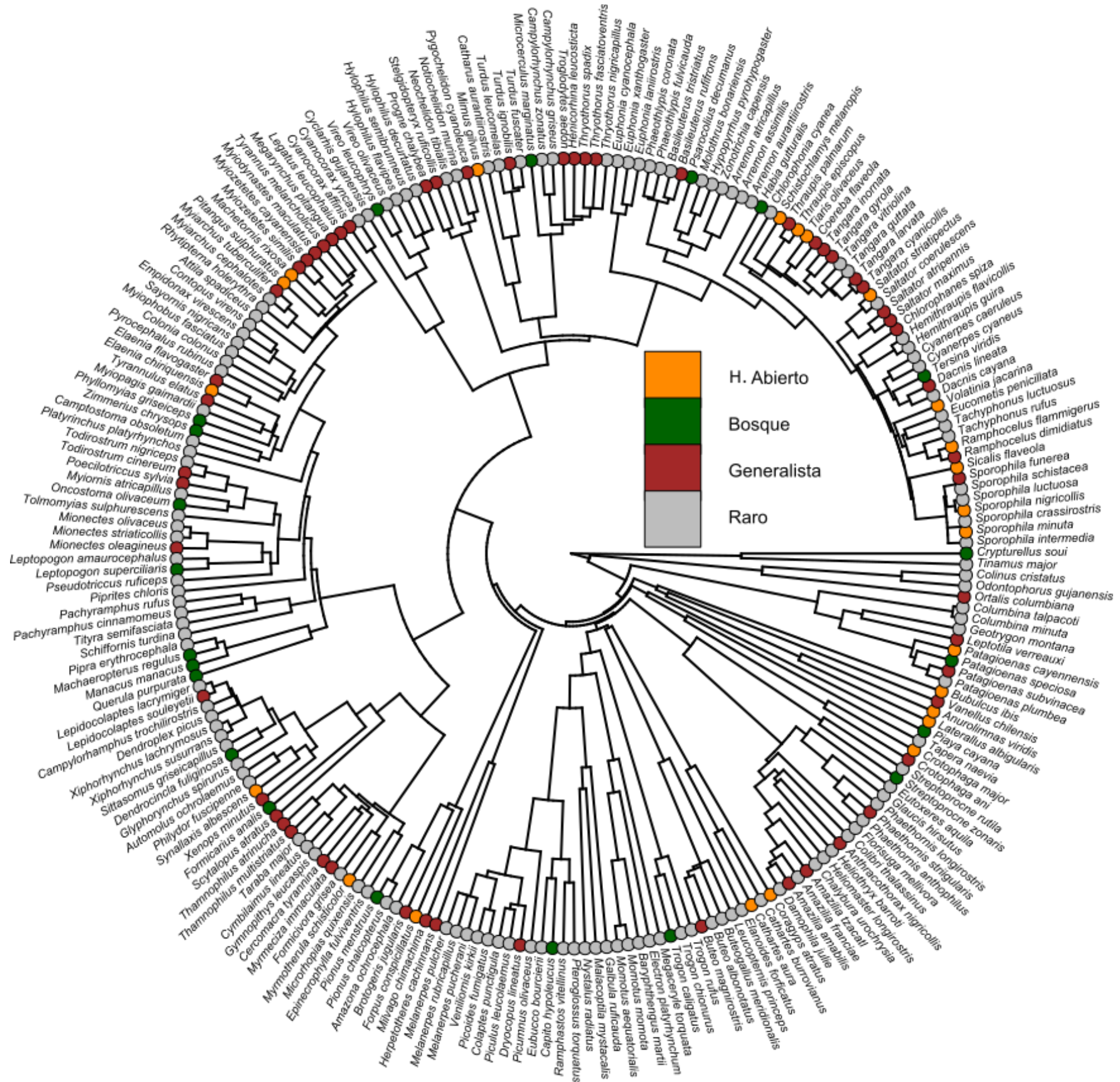


Figura 9. Árbol ultra métrico consenso, derivado de 1000 distribuciones posteriores de la hipótesis filogenética de Jetz et al. (2014), que incluyó las 229 especies detectadas en el muestreo. Los colores en los terminales de la filogenia indica la categoría de asociación con las coberturas de hábitat de acuerdo con el modelo multinomial desarrollado por Chazdon et al. (2011), i.e., especialistas de bosque, especialistas de hábitats abiertos, generalistas y raras.

Tabla 4. Grado de correlación lineal (r Spearman) entre cada par de medidas de diversidad, considerando los cinco conjuntos de especies de aves definidos de acuerdo con su grado de especialización de hábitat. El triángulo inferior indica el coeficiente de correlación (r) y el triángulo superior indica el valor de significancia

Conjunto: Completo	SR	TD	PD	FD	FD _{Diet}	FD _{ForStrat}
SR		<0.001	<0.001	0.08	0.23	0.1
TD	0.76		<0.001	0.49	0.1	<0.001
PD	-0.47	-0.36		0.93	0.47	0.91
FD	0.26	0.08	-0.01		0.02	0.27
FD _{Diet}	0.15	0.2	0.09	0.29		0.46
FD _{ForStrat}	0.2	0.45	0.01	0.13	0.09	
Conjunto: H. Abierto						
SR		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
TD	0.97		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
PD	0.5	0.53		<0.001	<0.001	<0.001
FD	0.46	0.49	0.93		<0.001	<0.001
FD _{Diet}	0.7	0.72	0.91	0.87		<0.001
FD _{ForStrat}	0.72	0.75	0.88	0.83	0.93	
Conjunto: Raras						
SR		<0.001	<0.001	0.85	<0.001	<0.001
TD	0.93		<0.001	0.83	<0.001	<0.001
PD	0.45	0.44		0.9	0.07	<0.001
FD	0.02	0.03	-0.01		0.03	<0.001
FD _{Diet}	0.36	0.39	0.22	0.26		0.02
FD _{ForStrat}	0.38	0.37	0.4	0.47	0.29	
Conjunto: Bosque						
SR		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
TD	0.85		<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
PD	0.46	0.46		<0.001	<0.001	<0.001
FD	0.49	0.58	0.55		<0.001	<0.001
FD _{Diet}	0.5	0.49	0.73	0.75		<0.001
FD _{ForStrat}	0.59	0.74	0.49	0.7	0.5	
Conjunto: Generalistas						
SR		<0.001	0.02	0.13	0.6	0.01
TD	0.85		0.02	0.52	0.25	<0.001
PD	0.27	0.29		<0.001	0.71	<0.001
FD	0.18	-0.08	0.4		0.04	0.72
FD _{Diet}	0.06	0.14	0.04	0.25		0.27
FD _{ForStrat}	0.33	0.37	0.35	0.04	-0.13	

La diversidad filogenética (PD) presentó una relación positiva significativa con el aumento en la cantidad de hábitat, tanto para las especies de bosque como para las especies de hábitats abiertos; mientras que, para las especies generalistas y raras no mostró ninguna relación con la cantidad de hábitat o el número de parches (Tabla 5). No obstante, al considerar todas las especies observadas, PD presentó una relación positiva con la cantidad de hábitat de bosque, al contrario de lo observado con SR y TD; sin embargo, la altitud tiene un mayor efecto sobre la diversidad filogenética que la cantidad de hábitat (Tabla 5). Los resultados obtenidos para la diversidad funcional (FD) fueron menos consistentes que para las otras dimensiones de la diversidad. Los efectos de la cantidad de hábitat y el número de parches sobre la diversidad funcional

dependieron del conjunto de especies y los rasgos funcionales analizados. Por ejemplo, para las especialistas de bosque y hábitats abiertos, la diversidad funcional se relacionó tanto con la cantidad de hábitat como con el número de parches; mientras que para las especies generalistas se relacionó solo con la altitud; y para las especies raras, ningún modelo presentó mejor ajuste que el modelo nulo (Tabla 5). Considerando todos los rasgos funcionales (FD_{all}), la cantidad de hábitat fue el principal predictor de la diversidad funcional para el conjunto total de especies, como para las especies especialistas (Tabla 5).

Tabla 5. Mejores modelos obtenidos para las diferentes dimensiones de la diversidad con cada uno de los conjuntos de aves, en función de la cantidad de hábitat de bosque (HA), número de parches (Np), la altitud (Alt) y distancia a cuerpos de agua (Wd). SR: Riqueza de especies, TD: Diversidad taxonómica, PD: Diversidad filogenética, FD: Diversidad Funcional.

Medida de Diversidad	Conjunto de Especies	Mejor modelo ($\Delta AICc = 0$)	pseudo r^2
SR	Completo	$0.2 - 0.6HA^{***} - 0.24HA^2 + 0.26Alt$	0.32
	Bosque	$0.18 + 0.45HA^{***} - 0.17HA^2 + 0.19Np$	0.35
	H. Abierto	$0.01 - 0.63HA^{***} - 0.06Np + 0.13HA:Np$	0.49
	Generalistas	$0.28 - 0.72HA^{***} - 0.30HA^2 + 0.74Alt^{**}$	0.51
	Raras	$0 - 0.33Alt^{**}$	0.11
TD	Completo	$0.5 - 0.59HA^{**} - 0.46HA^2 - 0.08Np + 0.19HA:Np$	0.28
	Bosque	$0.14 + 0.29HA^* - 0.17HA^2 + 0.21Wd$	0.21
	H. Abierto	$0.03 - 0.64HA^{***} - 0.07Np + 0.21HA:Np^{**}$	0.56
	Generalistas	$0.37 - 0.50HA^{**} - 0.27HA^2 + 0.33Np^* + 0.30Alt^* + 0.19HA:Np$	0.36
	Raras	$0 - 0.34Alt^{**}$	0.12
PD	Completo	$0.01 + 0.38HA^{***} + 1.14Alt^{***}$	0.27
	Bosque	$0.01 + 0.38HA^{***} + 0.30Wd^*$	0.2
	H. Abierto	$0.28 - 0.70HA^{***} - 0.29HA^2 + 0.18Alt$	0.29
	Generalistas	$0.03 + 0.52Alt^{***}$	0.2
	Raras	$<0.0011 - 0.19Wd$	0.04
FD	Completo	$0.01 - 0.45HA^{**} - 0.19Np + 0.31Alt^*$	0.21
	Bosque	$<0.00106 + 0.30HA^* + 0.29Np$	0.09
	H. Abierto	$0.15 - 0.30HA^* + 0.31Np^* + 0.25HA:Np$	0.27
	Generalistas	$<0.0011 + 0.69Alt^{***}$	0.32
	Raras	null	0
FD _{Diet}	Completo	$0.01 + 0.32Np^* - 0.26Wd$	0.1
	Bosque	$0 + 0.32HA^{**}$	0.1
	H. Abierto	$0.05 - 0.48HA^{***} + 0.25Np + 0.20Alt + 0.16HA:Np$	0.38
	Generalistas	null	0
	Raras	null	0
FD _{ForStrat}	Completo	null	0
	Bosque	$0.21 + 0.08HA - 0.22HA^2 + 0.17Wd$	0.15
	H. Abierto	$<0.0013 - 0.47HA^{***} + 0.19Np$	0.31
	Generalistas	null	0
	Raras	null	0

Estructura de comunidad

El índice de variación filogenética de especies (PSV) permitió identificar 36 ensamblajes locales de aves con patrón de agrupamiento filogenético, 31 ensamblajes con sobredispersión filogenética y tres con patrón nulo o aleatorio (Tabla 6). El índice de variación filogenética de especies (PSV) y la distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) presentaron una relación inversa ($r=-0.88$, $p<0.001$), indicando que aquellos

ensambles conformados por especies de origen reciente (*i.e.*, mayor distancia media a la raíz de la filogenia) tienden a presentar agrupamiento filogenético. A diferencia de la mayoría de las dimensiones de la diversidad analizadas, la estructura filogenética de las comunidades locales se relacionó más con el número de parches de bosque que con la cantidad de hábitat (Tabla 6). Los modelos obtenidos para PSV y MRD indican que las comunidades más agrupadas filogenéticamente tienden a presentarse en localidades con mayor número de parches de bosque y menor cantidad de hábitat de bosque disponible, y a medida que aumenta la cantidad de hábitat de bosque y disminuye el número de parches, las comunidades tienden a exhibir sobredispersión filogenética (Tabla 6).

Los valores promedio del efecto estándar de la diversidad funcional (SES Q), obtenidos con el rango total de valores de los rasgos funcionales, no son significativamente menores a cero para ninguno de los espacios funcionales analizados, indicando que no se detectó predominancia de filtros ambientales en ningún ensamble local de aves. Los valores promedio de SES Q obtenidos restringiendo el rango de valores de los rasgos fue significativamente mayor a cero al utilizar todo el espacio funcional únicamente (Prueba de Wilcoxon $p < 0.05$), indicando un resultado consistente con la hipótesis de limitación en similitud; sin embargo, solo ocho ensambles mostraron valores de diversidad funcional observada significativamente mayores a los esperados por el modelo nulo restringido. En general, la cantidad de hábitat y el número de parches presentan poco poder predictivo sobre los valores promedio del efecto estándar de la diversidad funcional (SES Q) obtenidos tanto para el modelo nulo con el rango total de los rasgos funcionales como para el modelo nulo con los rangos restringidos.

Tabla 6. Resultados de los modelos que relacionan la estructura filogenética (PSV y MRD) y funcional (SES_Q) de los ensamblajes locales de aves, con la cantidad de hábitat de bosque (HA), el número de parches de bosque (Np), la altitud (alt) y la distancia a cuerpos de agua (Wd). PSV: índice de variación filogenética de especies, MRD: Distancia promedio a la raíz de la filogenia, SES_{QTotal} : tamaño del efecto estándar utilizando el modelo nulo que incluye todo el rango de variación de los rasgos funcionales, $SES_{QRestricted}$: tamaño del efecto estándar utilizando el modelo nulo restringido a los valores observados de los rasgos para cada ensamblaje local.

Estructura de la comunidad	Mejor Modelo ($\Delta AICc = 0$)	<i>pseudo r</i> ²
PSV	$-0.17 + 0.18HA - 0.4Np^{**} - 0.35HA:Np^{**}$	0.3
MRD	$0.16 - 0.33HA^{**} + 0.49Np^{***} + 0.32HA:Np^{**}$	0.45
$SES_{QRestricted_ALL}$	$-0.07 - 0.17HA + 0.3HA^2 - 0.24Np + 0.35HA:Np$	0.18
SES_{QTotal_ALL}	$0.12 - 0.61HA^{**} - 0.16HA^2 - 0.4Np + 0.02Alt - 0.02Wd - 0.11HA:Np$	0.1
$SES_{QRestricted_Diet}$	<i>null</i>	0
SES_{QTotal_Diet}	<i>null</i>	0
$SES_{QRestricted_ForStrat}$	$0 + 0.24HA - 0.21Np - 0.26Alt^*$	0.1
$SES_{QTotal_ForStrat}$	$0 - 0.17Np - 0.26Alt - 0.01Wd$	0.1

2.3 Discusión

La hipótesis de la cantidad de hábitat (HA) supone un cambio de paradigma en la manera que se entienden los efectos de la transformación del paisaje sobre la biodiversidad y en la forma en que se delimitan áreas protegidas, ya que propone que los parches de hábitat pequeños – siempre y cuando sumen una gran cantidad de hábitat – también tienen gran valor de conservación, contrario a la visión tradicional que indica que los esfuerzos de conservación se deben dirigir a grandes parches de hábitat continuo principalmente (Fahrig, 2020). Sin embargo, poco se ha explorado el efecto de la cantidad de hábitat sobre otras facetas de la biodiversidad que pueden incluso ser más relevantes en relación con los procesos y servicios ecosistémicos de una comunidad, o a la historia evolutiva, que también son importantes para definir estrategias de conservación (Cadotte et al., 2011; Faith et al., 2004; Flynn et al., 2009; Polasky et al., 2001). Por esta razón, en este estudio se evaluó si la hipótesis de cantidad de hábitat también aplica a otras dimensiones de la diversidad de forma similar a la riqueza de especies, utilizando ensamblajes locales de aves en un paisaje altamente fragmentado.

En general, se encontró que el área de hábitat en un paisaje determinado es el principal predictor de la riqueza de especies, tanto para especialistas de hábitat como generalistas, soportando lo esperado por la hipótesis de la cantidad de hábitat (Fahrig, 2013). La relación entre la riqueza de especies o la diversidad taxonómica con la cantidad de hábitat no es inusual, diversos estudios han encontrado evidencia a favor de la hipótesis de la cantidad de hábitat (Fahrig, 2013) involucrando diferentes grupos taxonómicos (Gardiner et al., 2018; Martin, 2018; Merckx et al., 2019; Watling et al., 2020), y específicamente para aves en diferentes escalas espaciales y contextos geográficos (Carrara et al., 2015b; De Camargo et al., 2018; Mortelliti et al., 2010; A. C. Smith et al., 2011). En contraste, solo pocos estudios han explorado los efectos de los cambios en composición y configuración del paisaje sobre la diversidad filogenética y funcional (Luck et al., 2013; Morante-Filho et al., 2018).

En este estudio, el grado de asociación entre las diferentes dimensiones de la diversidad fue relativamente bajo para todos los conjuntos de especies analizados, con excepción del conjunto de aves especialistas de hábitats abiertos. Al considerar todas las especies observadas, incluso las relaciones entre la riqueza de especies y la diversidad taxonómica con la diversidad filogenética se tornan negativas, algo inusual en los estudios que han comparado el comportamiento de diferentes dimensiones de la diversidad a lo largo de gradientes ambientales (Morante-Filho et al., 2018; Munguía-Rosas et al., 2014; Rapacciolo et al., 2019; M. A. Smith et al., 2014). Típicamente se espera que la diversidad filogenética se correlacione de forma positiva con la riqueza

de especies, ya que la diversidad filogenética se mide más comúnmente como la suma o el promedio de todos los largos de rama que representan las especies en una comunidad local (Faith, 1992; Emerging Patterns in the Comparative Analysis of Phylogenetic Community Structure, 2009). Sin embargo, en este caso la diversidad filogenética fue cuantificada como la suma de la disimilitud filogenética entre todos los pares posibles de especies presentes en una comunidad, ponderado por el producto de las proporciones de las especies, a través del índice cuadrático de entropía de Rao (De Bello et al., 2010). Considerando el conjunto total de especies, esto quiere decir que la disimilitud filogenética entre dos individuos escogidos aleatoriamente en los sitios con mayor número de especies (*i.e.*, sitios con mayor cantidad de hábitat abierto) es menor que en los sitios con comunidades con menor número de especies (*i.e.*, sitios con mayor cantidad de hábitat de bosque). En otras palabras, sitios con un mayor número de especies contienen una mayor proporción de especies filogenéticamente cercanas.

Los patrones de diversidad de aves especialistas de hábitat y su relación con la cantidad de hábitat soportan la hipótesis de la cantidad de hábitat de Fahrig (2013), y potencialmente extienden su alcance a otras dimensiones de la diversidad. Esto puede estar asociado a la relación existente entre las diferentes dimensiones de la diversidad con el área (Helmus & Ives, 2012; Wang et al., 2013); sin embargo, es necesario seguir poniendo a prueba la hipótesis de cantidad de hábitat en relación con otras medidas de diversidad diferentes a la riqueza de especies y evidenciar la existencia de un patrón consistente. Los resultados obtenidos en diferentes estudios indican que la reducción de cantidad de cobertura de bosque o el tamaño de los parches puede tener efectos conflictivos en diferentes contextos sobre las distintas dimensiones de la diversidad (Alvarado et al., 2018; Cisneros et al., 2015; Luck et al., 2013; Matos et al., 2017; Valente & Betts, 2019). Aunque son escasos los trabajos que miden directamente el efecto de la cantidad de hábitat sobre la diversidad, existen estudios similares donde se ha encontrado que la cantidad bosque influyó sobre la riqueza de especies, la abundancia y la diversidad filogenética en plantas de la familia Rubiaceae (Andrade et al., 2015), o la diversidad filogenética de aves especialistas de bosque y no bosque (Morante-Filho et al., 2018).

Poner a prueba la hipótesis de la cantidad de hábitat para un conjunto de especies con diferentes preferencias de hábitat no es correcto en sentido estricto (Fahrig, 2013), a menos que se obtenga una representación de hábitat específica para cada especie en el análisis (Halstead et al., 2019). Esto se debe a que no existe una clasificación de coberturas o de hábitats única que represente todas las dimensiones del nicho que influyen en la selección de hábitat para todas las especies que componen una comunidad (McGarigal & Cushman, 2005). Sin embargo, muchas estrategias de

conservación para mitigar el efecto de la fragmentación y la pérdida de hábitat sobre la diversidad utilizan la riqueza de especies de grandes grupos taxonómicos (*i.e.*, aves, mamíferos, anfibios, etc.) como indicador general, y la cobertura de hábitat original, típicamente bosque primario, para describir la fragmentación (Devictor et al., 2010; Keinath et al., 2017; Medeiros et al., 2015; Terraube et al., 2016; Valente & Betts, 2019), por lo que entender cómo la cantidad de hábitat de bosque y la fragmentación del bosque afecta todas las especies presentes en un ensamble puede ser muy importante. Los resultados obtenidos a partir del conjunto total de especies observadas en los ensambles locales (*i.e.*, especialistas de bosque y hábitat abierto, generalistas y raras) indican que, en este caso, los sitios con mayor cantidad de hábitat de bosque acumulan menor número de especies y menor diversidad taxonómica y funcional (estimada solo en el espacio funcional total); sin embargo, estos sitios presentan mayor diversidad filogenética. Esta diferencia en los patrones encontrados para las dimensiones de la diversidad entre sitios con mayor cantidad de hábitat de bosque o hábitat abierto se puede deber a que los ensambles locales de aves actualmente se encuentran dominados por especies muy relacionadas filogenéticamente que son capaces de aprovechar los recursos que brindan coberturas diferentes a la de bosque.

La pérdida de diversidad filogenética al disminuir la cantidad de hábitat de bosque se podría explicar de forma general por la pérdida de especies o por el aumento del parentesco evolutivo de las especies asociadas a hábitats abiertos (Emerging Patterns in the Comparative Analysis of Phylogenetic Community Structure, 2009); dada la relación inversa observada entre riqueza de especies y diversidad filogenética, la segunda opción es la explicación más plausible en este caso. La pérdida de diversidad filogenética asociada a la transformación de la cobertura de bosque en hábitats abiertos como cultivos y pastizales ha sido documentada en comunidades de aves en Costa Rica (Frishkoff et al., 2014) y Colombia (Prescott et al., 2016), sugiriendo la existencia de un patrón consistente. Por otra parte, generalmente se espera que la diversidad filogenética sea indicadora de la diversidad funcional, dependiendo de los rasgos funcionales utilizados y la señal filogenética que estos presenten (Cardoso et al., 2014; N. W. H. Mason & De Bello, 2013). Ya que solo uno de los rasgos funcionales utilizados en los análisis no presentó señal filogenética, los patrones observados de diversidad filogenética y funcional pueden indicar que los rasgos tenidos en cuenta no son suficientes para representar funciones sensibles a los cambios en la pérdida de hábitat de bosque.

A pesar de que las diferentes dimensiones de la diversidad de los ensambles locales dependen principalmente de la cantidad de hábitat, la estructura filogenética se relacionó con la fragmentación *per se* y la interacción de esta con la cantidad de

hábitat. (Morante-Filho et al., 2018) encontraron resultados similares en bosques fragmentados en Brasil, donde a pesar de que la cantidad de hábitat afecta significativamente la diversidad de aves especialistas de bosque y hábitat abierto, la estructura filogenética de la comunidad completa no cambia respecto al gradiente de cantidad de hábitat; aunque no incluyeron ninguna variable relacionada con la fragmentación *per se* en su análisis. Los ensambles de aves muestreados en sitios donde la cobertura de bosque está más fragmentada y los parches de bosque suman poca cantidad de hábitat tienden a presentar agrupamiento filogenético y se componen de especies con origen reciente respecto a la filogenia regional (*i.e.*, la filogenia que relaciona todas las especies observadas en todos los puntos de muestreo), mientras que los ensambles localizados en sitios menos fragmentados y con mayor cantidad de hábitat de bosque contienen especies sin parientes cercanos y presentan sobredispersión filogenética. Esto sugiere que los cambios en la riqueza o diversidad de los ensambles locales de aves a lo largo del gradiente de fragmentación no son aleatorios o uniformes respecto a la filogenia regional, y que a medida que el bosque se fragmenta las especies que se pierden representan clados completos.

La cantidad de hábitat determina la acumulación de diversidad en un sitio a través del efecto del área muestreada (Fahrig, 2013), mientras que la fragmentación puede afectar la composición de especies a través de filtros ambientales o limitando la capacidad de dispersión. En un sentido amplio los filtros ambientales incluyen tanto el componente abiótico como el biótico, ya que los patrones de agrupamiento funcional o filogenético también pueden ser resultado de interacciones bióticas como competencia, dependiendo de la prevalencia de procesos asociados a *diferenciación estabilizadora del nicho* o *diferenciación relativa en adecuación* (HilleRisLambers et al., 2012). A diferencia de la estructura filogenética, los patrones de estructura funcional mostraron poca relación con la cantidad de hábitat o la fragmentación del bosque, lo que puede indicar la existencia de conservadurismo filogenético en los rasgos funcionales que permiten o dificultan la permanencia de las especies ante los efectos de la fragmentación del paisaje, y que no se encuentran representados en los rasgos tenidos en cuenta directamente en este estudio (Detecting the Multiple Facets of Biodiversity, 2016; Miller et al., 2013; Wiens et al., 2010).

Los filtros ambientales operan cuando una especie puede llegar a un sitio, pero es incapaz de sobrevivir o tolerar ciertas condiciones abióticas que permitan su establecimiento en dicho sitio, por lo que detectar la existencia de filtros ambientales requiere garantizar que todas las especies del conjunto regional son capaces de alcanzar todos los sitios incluidos en el análisis (Kraft et al., 2015). En este caso, la distancia entre los sitios de muestreo asegura que todas las especies presentes en el paisaje puedan alcanzarlos, asumiendo la alta capacidad de movimiento y dispersión

de las aves en general (Bélisle et al., 2001; Neuschulz et al., 2013b). Bajo este supuesto es posible inferir la existencia de filtros ambientales asociados a la fragmentación, como mecanismo de estructuración de las comunidades de aves. Sin embargo, la distancia lineal entre dos sitios no necesariamente representa la capacidad de dispersión de los individuos de todas las especies en un paisaje (Beninde et al., 2016; Geoffroy et al., 2019b; Mühlner et al., 2010; Vogt et al., 2009), dos sitios cercanos geográficamente pueden presentar baja conectividad funcional (*i.e.*, flujo de individuos o genes medido desde la perspectiva de los organismos y su respuesta comportamental a los elementos del paisaje). Teniendo esto en cuenta, la importancia de la limitación en dispersión respecto de los filtros ambientales puede ser mayor, dependiendo de que tanto la distancia entre sitios represente la capacidad de los individuos de llegar de un sitio a otro para cada especie presente en el conjunto regional.

Los patrones de variación en riqueza de especies y diversidad taxonómica, funcional y filogenética tanto de especialistas de bosque como de hábitat abierto, se relacionaron principalmente con la cantidad de hábitat, mientras que el efecto de la fragmentación *per se* fue bajo o nulo, una vez se controla por la cantidad de hábitat; soportando la hipótesis de la cantidad de hábitat (Fahrig, 2013) y extendiendo potencialmente su alcance a diferentes facetas de la diversidad más allá de la riqueza de especies.

Al contemplar la totalidad de las especies de aves, la cantidad de bosque influye en la acumulación de diversidad, mientras que la fragmentación determina la estructura filogenética de los ensamblajes locales. En el paisaje particular estudiado, sitios con mayor cantidad de bosque actualmente contienen menor número de especies, representando clados basales y poco relacionados evolutivamente entre sí, mientras que sitios con mayor cantidad de hábitat abierto contienen un mayor número de especies, pero representados en clados derivados y altamente emparentados evolutivamente. En consecuencia, la diversidad filogenética contenida en los sitios dominados por cobertura de bosque es mayor que en sitios dominados por hábitat abierto. Sin embargo, la estructura funcional no mostró relación alguna con la cantidad de hábitat o la fragmentación *per se*. Esto sugiere la existencia de filtros ambientales o limitación a la capacidad de dispersión de ciertas especies asociados al incremento de la fragmentación del bosque y probablemente, involucrando rasgos funcionales diferentes al tamaño corporal, la preferencia alimentaria y de estrato de forrajeo.

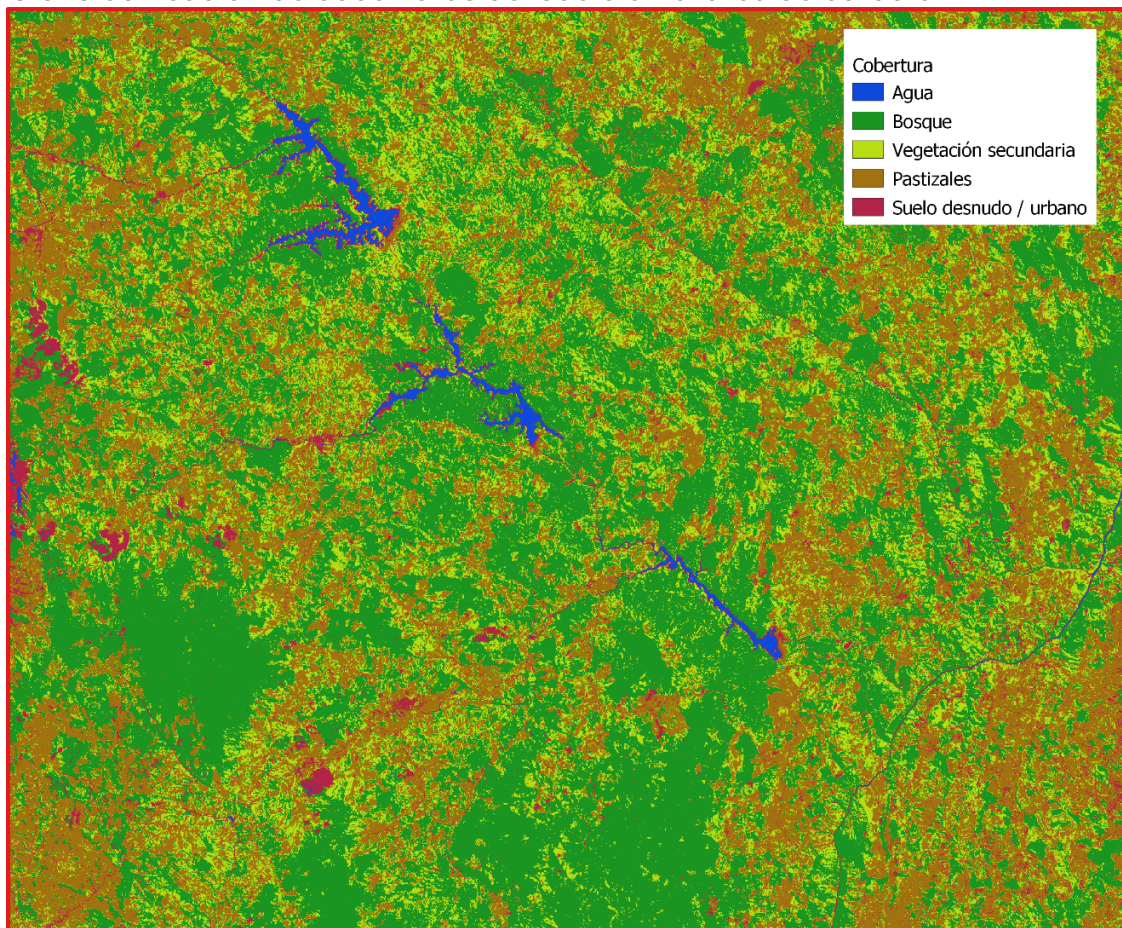
Debido a que el número de especies que responde positivamente a la cantidad de bosque es mucho menor a la cantidad de especies que responden a la cantidad de

hábitat abierto, la riqueza total de aves presentes en los ensamblajes locales puede ser un indicador pobre para determinar estrategias efectivas de conservación. A pesar de que los sitios con mayor cantidad de bosque contienen menor número de especies, conservar estos sitios puede proteger mayor historia evolutiva única de las aves de esta región de los Andes (Barker, 2002; Devictor et al., 2010; Jetz et al., 2014; Posadas et al., 2001). Teniendo en cuenta que la probabilidad de extinción en aves se correlaciona con la posición de las especies en el árbol filogenético a nivel global, conservar sitios con alta cantidad de hábitat de bosque y baja fragmentación puede ser una estrategia para proteger especies únicas evolutivamente y con mayor probabilidad de extinción.

2.4 Material complementario

MC. 1. Para caracterizar la cobertura del suelo se obtuvo un mosaico que cubrió toda la región de estudio a partir de 12 escenas del sensor MSI (*Multispectral Imager*) del satélite de observación terrestre Sentinel 2, empleando los módulos *Sen2Cor* y *Sen2Three* del software libre Sentinel Application Platform (SNAP) (Louis et al., 2016; Main-Knorn et al., 2017). El algoritmo de combinación utilizado da mayor importancia a los píxeles “Buenos” (*i.e.*, sin nubes, sombras, etc.) de las escenas más cercanas temporalmente al año 2015, utilizando píxeles de escenas más lejanas solo si las escenas cercanas presentan baja calidad en la información. Utilizando el mosaico Sentinel 2, el mapa ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia (IDEAM et al., 2017) y una fotografía aérea de alta resolución, se realizó una clasificación supervisada de coberturas de suelo empleando el complemento de código abierto Semi-Automatic Classification Plugin (SCP) para QGIS 3 (Congedo, 2016), identificando cinco coberturas de suelo: Bosque, Vegetación Secundaria, Pasto, Agua y Suelo desnudo o urbano.

MC 5. Clasificación de coberturas del suelo en el área de estudio.



MC.2. Las especies de aves detectadas se clasificaron en cuatro categorías de acuerdo con el modelo multinomial desarrollado por Chazdon et al. (2011). Este modelo tiene en cuenta las abundancias relativas de cada una de las especies (i.e., número de individuos detectados) en dos hábitats diferenciados (i.e. cobertura de bosque y hábitat abierto) y la intensidad del muestreo, para evitar sesgos asociados al tamaño de la muestra y clasificar las especies en especialistas de uno de los dos hábitats evaluados, especies generalistas y especies raras (Figura 9; MC 6). Esta clasificación se llevó a cabo utilizando la función clamtest de la librería Vegan disponible para el programa R, definiendo el valor umbral de super mayoría (i.e., $2/3$ o 0.66) y nivel de significancia de $p=0.001$.

MC 6. Clasificación de especies de acuerdo con el modelo de Chazdon et al. (2011)

Especie	# Individuos detectados en Cob.	# Individuos detectados en H.	Clase
	Bosque	Abierto	
<i>Amazilia amabilis</i>	24	10	Generalista
<i>Amazilia tzacatl</i>	19	16	Generalista
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	3	5	Generalista
<i>Basileuterus rufifrons</i>	23	7	Generalista
<i>Brotogeris jugularis</i>	22	18	Generalista
<i>Buteo magnirostris</i>	63	20	Generalista
<i>Cercomacra tyrannina</i>	37	22	Generalista
<i>Chlorophanes spiza</i>	32	3	Generalista
<i>Coereba flaveola</i>	155	31	Generalista
<i>Crotophaga ani</i>	10	8	Generalista
<i>Cyanocorax affinis</i>	119	21	Generalista
<i>Dacnis lineata</i>	12	4	Generalista
<i>Dryocopus lineatus</i>	23	4	Generalista
<i>Elaenia flavogaster</i>	24	23	Generalista
<i>Henicorhina leucosticta</i>	149	30	Generalista
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	19	2	Generalista
<i>Legatus leucophaius</i>	100	44	Generalista
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	21	5	Generalista
<i>Leptotila verreauxi</i>	31	10	Generalista
<i>Megarynchus pitangua</i>	14	7	Generalista
<i>Milvago chimachima</i>	17	2	Generalista
<i>Mionectes oleagineus</i>	45	5	Generalista
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	50	7	Generalista
<i>Myiodynastes maculatus</i>	62	14	Generalista
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	131	53	Generalista
<i>Myiozetetes similis</i>	11	10	Generalista
<i>Myrmeciza immaculata</i>	29	5	Generalista
<i>Ortalis columbiana</i>	313	96	Generalista
<i>Patagioenas subvinacea</i>	42	16	Generalista
<i>Phaethornis striigularis</i>	55	6	Generalista
<i>Poecilatriccus sylvia</i>	18	4	Generalista
<i>Progne chalybea</i>	11	5	Generalista
<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	11	10	Generalista
<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	145	70	Generalista
<i>Saltator atripennis</i>	38	9	Generalista
<i>Saltator maximus</i>	101	36	Generalista
<i>Scytalopus atratus</i>	17	4	Generalista
<i>Sporophila funerea</i>	11	11	Generalista
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	48	16	Generalista
<i>Tangara cyanicollis</i>	36	10	Generalista

Especie	# Individuos detectados en Cob.	# Individuos detectados en H.	Clase
	Bosque	Abierto	
<i>Tangara gyrola</i>	27	8	Generalista
<i>Tangara inornata</i>	14	4	Generalista
<i>Tangara larvata</i>	8	5	Generalista
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	28	4	Generalista
<i>Thamnophilus multistriatus</i>	43	23	Generalista
<i>Thraupis palmarum</i>	66	38	Generalista
<i>Thryothorus fasciatoventris</i>	105	14	Generalista
<i>Thryothorus spadix</i>	55	10	Generalista
<i>Todirostrum cinereum</i>	14	16	Generalista
<i>Troglodytes aedon</i>	23	20	Generalista
<i>Turdus ignobilis</i>	26	26	Generalista
<i>Tyrannulus elatus</i>	54	9	Generalista
<i>Tyrannus melancholicus</i>	85	47	Generalista
<i>Vanellus chilensis</i>	12	3	Generalista
<i>Xenops minutus</i>	24	3	Generalista
<i>Capito hypoleucus</i>	67	5	Esp. Bosque
<i>Crypturellus soui</i>	72	7	Esp. Bosque
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	28	1	Esp. Bosque
<i>Formicarius analis</i>	123	11	Esp. Bosque
<i>Habia gutturalis</i>	74	7	Esp. Bosque
<i>Leptopogon superciliaris</i>	54	3	Esp. Bosque
<i>Machaeropterus regulus</i>	263	13	Esp. Bosque
<i>Manacus manacus</i>	168	3	Esp. Bosque
<i>Microcerculus marginatus</i>	149	17	Esp. Bosque
<i>Oncostoma olivaceum</i>	145	10	Esp. Bosque
<i>Patagioenas speciosa</i>	56	4	Esp. Bosque
<i>Phyllomyias griseiceps</i>	114	8	Esp. Bosque
<i>Piaya cayana</i>	18	1	Esp. Bosque
<i>Pionus menstruus</i>	21	0	Esp. Bosque
<i>Psarocolius decumanus</i>	130	12	Esp. Bosque
<i>Querula purpurata</i>	30	0	Esp. Bosque
<i>Streptoprocne zonaris</i>	22	1	Esp. Bosque
<i>Tersina viridis</i>	37	1	Esp. Bosque
<i>Trogon caligatus</i>	41	0	Esp. Bosque
<i>Vireo leucophrys</i>	24	1	Esp. Bosque
<i>Zimmerius chrysops</i>	35	2	Esp. Bosque
<i>Anurolimnas viridis</i>	19	33	Esp. H. Abierto
<i>Bubulcus ibis</i>	43	56	Esp. H. Abierto
<i>Cathartes aura</i>	9	55	Esp. H. Abierto
<i>Coragyps atratus</i>	16	43	Esp. H. Abierto
<i>Crotophaga major</i>	0	22	Esp. H. Abierto
<i>Elaenia chiriquensis</i>	1	5	Esp. H. Abierto
<i>Forpus conspicillatus</i>	29	30	Esp. H. Abierto
<i>Laterallus albigularis</i>	3	8	Esp. H. Abierto
<i>Machetornis rixosa</i>	0	11	Esp. H. Abierto
<i>Mimus gilvus</i>	7	23	Esp. H. Abierto
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	0	7	Esp. H. Abierto
<i>Patagioenas cayennensis</i>	47	46	Esp. H. Abierto
<i>Pitangus sulphuratus</i>	53	70	Esp. H. Abierto
<i>Ramphocelus flammigerus</i>	11	18	Esp. H. Abierto
<i>Saltator striatipectus</i>	22	29	Esp. H. Abierto
<i>Schistochlamys melanopsis</i>	2	9	Esp. H. Abierto
<i>Sicalis flaveola</i>	9	24	Esp. H. Abierto
<i>Sporophila minuta</i>	3	18	Esp. H. Abierto
<i>Sporophila nigricollis</i>	7	25	Esp. H. Abierto
<i>Synallaxis albescens</i>	6	30	Esp. H. Abierto

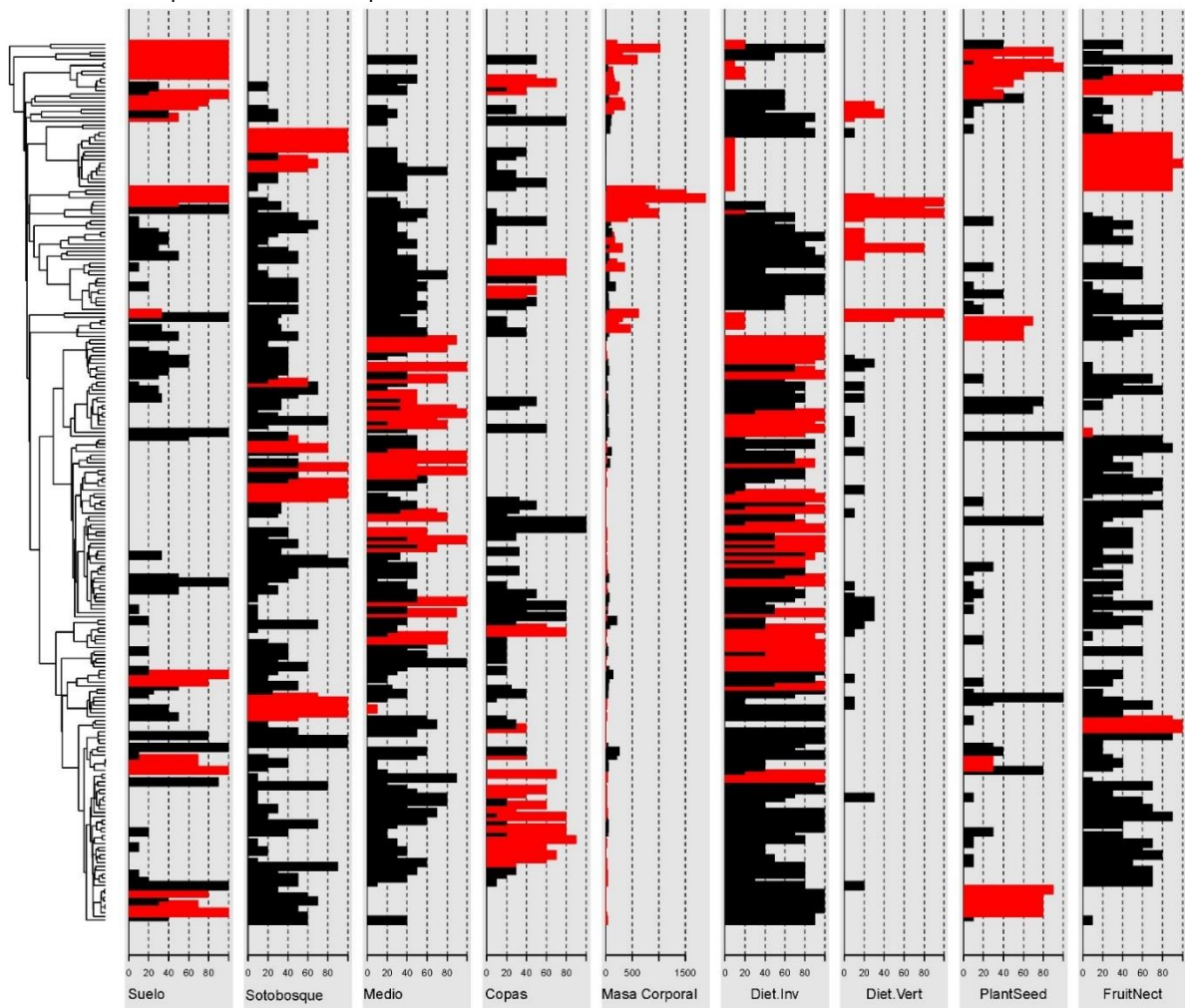
Espece	# Individuos detectados en Cob. Bosque	# Individuos detectados en H. Abierto	Clase
<i>Thraupis episcopus</i>	36	65	Esp. H. Abierto
<i>Tiaris olivaceus</i>	2	7	Esp. H. Abierto
<i>Volatinia jacarina</i>	8	16	Esp. H. Abierto
<i>Amazilia franciae</i>	1	0	Raro
<i>Amazona ochrocephala</i>	8	0	Raro
<i>Arremon assimilis</i>	1	0	Raro
<i>Arremon atricapillus</i>	2	0	Raro
<i>Arremon aurantirostris</i>	5	4	Raro
<i>Attila spadiceus</i>	4	1	Raro
<i>Automolus ochrolaemus</i>	2	0	Raro
<i>Baryphthengus martii</i>	16	0	Raro
<i>Basileuterus tristriatus</i>	0	2	Raro
<i>Buteo albonotatus</i>	1	0	Raro
<i>Buteogallus meridionalis</i>	2	0	Raro
<i>Camptostoma obsoletum</i>	4	0	Raro
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	4	0	Raro
<i>Campylorhynchus griseus</i>	2	1	Raro
<i>Campylorhynchus zonatus</i>	1	1	Raro
<i>Cathartes burrovianus</i>	0	1	Raro
<i>Catharus aurantirostris</i>	14	0	Raro
<i>Chalybura urochrysis</i>	1	0	Raro
<i>Chlorophonia cyanea</i>	1	0	Raro
<i>Colaptes punctigula</i>	1	0	Raro
<i>Colibri thalassinus</i>	1	0	Raro
<i>Colinus cristatus</i>	0	2	Raro
<i>Colonia colonus</i>	6	2	Raro
<i>Columbina minuta</i>	0	1	Raro
<i>Columbina talpacoti</i>	3	2	Raro
<i>Contopus virens</i>	3	0	Raro
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	3	1	Raro
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	3	0	Raro
<i>Cyanocorax yncas</i>	6	0	Raro
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	1	0	Raro
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	2	0	Raro
<i>Dacnis cayana</i>	6	0	Raro
<i>Damophila julie</i>	2	0	Raro
<i>Dendroplex picus</i>	2	0	Raro
<i>Elanoides forficatus</i>	10	1	Raro
<i>Electron platyrhynchum</i>	3	0	Raro
<i>Empidonax virescens</i>	2	0	Raro
<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	1	0	Raro
<i>Eubucco bourcierii</i>	6	0	Raro
<i>Eucometis penicillata</i>	4	0	Raro
<i>Euphonia cyanocephala</i>	5	0	Raro
<i>Euphonia laniirostris</i>	3	3	Raro
<i>Euphonia xanthogaster</i>	3	2	Raro
<i>Eutoxeres aquila</i>	1	0	Raro
<i>Florisuga mellivora</i>	2	0	Raro
<i>Formicivora grisea</i>	1	1	Raro
<i>Galbula ruficauda</i>	1	0	Raro
<i>Geotrygon montana</i>	7	3	Raro
<i>Glaucis hirsutus</i>	13	2	Raro
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	5	2	Raro
<i>Gymnopithys leucaspis</i>	3	1	Raro
<i>Heliomaster longirostris</i>	1	0	Raro
<i>Heliostyris barroti</i>	2	1	Raro

Especie	# Individuos detectados en Cob. Bosque	# Individuos detectados en H. Abierto	Clase
<i>Hemithraupis flavicollis</i>	6	0	Raro
<i>Hemithraupis guira</i>	7	1	Raro
<i>Hylophilus decurtatus</i>	2	0	Raro
<i>Hylophilus flavipes</i>	13	0	Raro
<i>Hylophilus semibrunneus</i>	1	1	Raro
<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i>	15	0	Raro
<i>Lepidocolaptes lacrymiger</i>	1	0	Raro
<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	2	0	Raro
<i>Leucopternis princeps</i>	1	0	Raro
<i>Malacoptila mystacalis</i>	1	0	Raro
<i>Megaceryle torquata</i>	3	2	Raro
<i>Melanerpes pucherani</i>	4	0	Raro
<i>Melanerpes pulcher</i>	6	0	Raro
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	2	1	Raro
<i>Microhoppas quixensis</i>	1	0	Raro
<i>Mionectes olivaceus</i>	1	0	Raro
<i>Mionectes striaticollis</i>	2	0	Raro
<i>Molothrus bonariensis</i>	0	1	Raro
<i>Momotus aequatorialis</i>	3	1	Raro
<i>Momotus momota</i>	4	0	Raro
<i>Myiarchus cephalotes</i>	2	0	Raro
<i>Myiopagis gaimardii</i>	1	0	Raro
<i>Myiophobus fasciatus</i>	2	1	Raro
<i>Myiornis atricapillus</i>	1	0	Raro
<i>Neochelidon tibialis</i>	0	3	Raro
<i>Notiochelidon murina</i>	3	1	Raro
<i>Nystalus radiatus</i>	1	1	Raro
<i>Odontophorus gujanensis</i>	13	2	Raro
<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>	4	0	Raro
<i>Pachyramphus rufus</i>	1	0	Raro
<i>Patagioenas plumbea</i>	2	0	Raro
<i>Phaeothlypis coronata</i>	0	1	Raro
<i>Phaeothlypis fulvicauda</i>	11	1	Raro
<i>Phaethornis anthophilus</i>	8	1	Raro
<i>Phaethornis longirostris</i>	16	1	Raro
<i>Philydor fuscipenne</i>	1	0	Raro
<i>Picoides fumigatus</i>	1	0	Raro
<i>Piculus leucolaemus</i>	1	0	Raro
<i>Picumnus olivaceus</i>	8	2	Raro
<i>Pionus chalcopterus</i>	4	3	Raro
<i>Pipra erythrocephala</i>	9	0	Raro
<i>Piprites chloris</i>	13	0	Raro
<i>Platyrinchus platyrhynchos</i>	1	0	Raro
<i>Pseudotriccus ruficeps</i>	1	0	Raro
<i>Pteroglossus torquatus</i>	17	0	Raro
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	1	0	Raro
<i>Ramphastos vitellinus</i>	11	0	Raro
<i>Rhytipterna holerythra</i>	3	0	Raro
<i>Saltator coerulescens</i>	1	0	Raro
<i>Sayornis nigricans</i>	3	3	Raro
<i>Schiffornis turdina</i>	3	0	Raro
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	1	0	Raro
<i>Sporophila crassirostris</i>	0	2	Raro
<i>Sporophila intermedia</i>	0	4	Raro
<i>Sporophila luctuosa</i>	0	3	Raro

Especie	# Individuos detectados en Cob. Bosque	# Individuos detectados en H. Abierto	Clase
<i>Sporophila schistacea</i>	2	3	Raro
<i>Streptoprocne rutila</i>	7	0	Raro
<i>Tachyphonus luctuosus</i>	6	1	Raro
<i>Tachyphonus rufus</i>	0	1	Raro
<i>Tangara guttata</i>	8	0	Raro
<i>Tangara vitriolina</i>	2	3	Raro
<i>Tapera naevia</i>	5	3	Raro
<i>Taraba major</i>	7	1	Raro
<i>Thryothorus nigricapillus</i>	2	1	Raro
<i>Tinamus major</i>	15	0	Raro
<i>Tityra semifasciata</i>	9	0	Raro
<i>Todirostrum nigriceps</i>	6	0	Raro
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	1	0	Raro
<i>Trogon chionurus</i>	14	1	Raro
<i>Trogon rufus</i>	2	0	Raro
<i>Turdus fuscater</i>	2	2	Raro
<i>Turdus leucomelas</i>	7	0	Raro
<i>Veniliornis kirkii</i>	12	1	Raro
<i>Vireo olivaceus</i>	2	0	Raro
<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>	2	0	Raro
<i>Xiphorhynchus susurrans</i>	4	2	Raro
<i>Zonotrichia capensis</i>	0	2	Raro

MC.3. Todos los rasgos funcionales utilizados presentan fuerte señal filogenética (i.e., relación estadística entre la similitud de los rasgos funcionales en función de la distancia filogenética entre especies) de acuerdo con el estadístico de lambda de pagel ($p < 0.01$), excepto la preferencia de forrajeo en dosel (Pagel, 1999; Revell, 2012).

MC 7. Indicador local de la Asociación de Filogenética (local Moran's I) de cada uno de los rasgos funcionales para cada especie en la filogenia regional, calculado a partir de 999 permutaciones.



MC 3. Estimación de señal filogenética para cada uno de los rasgos funcionales para las especies de aves que componen el conjunto regional utilizando los índices "I" (Gittleman & Kot, 1990), "Cmean" (Abouheif, 1999), "Lambda" (Gittleman & Kot, 1990)

Rasgo funcional	Parámetro estimado			valor p		
	Cmean	I	Lambda	Cmean	I	Lambda
Suelo	0.501	0.050	0.899	0.001	0.001	0.001
Sotobosque	0.353	0.017	0.620	0.001	0.009	0.001
Medio	0.282	0.034	0.475	0.001	0.001	0.001
Copa	0.287	0.022	0.489	0.001	0.003	0.014
Masa Corporal	0.612	0.037	1.002	0.001	0.002	0.001
Diet.Inv	0.332	0.038	0.571	0.001	0.001	0.001
Diet.Vert	0.488	0.036	0.971	0.001	0.003	0.001
PlantSeed	0.262	0.029	0.542	0.001	0.004	0.001
FruitNect	0.382	0.045	0.680	0.001	0.001	0.001

3. Variabilidad en la cobertura vegetal como indicador de impacto antrópico sobre la riqueza y composición de especies de aves.

La evaluación del impacto de las actividades humanas sobre los paisajes y la biodiversidad que los habita se ha enfocado en el uso de los parches de cobertura vegetal como unidad de análisis, el tamaño, la forma y el aislamiento entre parches como características fundamentales de los hábitats, y la riqueza de especies observada como variable respuesta; en consecuencia, en ciencias de la conservación, estos tres aspectos han dominado la forma de priorizar y delimitar áreas protegidas (Cushman et al., 2010; Fahrig, 2019; Fardila et al., 2017; Lausch et al., 2015; McGarigal & Cushman, 2005). Por ejemplo, gran parte del debate actual se centra en ponderar la importancia de la cantidad de área de hábitat y la fragmentación sobre la biodiversidad y sus implicaciones sobre cómo maximizar el número de especies representadas en el diseño de redes de áreas de conservación (*i.e.*, el debate: un solo parche grande vs varios parches pequeños) (Fahrig, 2003, 2020; Fahrig et al., 2019; Fletcher et al., 2018; Watling et al., 2020). A pesar de ello, el uso del modelo de parches para representar los hábitats, y la riqueza de especies observada para cuantificar la biodiversidad, suponen límites teóricos y estadísticos que pueden conllevar a una sobre simplificación de los hábitats y las respuestas de las especies y ensamblajes locales a las variables de hábitat (Cushman et al., 2008; Gustafson, 2019; Lausch et al., 2015; Salgueiro et al., 2018). Para superar estos inconvenientes se ha propuesto que analizar la variación ambiental del paisaje a partir de variables continuas, indicadoras de diferentes dimensiones de los gradientes ambientales, es una forma más realista de representar el paisaje (Cushman et al., 2010; Kedron et al., 2018; McGarigal & Cushman, 2005), y que describir la distribución de las especies y su relación con el hábitat a partir de funciones de probabilidad genera menos incertidumbre que el conteo de individuos o especies por sitio (Real et al., 2017).

Utilizar el parche de hábitat como unidad de análisis implica asumir que los límites del parche contienen o delimitan poblaciones o comunidades, y sus interacciones con las variables de hábitat; es decir, el parche como unidad ecológica significativa del paisaje

(Fahrig, 2013). Los parches de hábitat se delimitan comúnmente a partir de la clasificación o identificación de asociaciones vegetales y su discretización en el paisaje como mosaicos de coberturas vegetales (Fardila et al., 2017; Lausch et al., 2015). Esto quiere decir que se asume que todas las especies asociadas a un determinado tipo de cobertura (*e.g.*, especialistas de bosque) hacen parte de un super organismo, por lo que la extensión y distribución espacial de las coberturas vegetales se asumen como la extensión del hábitat de este super organismo y todas sus especies asociadas (Clements, 1936; Nicolson, 2013). Ya que la cobertura vegetal puede ser indicadora de variables de hábitat con la que las especies interactúan de acuerdo con las características de sus nichos, una alternativa más realista para su análisis puede estar enfocada en la representación de la variación espacial en tipos de coberturas a partir de índices espectrales (*i.e.*, derivados de datos de sensores remotos) y métricas de superficie, bajo el modelo de Gradientes (M-G) (Cushman et al., 2010).

En el modelo de Gradientes la unidad de análisis se define de acuerdo con la extensión de la unidad muestral seleccionada (*i.e.*, tamaño de la parcela o punto de observación) y con la resolución máxima de la escena espectral (*e.g.*, 10 metros de tamaño de píxel para escenas Sentinel 2 A y B) o fuente de información ambiental. De esta manera, el paisaje se conforma como una colección de unidades de igual forma y tamaño, y para cada una de estas unidades se obtiene un valor de cada variable ambiental o índice espectral calculado, representando de mejor forma los gradientes naturales de variación ambiental (Cushman et al., 2010; Kedron et al., 2018). Estos gradientes se pueden caracterizar a partir de métricas de superficie, que cuantifican aspectos de la composición y configuración espacial (*e.g.*, amplitud, diversidad, contraste, o distribución espacial) de forma análoga a las métricas a nivel de parche. A diferencia de las métricas de parche, el uso y caracterización del comportamiento de las métricas de superficie aún es reducido, por lo que resultan poco intuitivas y la integración con gran parte de las hipótesis ecológicas a escala de paisaje es mínima (Lausch et al., 2015). Algunos análisis se han enfocado en encontrar similitudes entre las métricas de parche y las métricas de superficie, aunque se ha recomendado no usar estas últimas como indicadores o análogas de las primeras, exaltando la necesidad de caracterizar su comportamiento y relación con los patrones de diversidad directamente (Kedron et al., 2018; McGarigal et al., 2009; McGarigal & Cushman, 2005). Una de las métricas de superficie más simples, pero con gran potencial para estudiar la relación entre las variables de hábitat y la diversidad, y el efecto del impacto humano sobre esta puede ser la rugosidad (*sa*). La rugosidad mide la variabilidad de una superficie como la desviación absoluta de los valores de la superficie de la altura media de esta en un paisaje o paisaje local (McGarigal et al., 2009). Si se emplea una superficie indicadora de las características de hábitat importantes para una especie o ensamble de especies, como la cobertura vegetal, la rugosidad se puede interpretar como una medida de heterogeneidad o variabilidad de hábitat.

Las actividades antrópicas (a través de la deforestación, el cambio de uso de suelo, etc.) modifican la cobertura vegetal de los sitios afectando a los organismos presentes en ellos a través de cambios en las variables de hábitat directamente en cada sitio, así como en los sitios vecinos a cada uno de estos (*i.e.*, paisaje local). La escala espacial a la que los sitios vecinos afectan la riqueza y composición de un sitio focal, es decir el tamaño del paisaje local (normalmente de forma circular), se estima empíricamente definiendo y evaluando diferentes radios de análisis (Fahrig, 2013) o utilizando una función de decaimiento (Miguet et al., 2017). En paisajes donde la cobertura vegetal original era extensa y "homogénea" (*e.g.*, grandes extensiones de bosque continuo), la intervención humana transforma estas áreas de cobertura original en nuevas asociaciones vegetales que difieren en composición y estructura (*e.g.*, cultivos, plantaciones forestales, pastizales para ganadería, etc.), aumentando la variabilidad espacial de las coberturas vegetales en el paisaje.

El objetivo de este estudio fue poner a prueba un enfoque alternativo para evaluar el efecto de los cambios en cobertura vegetal y su variación espacial, como indicador de impacto antrópico, sobre los patrones de distribución de las especies, y la riqueza y recambio composicional de los ensamblajes locales, utilizando las aves como grupo de estudio. Teniendo en cuenta que los patrones de distribución espacio temporal de la biodiversidad se pueden expresar con menor incertidumbre a partir de funciones de probabilidad en lugar de colecciones de datos de incidencia, abundancia o acumulación de especies por sitios (Real et al., 2017), en este estudio se ajustó un modelo de ocupación jerárquico para múltiples especies para estimar las distribuciones de las especies presentes en los ensamblajes locales. La riqueza y el recambio composicional se estimó directamente de las probabilidades individuales de ocupación, empleando un enfoque de análisis difuso; es decir, la riqueza local de especies como la acumulación de probabilidades de ocupación de todas las especies en el conjunto regional en cada sitio de análisis, y el recambio composicional estimado a partir de las diferencias interespecíficas en las probabilidades de ocupación entre diferentes sitios.

La ocupación puede entenderse como una representación del nicho realizado de las especies y se relaciona con su presencia (y prevalencia) en sitios con características ambientales particulares (MacKenzie et al., 2017). Entonces, la probabilidad de ocupación de una especie en un sitio específico puede definirse como la probabilidad de que la especie se encuentre presente en dicho sitio y sea capaz de mantenerse en el tiempo (Dorazio, 2014; Iknayan et al., 2014). Para una especie, los sitios que presenten condiciones ambientales aptos para su sobrevivencia y mantenimiento presentarán entonces mayor probabilidad de ocupación (Dorazio, 2014; Mihaljevic et al., 2015). De

acuerdo con su nicho ecológico, diferentes especies presentarán diferentes probabilidades de ocupación en sitios con diferentes características ambientales (Iknayan et al. 2014). Dependiendo de las características de historia de vida de las especies que conforman las comunidades locales, los cambios en la configuración ambiental de los sitios modifican la probabilidad de que los organismos encuentren condiciones ambientales para su supervivencia y mantenimiento en el tiempo (Keinath et al., 2017), así como el costo de movimiento entre los sitios (Bélisle et al., 2001; Biz et al., 2017; Mühlner et al., 2010). Ya que los ensamblajes de aves en el trópico se componen de un gran número de especies con requerimientos de hábitat diversos, se podría esperar que algunas especies se beneficien con el aumento de la variabilidad ambiental (*e.g.*, especies generalistas y/o de alta capacidad de movimiento), mientras que otras especies pueden ser afectadas negativamente (*e.g.*, especies especialistas de hábitat); dependiendo de la cantidad de especies en cada uno de estos grupos, se puede esperar que exista una dinámica compensatoria que estabilice la riqueza observada de los ensamblajes locales a lo largo del gradiente de variabilidad ambiental (Morante-Filho et al., 2018).

Este estudio se motivó en la necesidad de explorar diferentes formas de estimar los efectos del cambio ambiental ocasionado por las actividades humanas sobre la biodiversidad, que constituyan una visión más integral, realista y representativa que el enfoque tradicional, dominado por el uso de parches de hábitat, y la cuantificación de patrones de fragmentación y cantidad de área de estos parches.

3.1 Materiales y métodos

El estudio se realizó en un paisaje altamente fragmentado ubicado en el norte de la Cordillera Central de Colombia (Hansen et al., 2013), que corresponde a las zonas de vida de bosque húmedo premontano (bmh-PM) y bosque húmedo tropical (bh-T) (Espinal, 1985), en un gradiente altitudinal que va desde los 400 hasta 1600 m.s.n.m. La precipitación anual de esta zona va desde los 2000 a 4000 mm en promedio y el paisaje se encuentra dominado por bosques primarios y secundarios en diferentes estados de sucesión, con áreas intervenidas, cultivos y espacios naturales (Figura 10). Los ensambles locales de aves se muestrearon empleando un diseño jerárquico compuesto de 14 transectos de 1.25 km, definiendo cinco puntos de observación separados por 250 metros lineales en promedio en cada transecto, para un total de 70 puntos de observación (Figura 10). El muestreo se realizó durante los meses de junio y julio de los años 2014 y 2015, registrando los especímenes detectados visual o auditivamente durante 15 minutos y en un radio máximo de 100 metros. Para cada individuo registrado se estimó la distancia entre su ubicación y el observador con el apoyo de un medidor de distancia laser. Los individuos detectados por fuera del radio de 100 metros no fueron considerados en los análisis subsecuentes. Los muestreos fueron realizados entre las 6:00am y 10:00am, por al menos cuatro investigadores experimentados de forma independiente (en espacio y tiempo), visitando cada sitio durante dos días consecutivos para obtener cuatro réplicas temporales por año.

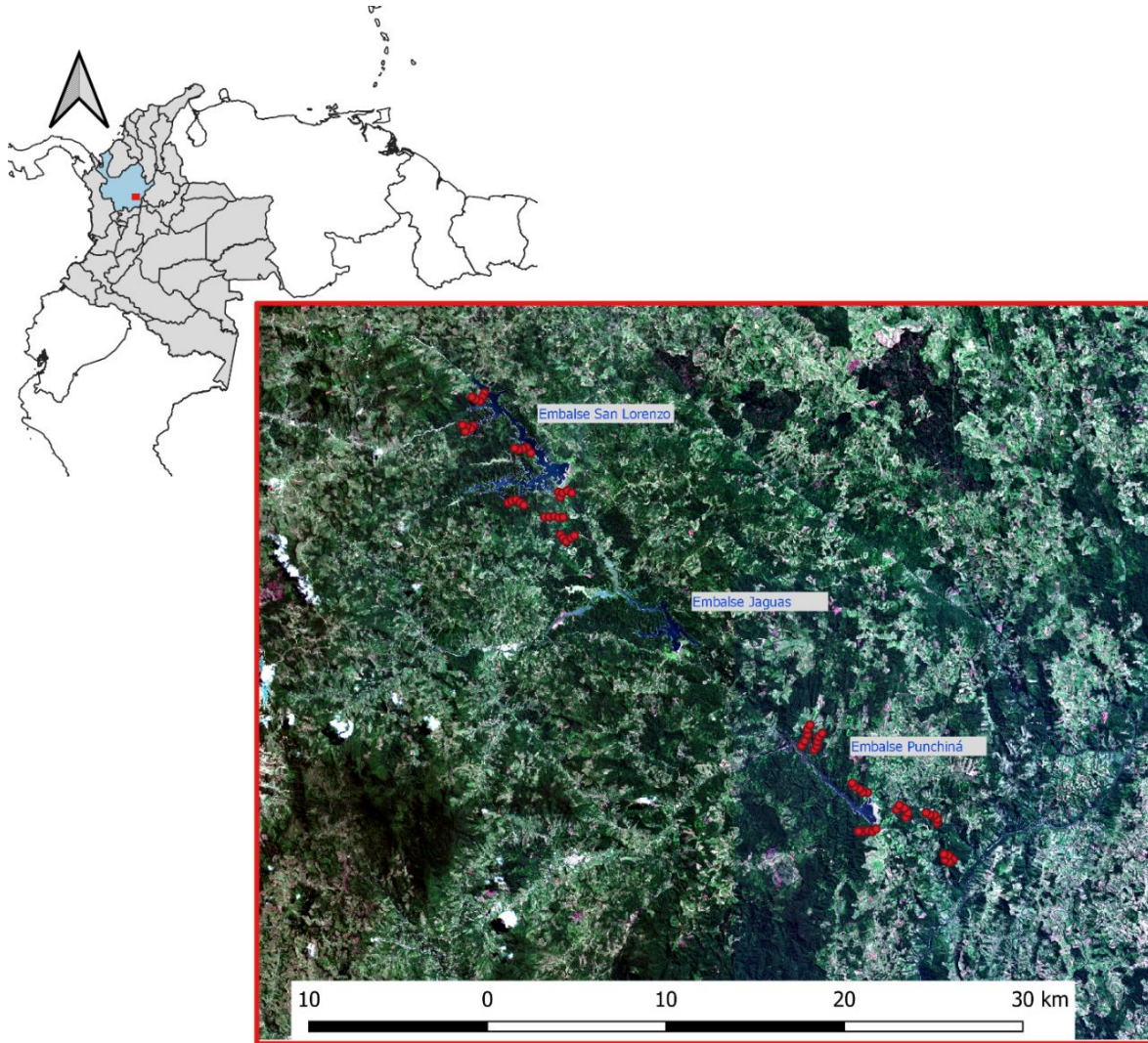


Figura 10. Distribución de los 14 transectos (70 puntos) para el muestreo de aves en el área de estudio, ubicada en la vertiente oriental de la Cordillera Central de Colombia. A: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de San Lorenzo. B: Sitios de muestreo asociados al área de influencia del embalse de Punchiná.

Variables ambientales

Para caracterizar los sitios de muestreo se obtuvieron tres variables ambientales: el índice espectral polar de verdor (PPSG), la Rugosidad en el índice de verdor (sa) y la altitud (Alt). El índice de verdor (PPSG) se obtuvo a partir de la transformación polar de las bandas espectrales de un mosaico Sentinel 2, construido utilizando 12 escenas del sensor MSI (*Multispectral Imager*) (Material Complementario: MC 8). Este índice se obtuvo adaptando la metodología propuesta por (Moffiet et al., 2010b), utilizando la matriz de correlaciones de las reflectancias de nueve bandas espectrales contenidas en la imagen mosaico Sentinel 2 (*i.e.*, B2-B8, B11 y B12) para realizar un análisis de componentes principales. Utilizando el primer y segundo componente principal se

construyó un gráfico de dispersión para proyectar dos líneas imaginarias oblicuas, que delimitan el borde superior e inferior de la nube de puntos en el espacio espectral y que convergen en un punto de brillo espectral cero (*i.e.*, reflectancia cero), llamado foco espectral aparente (Moffiet et al., 2010b), y determinado visualmente con coordenadas SF_1 : -6000 y SF_2 : 500 para este caso (Material Complementario: MC 9). Con las coordenadas del foco espectral aparente (SF_1 y SF_2) y los dos componentes principales calculados, se obtuvo el índice de verdor (PPSG) como:

$$PPSG = \tan^{-1}((PC_2 - SF_2)/(PC_1 - SF_1))$$

donde, PC_1 y PC_2 son los primeros dos componentes principales obtenidos a partir de las nueve bandas espectrales de la escena Sentinel 2, SF_1 y SF_2 corresponden a las coordenadas del foco espectral en el plano formado por el PC_1 y PC_2 (Moffiet et al., 2010b). De esta manera, el índice de verdor (PPSG) representa la variación espectral existente entre las diferentes coberturas vegetales en el área de estudio (Material Complementario: MC 9). El índice de verdor alcanza el máximo valor en áreas de vegetación de bosque y disminuye hacia las zonas dominadas por vegetación secundaria baja, pastos y finalmente presenta valores mínimos en áreas de suelo desnudo o transformado (Figura 11).

Con el mapa resultante del cálculo del índice de verdor se obtuvo el índice de Rugosidad (sa), utilizando el paquete *geodiv* para R (<https://github.com/bioXgeo/geodiv>) y definiendo cuatro ventanas móviles de radio variable (*i.e.*, 70, 130, 270 y 8100 metros). Con los cuatro valores obtenidos por píxel se calculó el promedio para obtener un mapa de Rugosidad promedio multiescala (Figura 11). La Rugosidad mide la desviación absoluta de los valores de PPSG con relación a la media, y se puede interpretar como la variación en cobertura vegetal en cada ventana de análisis. Por último, la altitud se obtuvo directamente de una escena del sensor PALSAR (Phased Array Type L-band Synthetic Aperture Radar) del satélite Daichi o ALOS (Advanced Land Observation Satellite), remuestreada para ajustarla a la resolución del mapa de verdor y Rugosidad (*i.e.*, 10m x 10m de tamaño de píxel) (Figura 11). Para cada sitio de muestreo, el verdor (PPSG) y la altitud corresponden al promedio de los valores de los pixeles que se encuentran en un radio de 100 metros, mientras que la Rugosidad corresponde al promedio multiescala obtenido con las cuatro ventanas de análisis de radio variable (Material Complementario: MC 10).

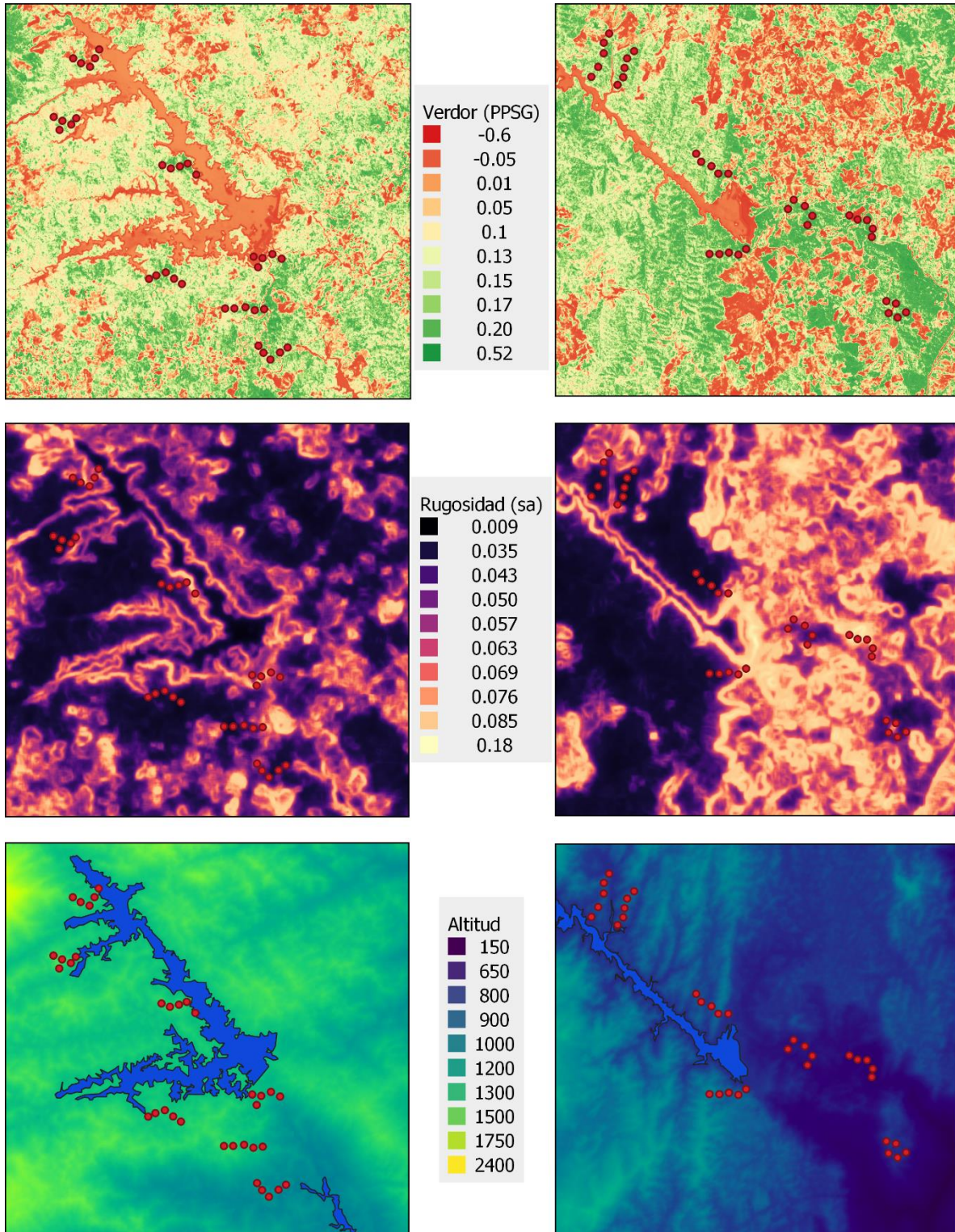


Figura 11. Variables ambientales obtenidas para caracterizar el paisaje: Verdor (PPSG), Rugosidad (sa) y Altitud.

Modelo de ocupación de una temporada para múltiples especies

Para obtener las probabilidades de ocupación de las especies de aves detectadas durante los dos años muestreados y la riqueza de especies esperada para toda la comunidad, se utilizó un modelo jerárquico de ocupación para múltiples especies con aumento de datos (Dorazio et al., 2006). Estos modelos son una extensión de los modelos de ocupación simple de una temporada que permiten la inclusión de las especies raras o poco detectadas (Iknayan et al., 2014; Zipkin et al., 2010). Al calcular las probabilidades de detección y ocupación de cada especie, esta metodología estima la riqueza no observada de todo el sistema de forma análoga a la obtenida mediante la construcción de curvas de acumulación de especies. Para el ajuste del modelo se utilizó aumento de datos (*parameter expanded data augmentation*), adicionando 100 especies virtuales con cero observaciones, para determinar la cantidad hipotética de especies presentes en la comunidad. El verdor (PPSG), la rugosidad (sa) y la altitud (Alt) se utilizaron como covariables de ocupación, la fecha y hora de cada evento de muestreo se utilizaron como covariables de detección y la función de liga *logit* para modelar la probabilidad de ocurrencia φ_{ij} y la probabilidad de detección P_{ijk} de cada especie i en los sitios j , dependiendo de las variables de hábitat en cada punto j (Dorazio et al., 2006).

$$\text{logit}(\varphi_{ij}) = u_i + \alpha_1 \text{PPSG}_j + \alpha_2 \text{sa}_j + \alpha_3 \text{Altitud}_j$$

$$\text{logit}(P_{ijk}) = u_i + \beta_1 \text{Hora}_j + \beta_2 \text{Fecha}_j$$

Donde los términos α_i son los efectos lineales de las covariables ambientales sobre la especie i , u_i es la ocurrencia promedio de la especie i , los términos β son los efectos lineales de las covariables de las ocasiones de muestreo k , asociadas a la probabilidad de detección. La convergencia de cada uno de los parámetros ajustados se evaluó con el estadístico de Brooks–Gelman–Rubin (Rhat), asumiendo que valores de Rhat menores a 1.1 indican buena convergencia. Los valores reportados de los parámetros corresponden a los promedios de las distribuciones posteriores en el modelo. El modelo se ajustó usando un enfoque Bayesiano, utilizando cadenas de Markov Monte Carlo, en los programas R y WinBUGS, ejecutando tres cadenas de 50000 iteraciones después de un calentamiento de 30.000 y con el parámetro de adelgazamiento definido en 50.

Grupos de especies o ensambles

Para identificar grupos de especies con patrones de ocupación similares, se utilizó la probabilidad de ocupación de cada especie para cada sitio de muestreo y se realizó un análisis de similitud difuso con el índice de Sørensen. El índice de Sørensen es uno de los más usados en ecología y su implementación difusa permite utilizar datos continuos (*e.g.*, probabilidades de ocupación) en lugar de datos categóricos (*e.g.*, abundancias) o binarios (*e.g.*, presencia-ausencia). Para calcular la matriz de similitud entre especies, de acuerdo con sus probabilidades de ocupación en los sitios muestreados, se utilizó la función “*simMat*”, disponible en el paquete *fuzzySim* para R (Barbosa, 2015).

Con esta matriz de similitud se ejecutó un análisis de agrupamiento basado en modelos Gaussianos de mezcla finita (*Gaussian finite mixture models*) ajustado con el algoritmo de Expectativa-Maximización (Expectation-Maximization - EM), e implementado en el paquete *Mclust* para R (Scrucca et al., 2016). El mejor modelo para describir la distribución de los datos y el número óptimo de grupos (búsqueda desde 1 a 20 grupos) fueron seleccionados con el criterio de información Bayesiano (BIC).

Riqueza de especies

Se estimó la riqueza de especies para cada sitio de muestreo teniendo en cuenta todas las especies en la comunidad y los ensambles definidos en el análisis de agrupamiento, cuantificada como la acumulación de especies observadas en el muestreo y como la acumulación de probabilidad de ocupación estimada por el modelo. La acumulación de probabilidades de ocupación de las especies en un sitio particular puede ser una forma más realista de cuantificar la riqueza de un sitio que el conteo de presencias de especies (Estrada et al., 2011; Real et al., 2017; Rodríguez et al., 2015). Lo anterior se fundamenta en la idea de que la distribución de las especies a lo largo de un gradiente es dinámica en el tiempo y el espacio, y que la presencia de una especie en un sitio particular depende de la prevalencia de esta en el paisaje y de la favorabilidad de las condiciones ambientales del sitio (Bello et al., 2016; Estrada et al., 2011). Razón por la cual, la mejor forma de expresar la distribución de una especie en un gradiente es a través de una función de probabilidad. De esta forma, se entiende que la distribución espacial de las especies en un paisaje cubre de forma simultánea todas las localidades de este, pero con diferente intensidad, la cual es descrita por la función de probabilidad de ocupación, en este caso (Real et al., 2006, 2017).

Utilizando el número de especies observadas y la probabilidad de ocupación acumulada por sitio (para la comunidad completa y cada uno de los grupos identificados) como

variables dependientes y, el verdor (PPSG), la Rugosidad (sa) y la Altitud como variables independientes, se ajustaron modelos de mínimos cuadrados generalizados (*gls*) incorporando la estructura espacial de los datos a través de un semivariograma con una función Gaussiana (Dormann et al., 2007). La cantidad de variación explicada por los modelos ajustados fue evaluada calculando el coeficiente de determinación (r^2) de Nagelkerke (Nagelkerke, 1991), utilizando el paquete *rcompanion* para R (Mangiafico, 2019).

Recambio composicional

Finalmente, se cuantificó el recambio composicional entre los sitios de muestreo (*i.e.*, ensambles locales) utilizando el índice de Sørensen, en su versión tradicional y su variante difusa. En el primer caso se utilizó directamente una matriz de incidencia con los registros detectados, y en el segundo caso se emplearon las probabilidades de ocupación de las especies en cada sitio, estimadas con el modelo de ocupación. Para calcular la matriz de similitud entre sitios se utilizó nuevamente la función "*simMat*", disponible en el paquete *fuzzySim* para R (Barbosa, 2015).

Para analizar el recambio composicional entre los ensambles locales y la influencia de las variables ambientales sobre este, se utilizaron modelos generalizados de disimilitud (GDM), empleando el paquete *gdm* para R (www.biomaps.net.au/gdm/; (Ferrier et al., 2007). Estos modelos permiten analizar y predecir los patrones de recambio en la composición de las comunidades a través del paisaje en función de la similitud ambiental y la distancia geográfica (Ferrier et al., 2007). Los modelos generalizados de disimilitud son una reformulación de las pruebas de Mantel como un modelo lineal generalizado, en la que una matriz de respuesta puede ser modelada en función de matrices de distancia de variables explicativas (Ferrier et al., 2007). Estos modelos utilizan un enfoque de máxima verosimilitud para ajustar los coeficientes de las variables explicativas y permutaciones Monte Carlo para determinar la importancia y significancia de cada variable, calculando un modelo general con todas las variables explicativas, y luego las variables que no aportan significativamente para explicar la variación en disimilitud de especies son removidas una a una.

3.2 Resultados

En total se registraron 6.875 detecciones correspondientes a 229 especies de aves en los 70 sitios de muestreo ($\bar{x}=36\pm 11,7$ especies), que representan 17 órdenes y 43 familias, siendo las familias Tyrannidae, Thraupidae, Trochilidae, Furnariidae, Thamnophilidae y Picidae las que representan mayor número de especies (119 [51.9%]). Todos los parámetros estimados por el modelo mostraron alto grado de convergencia de acuerdo con el estadístico de Brooks–Gelman–Rubin ($R_{hat} \leq 1.07$). La riqueza estimada por el modelo para la comunidad fue de 262 especies (sd: 8.77; R_{hat} : 1.07), lo que significa un total de 33 especies no observadas (Figura 12), para una eficiencia de muestreo del 87.4%.

La ocupación (φ) promedio de la comunidad fue de 0,37 (desviación estándar: 0.23) y la detección (P) promedio estimada fue de 0.18 (desviación estándar: 0.09). La detección en general fue baja, aunque variable para las 229 especies observadas en el muestreo (Figura 13). Los cambios en verdor (PPSG), Rugosidad (s_a) y altitud tienen un efecto significativo en la probabilidad de ocupación estimada para la mayoría de las especies de aves presentes en la comunidad; los coeficientes específicos para cada especie estimados para cada covariable de ocupación y detección en el modelo se presentan en el Material Complementario: MC 13. Las probabilidades de ocupación estimadas presentaron una gran variación en magnitud (promedio) y respuesta a las diferentes variables ambientales entre especies (Figura 14), por lo que no fue posible identificar un valor umbral o tendencia dominante en ninguna de las covariables en el que la respuesta de todas las especies presentes en el conjunto regional coincidiera.

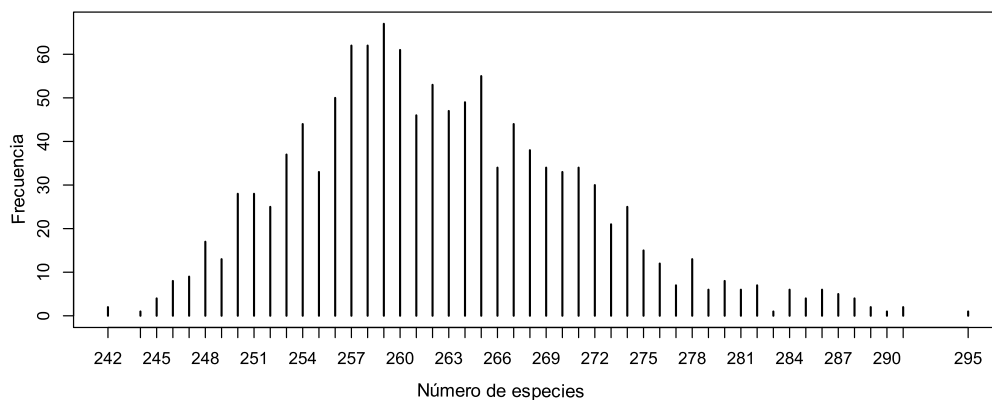


Figura 12. Distribución posterior del parámetro de riqueza total en la comunidad.

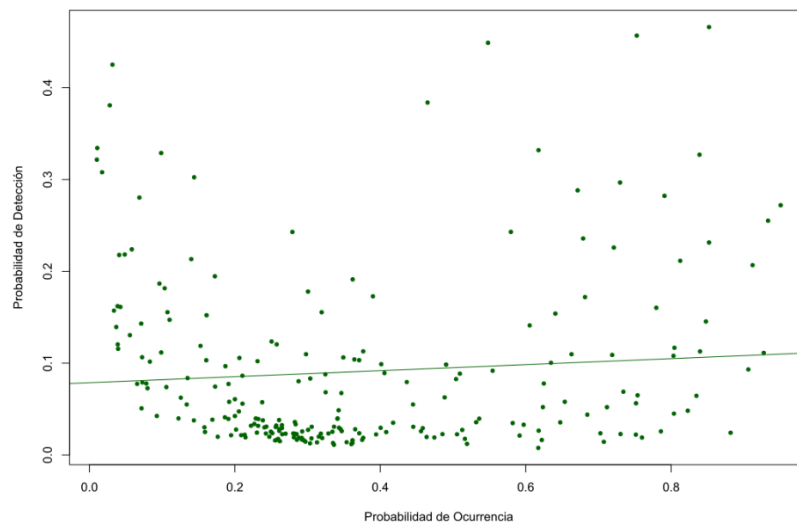


Figura 13. Probabilidades promedio de detección y ocupación para las 229 especies de aves detectadas durante los muestreos en 2014 y 2015.

Las especies de aves presentes en la comunidad se clasificaron en tres grandes grupos, de acuerdo con su respuesta a la variación en verdor (PPSG), rugosidad (sa) y altitud en la zona de muestreo (Figura 14; Material Complementario: MC 11). El grupo 1 contiene 56 especies, cuyas probabilidades de ocupación aumentan principalmente con el aumento de la Rugosidad (sa) en la cobertura vegetal. Este grupo se encuentra dominado por especies de las familias Thraupidae (12 especies [21.4%]) y Tyrannidae (11 especies [19.6%]); algunas de ellas son observadas comúnmente en áreas abiertas, intervenidas e incluso zonas urbanas, como por ejemplo *Thraupis episcopus*, *Sporophila minuta*, *Myiozetetes cayanensis* y *Elaenia flavogaster*. El grupo 2 es conformado por 57 especies pertenecientes a 24 familias; de las que Tyrannidae y Trochilidae son las que mayor número de especies poseen, con 9 especies (15.8%) cada una. Todas las especies clasificadas en este grupo responden de forma negativa al verdor (PPSG), y la mayoría responden positivamente al aumento en altitud; mientras que la respuesta a la Rugosidad (sa) es variable. Por ejemplo, *Cyanocorax affinis*, *Momotus subrufescens* y *Attila spadiceus* presentan aumento en sus probabilidades de ocupación hacia sitios de mayor altitud, con bajos valores de verdor (PPSG) y Rugosidad (sa), mientras que la probabilidad de ocupación de especies como *Amazilia tzacatl*, *Hemithraupis flavicollis* y *Molothrus bonariensis* se asocia negativamente con el aumento en altitud y el verdor (PPSG), pero positivamente con la Rugosidad (sa). El grupo 3 contiene la mayor cantidad de especies con 116, representando 35 familias; nuevamente, Tyrannidae (18 especies) y Thraupidae (15 especies) son las familias con mayor número de especies representadas. La mayor parte de las especies agrupadas aquí responden negativamente a la Rugosidad (sa) o positivamente al verdor (PPSG).

Los patrones de riqueza observada para los tres grupos de especies y la comunidad completa se relacionaron pobremente con las variables ambientales utilizadas, mientras que la probabilidad de ocupación acumulada se asoció significativamente con el verdor (PPSG), la Rugosidad (sa) y la Altitud dependiendo del grupo de especies seleccionado (Figura 16). De acuerdo con los modelos ajustados, las variables ambientales utilizadas explican entre 5% y 15% de la variación en riqueza observada, y entre 73% y 96% de la variación en probabilidad de ocupación acumulada en los sitios de muestreo (Tabla 7). La probabilidad de ocupación acumulada de las especies que conforman el grupo 1 aumenta significativamente en sitios con bajos valores de verdor (PPSG) y altos valores de Rugosidad (sa), independientemente de la altitud. Para los grupos 2 y 3, la Rugosidad (sa) afecta negativamente la acumulación de probabilidad de ocupación, pero las relaciones con el verdor (PPSG) y la altitud presentan diferente sentido para ambos grupos. Para el grupo 2, la acumulación de probabilidad de ocupación disminuye con el verdor y aumenta con la altitud, mientras que para el grupo 3 aumenta con el verdor y disminuye con la altitud (Figura 16; Tabla 7).

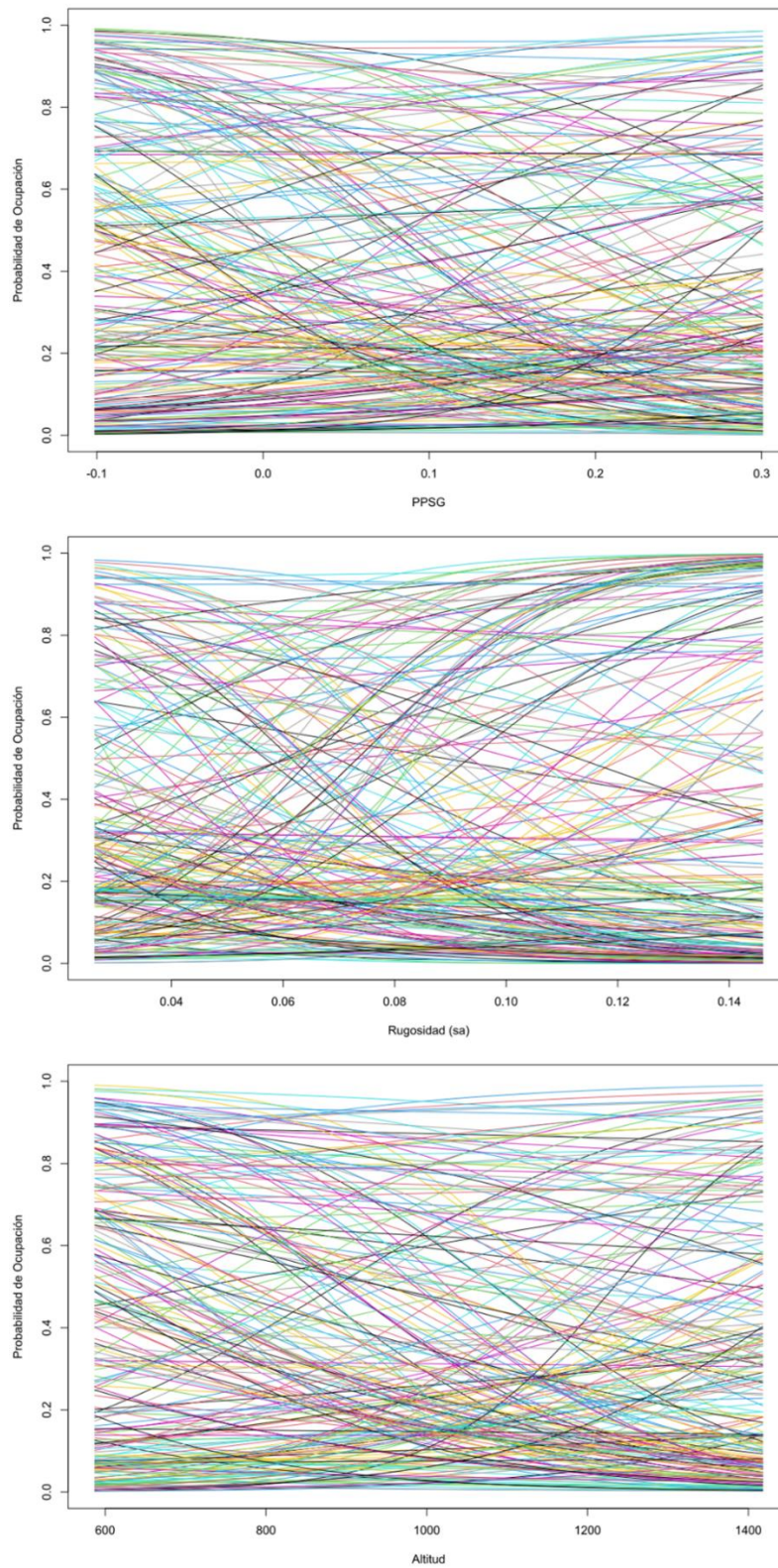


Figura 14. Probabilidad de ocupación para cada una de las especies de aves detectadas en los muestreos en función del verdor (PPSG), Rugosidad (sa) y Altitud.

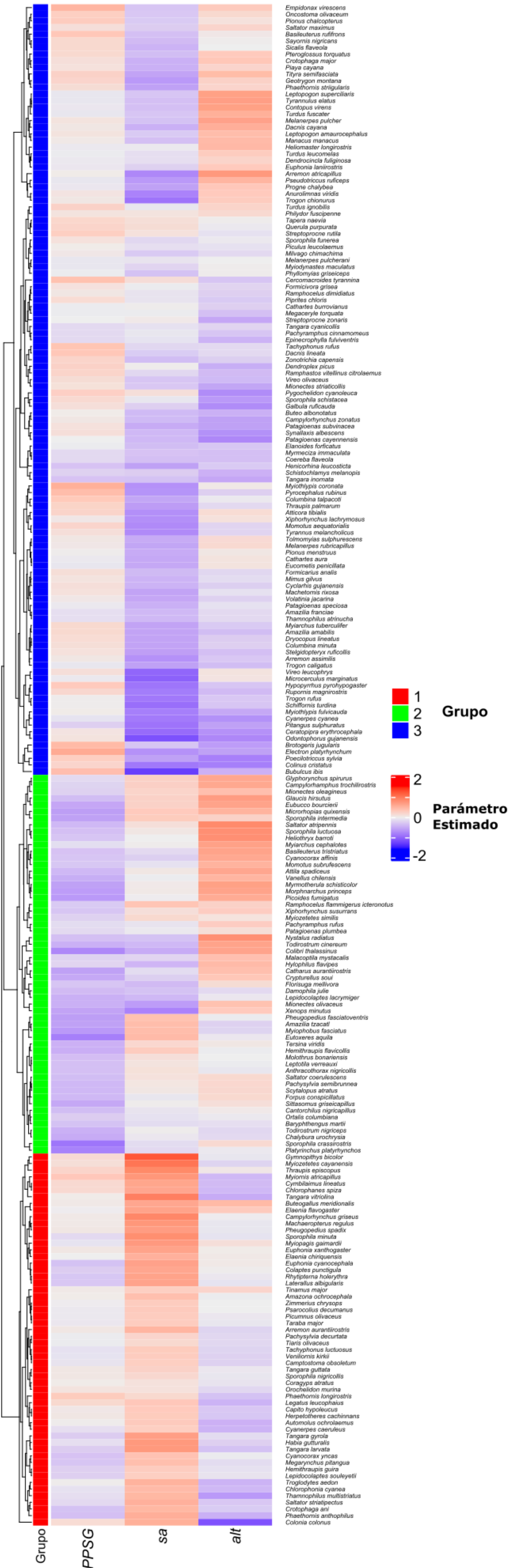


Figura 15. Parámetros de ocupación estimados (Betas) para cada especie y su clasificación en los tres grupos identificados.

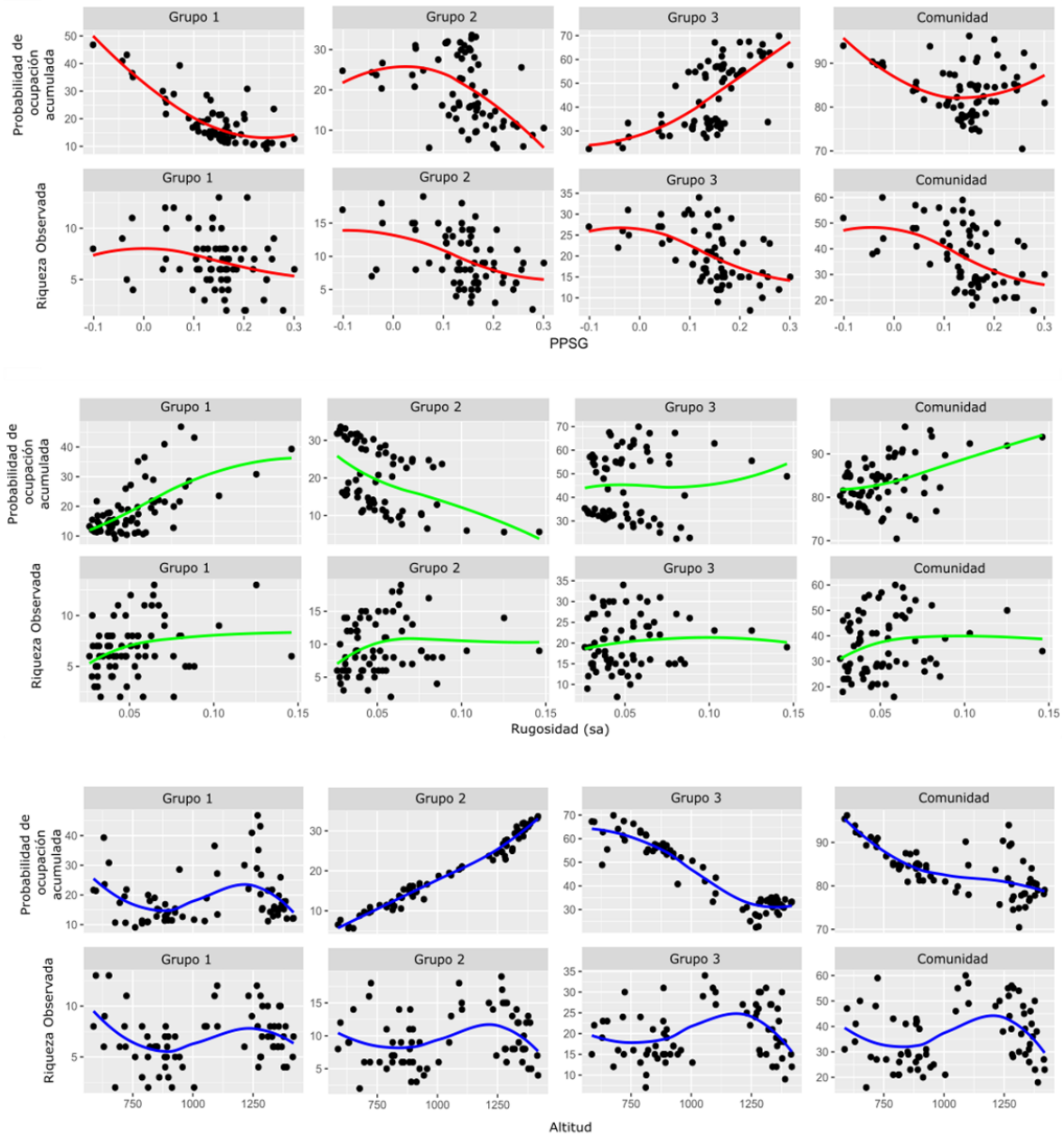


Figura 16. Riqueza de especies y probabilidad de ocupación acumulada por sitio y su relación con el gradiente ambiental para cada uno de los tres grupos definidos y el conjunto regional de especies total (comunidad).

Tabla 7. Parámetros estimados por los modelos de mínimos cuadrados generalizados para la relación entre riqueza de especies y probabilidad de ocupación acumulada con el verdor (PPSG), la Rugosidad (sa) y la Altitud (Alt).

Medida riqueza	Grupo	Modelo	r ² Nagelkerke	Prueba de razón de verosimilitud			
				Df.diff	LogLik.diff	Chisq	p.value
Probabilidad de ocupación acumulada	Grupo 1	- 18.69 - 6.46PPSG*** + 5.25sa*** + 0.01Alt + 0.89PPSG:sa***	0.97	-4	-126.99	253.98	< 0.001
	Grupo 2	- 19.63 - 0.53PPSG*** - 1.80sa*** + 7.57Alt*** - 0.09PPSG:sa	0.93	-4	-88.48	176.96	< 0.001
	Grupo 3	- 45.03 + 2.94PPSG*** - 4.18sa*** - 13.1Alt*** - 0.20PPSG:sa	0.96	-4	-108.58	217.16	< 0.001
	Comunidad	- 82.88 - 4.20PPSG*** - 0.91sa** - 5.48Alt*** + 0.58PPSG:sa**	0.76	-4	-50.031	100.06	< 0.001
	Grupo 1	- 6.82 - 1.18PPSG** + 0.46sa - 0.08Alt + 0.89PPSG:sa**	0.19	-4	-7.3964	14.793	0.005
	Grupo 2	- 9.68 - 2.66PPSG*** + 0.78sa - 0.013Alt + 1.43PPSG:sa**	0.28	-4	-11.347	22.694	< 0.001
Número de especies acumulado	Grupo 3	- 20.13 - 3.19PPSG** + 0.64sa - 0.79Alt + 1.68PPSG:sa**	0.20	-4	-7.7614	15.523	0.003
	Comunidad	- 37.68 - 6.65PPSG*** + 1.32sa - 6.44Alt + 3.92PPSG:sa***	0.27	-4	-10.812	21.625	< 0.001

Finalmente, los modelos generalizados de disimilitud explicaron entre 35.87% y 96% de la desviación (*i.e.*, deviance) en la disimilitud observada en los ensamblajes locales de aves, dependiendo del método para estimar la similitud en composición de especies entre sitios (Figura 17). Los gradientes de Rugosidad (sa) y verdor (PPSG) son los principales determinantes del recambio composicional entre los ensamblajes locales de aves de acuerdo con la partición de variación en ambos modelos. La Rugosidad (sa) también es la variable con la mayor magnitud del efecto (medido como la suma de los coeficientes I-splines y visualizado como la altura máxima de la curva [panel central en la Figura 17]) en los dos modelos, y su relación con la disimilitud composicional es monotónica y aproximadamente lineal. Además de la cantidad de desviación explicada, los modelos ajustados difieren en la contribución relativa de la altitud y la distancia geográfica para explicar el recambio composicional de los ensamblajes de aves (Figura 17). En el modelo ajustado a partir de las probabilidades de ocupación y el índice difuso de Sorensen, la distancia geográfica es la variable menos importante y con menor magnitud del efecto, mientras que la altitud es la tercera variable en orden de importancia y la segunda con el mayor tamaño del efecto después de la Rugosidad. Por otra parte, en el modelo ajustado a partir de la composición observada, la distancia geográfica es más importante que la altitud y su magnitud del efecto es el segundo mayor después de la Rugosidad (Figura 17).

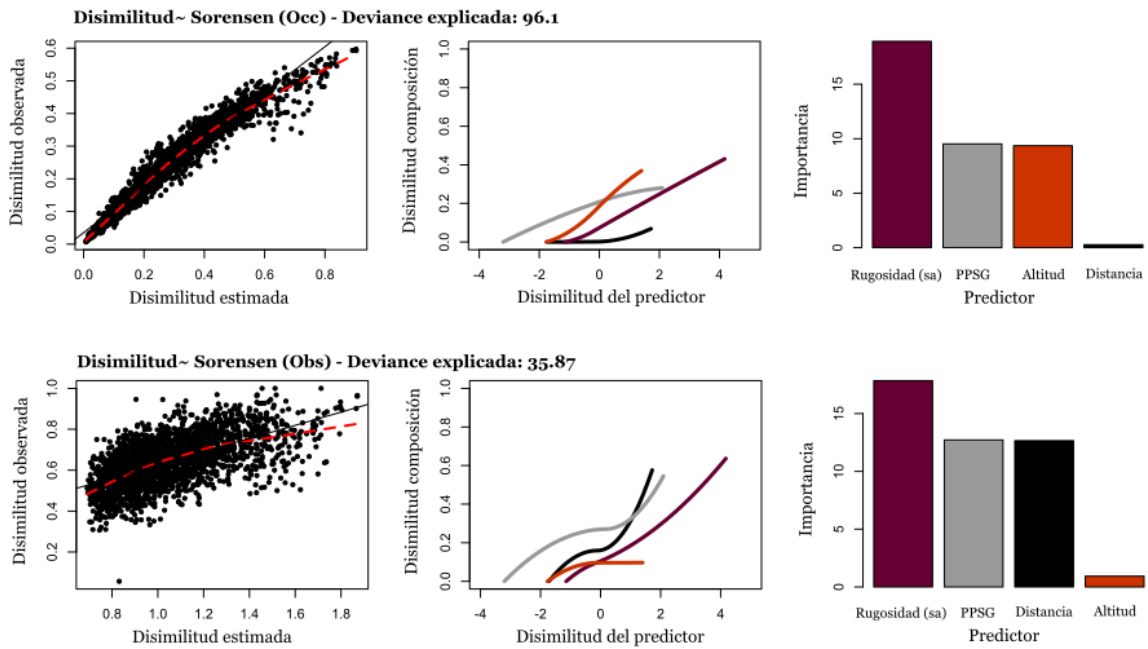


Figura 17. Patrones de recambio composicional entre los ensamblajes locales de aves respecto al gradiente de cambio ambiental representado por la Rugosidad (sa), el verdor (PPSG), la altitud y la distancia geográfica, teniendo en cuenta las probabilidades de ocupación directamente o los patrones observados de incidencia de especies.

3.3 Discusión

El enfoque tradicional para la evaluación del impacto de la transformación del paisaje sobre la biodiversidad se ha centrado principalmente en el modelo de Parche-mosaico-corredor (M-PCM) y la riqueza de especies. Adoptar este enfoque típicamente implica: i. delimitar parches de hábitat a partir de mapas clasificados de coberturas vegetales, ii. definir conjuntos de especies asociadas al hábitat delimitado (*e.g.*, especialistas de bosque), iii. estimar métricas que describan los patrones de tamaño, forma y aislamiento de los parches de hábitat (*i.e.*, métricas de parche), y iv. evaluar la relación entre la biodiversidad y las diferentes métricas de parche. Cada uno de estos pasos implican supuestos y limitaciones, tanto conceptuales como metodológicos, que pueden sesgar las conclusiones obtenidas al evaluar la relación entre paisaje y biodiversidad, que potencialmente pueden llevar a tomar decisiones erradas en términos de conservación biológica. En este estudio se exploró un enfoque alternativo para cuantificar el gradiente ambiental ocasionado por el cambio de uso de suelo en un paisaje altamente intervenido por actividades humanas. Este enfoque se fundamenta en el modelo de gradientes, representando los hábitats en el paisaje de forma continua a partir de un índice espectral de vegetación (*i.e.*, índice espectral polares principal de verdor - PPSG), de manera que no se delimitan hábitats discretos y, en consecuencia, no se definen conjuntos de especies especialistas de hábitat a priori. Dado que la unidad de análisis pasa a ser el sitio y su paisaje local, en lugar de parches de hábitat, se obtuvo una métrica de superficie que describió la variabilidad de los valores del índice espectral de vegetación en el paisaje local (*i.e.*, Rugosidad de superficie - *sa*). De esta forma, el índice espectral de vegetación es un indicador de la composición de la cobertura vegetal en el sitio, y la rugosidad de superficie es un indicador de heterogeneidad o variabilidad de la cobertura vegetal de los sitios que componen los paisajes locales.

Como es de esperar, teniendo en cuenta la teoría de nicho, se evidenció una gran variación interespecífica en la relación exhibida por las aves que componen el conjunto regional de especies en el paisaje estudiado a las diferentes dimensiones del hábitat, las cuales fueron representadas a través de la composición vegetal de los sitios, la variabilidad o heterogeneidad vegetal en los paisajes locales y el gradiente altitudinal. A pesar de esta gran variación interespecífica, las especies analizadas se pueden clasificar en tres grupos diferentes dependiendo de los patrones de ocupación estimados. Gran parte de las especies en el conjunto regional se clasifican en uno u otro grupo de acuerdo con su respuesta específica a la variabilidad en la cobertura vegetal en el paisaje local asociado a cada sitio (cerca del 75% de las especies), y gracias a esto, la variabilidad en cobertura vegetal en los paisajes locales se perfila como el principal determinante de la riqueza de especies de los ensambles de aves. La variabilidad en cobertura vegetal en los paisajes locales determina la riqueza de especies de aves

directamente o modulando el efecto de la composición vegetal de los sitios, dependiendo de si se considera un grupo de especies particular o el ensamble completo. En todos los casos en los que la variabilidad de la cobertura vegetal en el paisaje local modula el efecto de la composición vegetal de los sitios, el efecto de esta última es mayor siempre que la variabilidad vegetal en el paisaje local sea baja; es decir, la cobertura vegetal de un sitio es más importante como determinante de la riqueza de especies cuando la cobertura de los sitios que componen el paisaje local presenta baja variación.

La variabilidad de la cobertura vegetal en los paisajes locales también es el principal determinante del recambio composicional de especies entre los ensambles locales de aves analizados, a pesar de que la cercanía entre sitios de muestreo permite asumir que las aves presentes en la región de estudio (*i.e.*, conjunto regional de especies) tienen la capacidad de movimiento y dispersión suficientes para alcanzar cualquiera de estos puntos (Bélisle et al., 2001; Neuschulz et al., 2013b), y que el gradiente altitudinal es uno de los predictores más importantes de recambio de especies a escala regional (Kattan & Franco, 2004). Esto es particularmente importante para la definición de prioridades de conservación fundamentados en análisis de conectividad y el establecimiento de corredores ecológicos para crear o mejorar sistemas de áreas protegidas interconectadas. Muchos de los análisis de conectividad actuales se fundamentan en la creación de matrices de resistencia o costo de movimiento estructurales, es decir, creadas a partir de las propiedades geométricas de los parches de hábitat, siendo la distancia entre parches uno de los parámetros más comunes. Los resultados obtenidos sugieren que la conectividad ecológica entre los sitios está determinada por la similitud ambiental, medida en términos de cobertura vegetal y su variación, y no por la distancia geográfica que los separa.

A escala de paisaje, la cobertura vegetal y su variación espacial son factores claves en la estructuración de las comunidades de animales, particularmente de aves, ya que pueden influir en las probabilidades de dispersión entre sitios (Bélisle et al., 2001; Biz et al., 2017; Hansbauer et al., 2008), las redes de interacción bióticas (Montoya-Arango et al., 2019), y la idoneidad de hábitat o disponibilidad de recursos (Andren, 1999; Loiselle et al., 2010; A. C. Smith et al., 2011; Villard et al., 1999; Walter et al., 2017b). En este contexto, el tipo de cobertura vegetal presente en un sitio se utiliza comúnmente como indicador de variables de hábitat asociados con el microclima, la estructura vertical o la disponibilidad de recursos para alimentación o reproducción. Así, la variación en tipos de cobertura vegetal entre sitios en un paisaje se interpreta como indicadora de la heterogeneidad espacial en la configuración ambiental. Usualmente la heterogeneidad ambiental se asocia como promotor de biodiversidad (Stein et al., 2014); por ejemplo, mayor cantidad de tipos de hábitats coexistiendo en una región aumenta el número de

especies con diferentes requerimientos de nicho que pueden acceder y explotar los recursos disponibles. Sin embargo, el aumento o modificación de la heterogeneidad en tipos de coberturas vegetales podría ser un indicador de impacto ambiental.

La riqueza de especies y el recambio composicional entre los ensamblajes locales de aves en el paisaje estudiado responden significativamente a los cambios en cobertura vegetal de los sitios y a la variabilidad de la cobertura vegetal entre los sitios que conforman los paisajes locales. Particularmente la variabilidad en cobertura vegetal en los paisajes locales, cuantificada a partir de la métrica de rugosidad de superficie (s_a) puede representar una alternativa a las medidas de área y subdivisión de hábitats discretos en la evaluación de impactos de la transformación del paisaje sobre la biodiversidad.

La integración del modelo de gradientes (M-G) y los modelos de ocupación para múltiples especies podría constituirse en la base para la aplicación de un marco metodológico que permita evaluar la relación entre la configuración de los hábitats y la diversidad de los ensamblajes locales y, además, estimar el efecto de la transformación ambiental de origen antrópico sobre la estructura y composición de estos ensamblajes. Este estudio se concibe como una exploración inicial a la relación existente entre la cobertura vegetal en un sitio y la variabilidad de esta en el paisaje local con la biodiversidad, como punto de partida para la caracterización de métodos alternativos de cuantificar los gradientes ambientales ocasionados por las actividades humanas.

3.4 Material Complementario

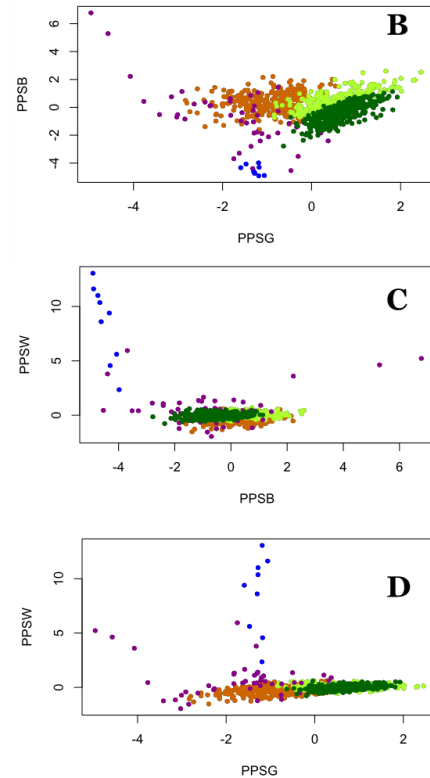
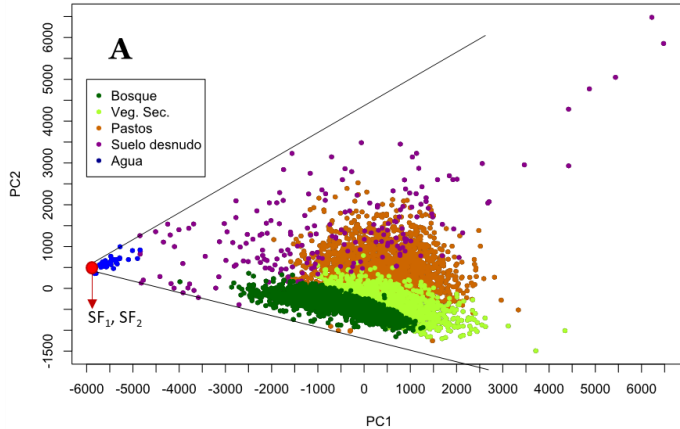
MC.8. Escenas satelitales Sentinel 2 empleadas para en este estudio para realizar la clasificación de coberturas y obtener los índices espectrales principales polares (PPSi).

MC 8. Escenas satelitales Sentinel 2 empleadas para en este estudio para realizar la clasificación de coberturas y obtener los índices espectrales principales polares (PPSi).

Satélite	Referencia	Resolución espacial original(metros)	Año Escena
	S2A_MSIL1C_20160628T153112_N0204_R025_T18NWN_20160628T153114		2016
	S2A_MSIL1C_20160708T152642_N0204_R025_T18NWM_20160708T153015		2016
	S2A_MSIL1C_20160728T152642_N0204_R025_T18NVM_20160728T153016		2016
	S2A_MSIL1C_20160728T152642_N0204_R025_T18NVN_20160728T153016		2016
	S2A_MSIL1C_20160728T152642_N0204_R025_T18NWN_20160728T153016		2016
Sentinel 2A - 2B	S2A_MSIL2A_20170901T152641_N0205_R025_T18NVM_20170901T152638	10 - 20 - 60	2017
	S2A_MSIL2A_20170901T152641_N0205_R025_T18NVN_20170901T152638		2017
	S2A_MSIL2A_20171220T153111_N0206_R025_T18NVM_20171220T170223		2017
	S2A_MSIL2A_20171220T153111_N0206_R025_T18NVN_20171220T170223		2017
	S2B_MSIL2A_20171215T152629_N0206_R025_T18NVM_20171215T201906		2017
	S2B_MSIL2A_20171218T153609_N0206_R068_T18NVM_20171218T172042		2017
	S2B_MSIL2A_20180107T153609_N0206_R068_T18NVN_20180107T185252		2018

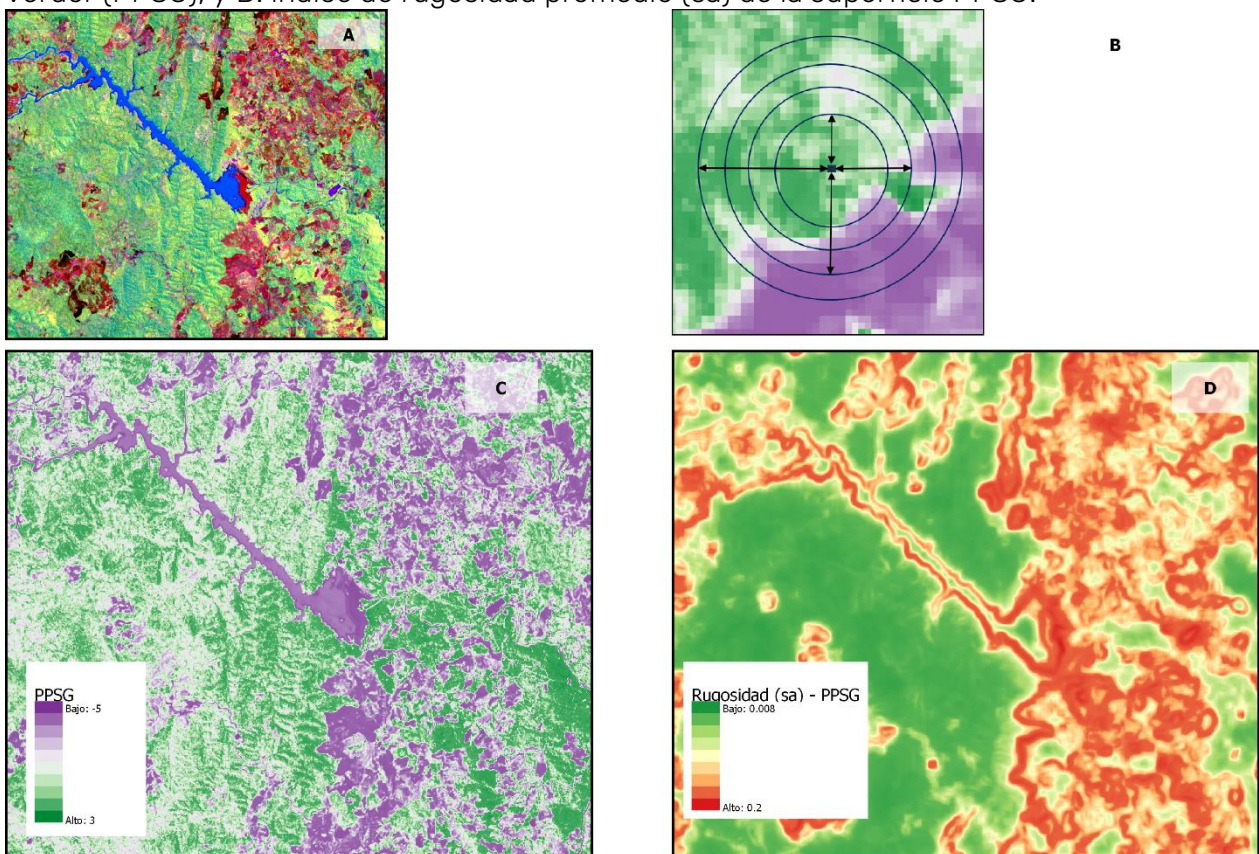
MC.9. Proyección del foco espectral aparente (SF_1 , SF_2) a partir del análisis de componentes principales de las nueve bandas Sentinel 2 (i.e., B2 ~B8, B11 y B12). B, C y D: Comparación entre los índices de Brillo (PPSB), Verdor (PPSG) y Humedad (PPSW). Los valores de PPSG, PPSB y PPSW se encuentran estandarizados.

MC 9. A: Proyección del foco espectral aparente (SF_1 , SF_2) a partir del análisis de componentes principales de las nueve bandas Sentinel 2 (i.e., B2 ~B8, B11 y B12). B, C y D: Comparación entre los índices de Brillo (PPSB), Verdor (PPSG) y Humedad (PPSW). Los valores de PPSG, PPSB y PPSW se encuentran estandarizados.



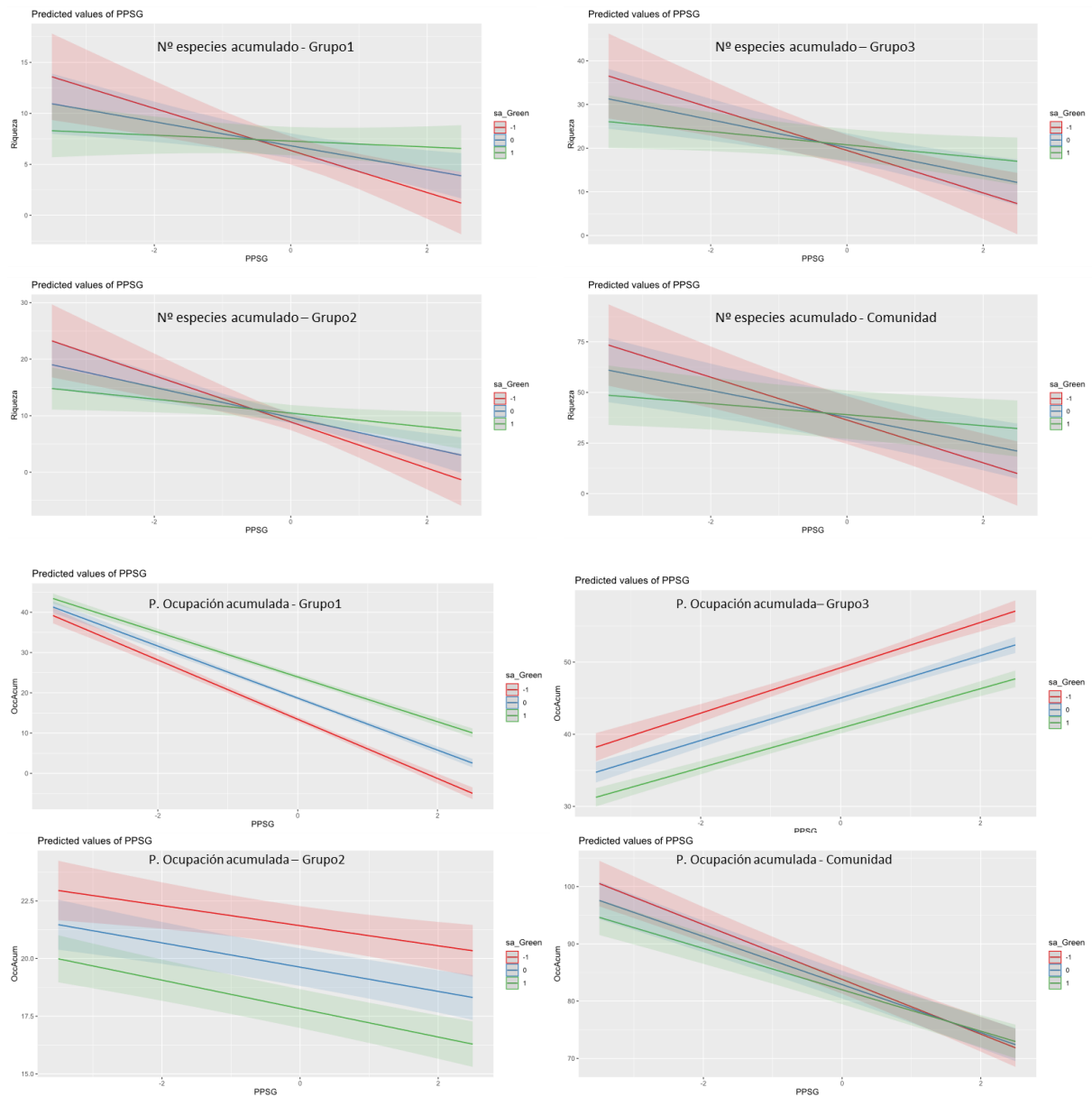
MC.10. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de superficies. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: esquema general del cálculo de métricas de superficie utilizando ventanas circulares de radio variable, C: índice de verdor (PPSG), y D: índice de rugosidad promedio (sa) de la superficie PPSG.

MC 10. Obtención de las métricas de paisaje basadas en el modelo de superficies. A: composición RGB (R: PPSB, G: PPSW, B: PPSW), B: esquema general del cálculo de métricas de superficie utilizando ventanas circulares de radio variable, C: índice de verdor (PPSG), y D: índice de rugosidad promedio (sa) de la superficie PPSG.



MC.12. Interacción estadística entre las variables de verdor (PPSG) y rugosidad (sa) en los modelos de mínimos cuadrados generalizados ajustados para cada uno de los grupos categorizados y la comunidad completa, tanto para el número de especies acumulado como la probabilidad de ocupación acumulada por sitio de muestreo.

MC 12. Interacción estadística entre las variables de verdor (PPSG) y rugosidad (sa) en los modelos de mínimos cuadrados generalizados ajustados para cada uno de los grupos categorizados y la comunidad completa, tanto para el número de especies acumulado como la probabilidad de ocupación acumulada por sitio de muestreo



Especie	Grupo	Verdor (PPSG)				Rugosidad (sa)				Altitud				Fecha				Hora				
		media	de	C1	C2	Rhat	media	de	C1	C2	Rhat	media	de	C1	C2	Rhat	media	de	Rhat			
<i>Streptoprocne rutila</i>	3	0.523	0.725	0.605	0.441	1.003	0.211	0.979	0.321	0.101	1.002	-0.170	0.915	-0.067	-0.273	1.000	0.647	0.234	1.000	0.031	0.238	1.001
<i>Streptoprocne zonalis</i>	3	0.003	0.348	0.043	-0.036	1.001	0.066	0.462	0.118	0.014	1.001	-0.983	0.386	-0.939	-1.026	1.001	0.763	0.111	1.001	0.185	0.115	1.000
<i>Synallaxis albescens</i>	3	0.243	0.445	0.293	0.192	1.002	-0.744	0.751	-0.659	-0.828	1.001	-1.298	0.667	-1.223	-1.374	1.001	0.483	0.136	1.008	0.108	0.134	1.000
<i>Tachyphonus rufus</i>	3	0.717	0.637	0.789	0.646	1.000	-0.309	0.692	-0.231	-0.387	1.006	-0.288	0.657	-0.214	-0.362	1.003	0.761	0.155	1.001	0.041	0.157	1.000
<i>Tangara cyanicalis</i>	3	-0.260	0.787	-0.171	-0.349	1.000	-0.161	1.228	-0.022	-0.299	1.001	-0.333	1.053	-0.214	-0.451	1.000	0.874	0.229	1.003	0.032	0.222	1.001
<i>Tangara inornata</i>	3	-0.580	0.307	-0.545	-0.614	1.004	-0.604	0.321	-0.568	-0.640	1.001	-0.988	0.343	-0.949	-1.027	1.000	0.350	0.121	1.000	-0.352	0.122	1.002
<i>Tapera naevia</i>	3	0.396	0.625	0.466	0.325	1.002	0.807	0.906	0.389	0.185	1.001	0.033	0.885	0.133	-0.067	1.002	0.804	0.161	1.000	0.078	0.161	1.001
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	3	-0.222	0.768	-0.135	-0.308	1.003	-0.756	1.064	-0.636	-0.876	1.006	-0.259	0.982	-0.149	-0.370	1.011	0.636	0.244	1.001	-0.023	0.238	1.004
<i>Thraupis palmarum</i>	3	0.462	0.743	0.546	0.379	1.002	-1.128	0.964	-1.020	-1.237	1.002	-0.261	0.962	-0.153	-0.370	1.006	0.731	0.228	1.001	-0.045	0.238	1.002
<i>Tityra semifasciata</i>	3	0.489	0.692	0.567	0.411	1.001	-1.029	0.944	-0.922	-1.135	1.009	0.857	0.730	0.939	0.774	1.005	0.803	0.230	1.000	0.108	0.225	1.001
<i>Talmomyias sulphureus</i>	3	0.128	0.726	0.210	0.046	1.001	-0.925	1.014	-0.811	-1.039	1.000	0.331	0.935	0.436	0.225	1.000	0.674	0.245	1.001	0.036	0.240	1.001
<i>Trogon caligatus</i>	3	-0.099	0.765	-0.013	-0.185	1.003	-1.068	1.014	-0.954	-1.182	1.005	-0.673	0.962	-0.565	-0.782	1.003	0.831	0.240	1.003	-0.033	0.236	1.000
<i>Trogon chionurus</i>	3	0.118	0.468	0.171	0.066	1.001	-1.703	0.623	-1.633	-1.774	1.002	0.565	0.505	0.622	0.508	1.001	0.492	0.212	1.002	0.027	0.175	1.009
<i>Trogon rufus</i>	3	0.043	0.566	0.106	-0.021	1.002	-1.650	0.815	-1.558	-1.742	1.001	-0.510	0.862	-0.413	-0.607	1.009	0.794	0.198	1.000	-0.051	0.196	1.000
<i>Turdus fuscater</i>	3	-0.098	0.557	-0.035	-0.160	1.001	-0.566	0.754	-0.481	-0.651	1.000	1.075	0.538	1.135	1.014	1.002	0.725	0.242	1.000	0.121	0.207	1.001
<i>Turdus ignobilis</i>	3	0.491	0.702	0.570	0.411	1.009	-0.105	0.961	0.003	-0.214	1.001	0.444	0.881	0.543	0.345	1.002	0.628	0.231	1.000	-0.128	0.230	1.001
<i>Turdus leucomelas</i>	3	-0.040	0.689	0.038	-0.118	1.002	-0.206	0.863	-0.109	-0.303	1.003	0.582	0.817	0.674	0.490	1.000	0.756	0.191	1.003	0.192	0.191	1.001
<i>Tyrannulus elatus</i>	3	-0.107	0.558	-0.044	-0.170	1.001	-0.646	0.850	-0.550	-0.742	1.001	1.345	0.538	1.406	1.285	1.001	0.672	0.250	1.002	0.278	0.208	1.002
<i>Tyrannus melancholicus</i>	3	0.238	0.699	0.317	0.159	1.003	-1.384	0.938	-1.278	-1.490	1.000	-0.327	0.907	-0.225	-0.429	1.000	0.658	0.249	1.003	-0.031	0.230	1.000
<i>Vireo leucophrys</i>	3	0.258	0.647	0.331	0.185	1.003	-1.889	0.959	-1.781	-1.997	1.001	0.184	0.683	0.261	0.107	1.002	0.832	0.213	1.004	0.222	0.205	1.002
<i>Vireo olivaceus</i>	3	0.294	0.707	0.374	0.214	1.009	-0.559	0.956	-0.452	-0.667	1.009	-0.718	0.891	-0.617	-0.818	1.002	0.616	0.243	1.002	-0.095	0.236	1.002
<i>Volatinia jacarina</i>	3	0.101	0.671	0.177	0.026	1.000	-0.985	0.896	-0.885	-1.086	1.003	-0.586	0.941	-0.280	-0.492	1.002	0.507	0.212	1.000	-0.065	0.208	1.000
<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>	3	0.105	0.703	0.184	0.025	1.005	-1.315	0.979	-1.204	-1.425	1.005	0.213	0.780	0.301	0.125	1.000	0.903	0.206	1.002	0.193	0.210	1.002
<i>Zonotrichia capensis</i>	3	0.434	0.603	0.502	0.366	1.003	-0.673	0.772	-0.586	-0.760	1.001	-0.435	0.744	-0.351	-0.518	1.001	0.453	0.176	1.004	-0.114	0.178	1.002

Especie	Psi.media	Psi.de	Grupo	Especie	Psi.media	Psi.de	Grupo	Especie	Psi.media	Psi.de	Grupo
<i>Amazona ochrocephala</i>	0.039	0.044	1	<i>Malacoptila mystacalis</i>	0.474	0.285	2	<i>Melanerpes pulcher</i>	0.343	0.190	3
<i>Arremon aurantirostris</i>	0.106	0.159	1	<i>Microrhopias quixensis</i>	0.401	0.119	2	<i>Melanerpes pulcherani</i>	0.882	0.109	3
<i>Automolus ochrolaemus</i>	0.933	0.040	1	<i>Mionectes oleagineus</i>	0.647	0.208	2	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	0.232	0.272	3
<i>Buteogallus meridionalis</i>	0.210	0.155	1	<i>Mionectes olivaceus</i>	0.362	0.087	2	<i>Microcerclus marginatus</i>	0.227	0.196	3
<i>Camplostoma obsoletum</i>	0.295	0.295	1	<i>Molothrus bonariensis</i>	0.255	0.275	2	<i>Milvago chimachima</i>	0.336	0.316	3
<i>Campylorhynchus griseus</i>	0.058	0.036	1	<i>Momotus subrufescens</i>	0.390	0.097	2	<i>Mimus gilvus</i>	0.506	0.303	3
<i>Capito hypoleucus</i>	0.200	0.268	1	<i>Morphnarchus princeps</i>	0.679	0.080	2	<i>Mionectes striaticollis</i>	0.839	0.058	3
<i>Chlorophanes spiza</i>	0.436	0.129	1	<i>Myiarchus cephalotes</i>	0.140	0.054	2	<i>Momotus aequatorialis</i>	0.347	0.256	3
<i>Chlorophonia cyanea</i>	0.243	0.269	1	<i>Myiophobus fasciatus</i>	0.371	0.134	2	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	0.261	0.268	3
<i>Colaptes punctigula</i>	0.257	0.235	1	<i>Myiozetetes similis</i>	0.336	0.303	2	<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.823	0.148	3
<i>Colonia colonus</i>	0.110	0.062	1	<i>Myrmotherula schisticolor</i>	0.231	0.117	2	<i>Myiothlypis coronata</i>	0.200	0.191	3
<i>Coragyps atratus</i>	0.519	0.283	1	<i>Nystalus radiatus</i>	0.161	0.072	2	<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	0.548	0.077	3
<i>Crotophaga ani</i>	0.293	0.287	1	<i>Ortalis columbiana</i>	0.360	0.311	2	<i>Myrmeciza immaculata</i>	0.252	0.274	3
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	0.835	0.119	1	<i>Pachyramphus rufus</i>	0.622	0.277	2	<i>Odontophorus gujanensis</i>	0.682	0.102	3
<i>Cyanocorax yncas</i>	0.265	0.282	1	<i>Pachysylvia semibrunea</i>	0.195	0.259	2	<i>Oncostoma olivaceum</i>	0.256	0.283	3
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	0.043	0.053	1	<i>Patagioenas plumbea</i>	0.707	0.230	2	<i>Pachyramphus cinnamomeus</i>	0.288	0.187	3
<i>Elaenia chiriquensis</i>	0.663	0.142	1	<i>Pheugopedius fasciatoventris</i>	0.325	0.120	2	<i>Patagioenas cayennensis</i>	0.028	0.019	3
<i>Elaenia flavogaster</i>	0.654	0.168	1	<i>Picoides fumigatus</i>	0.730	0.078	2	<i>Patagioenas speciosa</i>	0.017	0.020	3
<i>Euphonia cyanocephala</i>	0.753	0.072	1	<i>Platyrinchus platyrhynchos</i>	0.078	0.074	2	<i>Patagioenas subvinacea</i>	0.618	0.076	3
<i>Euphonia xanthogaster</i>	0.504	0.159	1	<i>Ramphocelus flammigerus icteronotus</i>	0.536	0.224	2	<i>Phaethornis striigularis</i>	0.037	0.048	3
<i>Gymnophis bicolor</i>	0.173	0.075	1	<i>Saltator atripennis</i>	0.096	0.045	2	<i>Philydor fuscipenne</i>	0.780	0.106	3
<i>Habia gutturalis</i>	0.325	0.164	1	<i>Saltator coerulescens</i>	0.215	0.263	2	<i>Phyllomyias griseiceps</i>	0.685	0.194	3
<i>Hemithraupis guira</i>	0.261	0.285	1	<i>Scytalopus atratus</i>	0.214	0.265	2	<i>Playa cayana</i>	0.334	0.287	3
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	0.192	0.260	1	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	0.144	0.192	2	<i>Piculus leucolaemus</i>	0.786	0.180	3
<i>Lateralus albigularis</i>	0.635	0.146	1	<i>Sporophila crassirostris</i>	0.041	0.027	2	<i>Pionus chalcopterus</i>	0.056	0.097	3
<i>Legatus leucophaius</i>	0.848	0.082	1	<i>Sporophila intermedia</i>	0.123	0.158	2	<i>Pionus menstruus</i>	0.292	0.291	3
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	0.270	0.294	1	<i>Sporophila luctuosa</i>	0.377	0.111	2	<i>Piprites chloris</i>	0.485	0.298	3
<i>Machaeropterus regulus</i>	0.032	0.023	1	<i>Tersina viridis</i>	0.260	0.264	2	<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.445	0.202	3
<i>Megarynchus pitangua</i>	0.292	0.276	1	<i>Todirostrum cinereum</i>	0.580	0.090	2	<i>Poecilatriccus sylvia</i>	0.840	0.087	3
<i>Myiopagis gaimardii</i>	0.144	0.055	1	<i>Todirostrum nigriceps</i>	0.073	0.059	2	<i>Pragne chalybea</i>	0.752	0.132	3
<i>Myiornis atricapillus</i>	0.134	0.177	1	<i>Vanellus chilensis</i>	0.161	0.081	2	<i>Pseudotriccus ruficeps</i>	0.408	0.250	3

5. Assessing bird habitat occupancy from gradient-based landscape metrics and polar spectral indices in the Colombian Andean región

Carlos Eduardo Ortiz-Yusty¹, Juan Luis Parra², Andrea Morales-Rozo³, Roberto Munguía-Steyer⁴, Joan Gastón Zamora Abrego⁵,

¹ Cuántico Eco Lab. Carrera 56c #83DDsur-52 (interior 1212), La Estrella, Antioquia, Colombia. e-mail: carlos.ortiz@cuantico.com.co. orcid: 0000-0002-8119-5270

² Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Calle 67 No. 53 - 108, Medellín, Antioquia, Colombia. e-mail: juanl.parra@udea.edu.co. orcid: 0000-0002-5689-1872

³ Grupo de investigación ECOTONOS, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de Los Llanos, Villavicencio, Colombia. amoralesrozo@unillanos.edu.co. orcid: 0000-0002-6920-8438

⁴ Unidad de Morfología y Función, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México. e-mail: rmunguia.steyer@gmail.com. orcid: 0000-0002-2951-4684

⁵ Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Escuela de Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Kilómetro 9 Vía Valledupar - La Paz,

La Paz, Cesar, Colombia. e-mail: jogzamoraab@unal.edu.co. orcid: 0000-0003-2904-4077

Corresponding author

Carlos Eduardo Ortiz-Yusty. e-mail: carlos.ortiz@cuantico.com.co. telephone number: +57 3207971198



Assessing bird habitat occupancy from gradient-based landscape metrics and principal polar spectral indices in the colombian andean region

Carlos Eduardo Ortiz-Yusty · Juan Luis Parra ·
Andrea Morales-Rozo · Roberto Munguía-Steyer ·
Joan Gastón Zamora Abrego

Received: 30 March 2022 / Accepted: 16 December 2022
© The Author(s) 2023

Abstract

Context The patch-mosaic model (PMM) is the most common way to describe the landscape in ecological research. Despite this, the gradient model (GM) was proposed as a more accurate representation of the heterogeneity of landscapes; however, little has been explored on the behavior and performance of continuous variables and surface-based metrics from GM under different analytical scenarios.

Objectives We address the question: which landscape metrics, patch-based or surface-based, best explain habitat occupancy patterns of six bird species with different ecological preferences?

Methods We generated detection histories for six bird species in a fragmented Andean landscape from Colombia. We obtain patch-based metrics from a land cover classification and surface-based metrics from the principal polar spectral indices (PPSi) to describe the landscape. Finally, we fitted dynamic occupancy models using variables derived from landscape models and compared their performance using quasi-AIC for each species.

Results We obtained 909 detections for the six selected bird species. We found that PPSi and surface-based metrics were more informative when assessing occupancy patterns for five of the six species studied. In addition, surface-based metrics allowed to detect interspecific differences between species beyond an affinity for a particular cover type.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01580-z>.

C. E. Ortiz-Yusty (✉)
Cuántico Eco Lab, Carrera 56c #83DDsur-52 (interior 1212), La Estrella, Antioquia, Colombia
e-mail: carlos.ortiz@cuantico.com.co

J. L. Parra
Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Calle 67 No. 53 - 108, Medellín, Antioquia, Colombia
e-mail: juanl.parra@udea.edu.co

A. Morales-Rozo
Grupo de investigación ECOTONOS, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de Los Llanos, Villavicencio, Colombia
e-mail: amoralesrozo@unillanos.edu.co

R. Munguía-Steyer
Unidad de Morfología y Función, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, Coyoacán, Mexico
e-mail: rmunguia.steyer@gmail.com

J. G. Zamora Abrego
Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Escuela de Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Kilómetro 9 Vía Valledupar - La Paz, La Paz, Cesar, Colombia
e-mail: jogzamoraab@unal.edu.co

4. Literatura citada

- Abbot, E. J., & Firestone, F. A. (1933). Specifying surface quality. *Mechanical Engineering*, 55(9), 569–572.
- Abdel Moniem, H. E. M., & Holland, J. D. (2013). Habitat connectivity for pollinator beetles using surface metrics. *Landscape Ecology*, 28(7), 1251–1267. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9886-9>
- Abouheif, E. (1999). A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evolutionary Ecology Research*, 1(8), 895–909.
- Algar, A. C., Kerr, J. T., & Currie, D. J. (2009). Evolutionary constraints on regional faunas: Whom, but not how many. *Ecology Letters*, 12(1), 57–65. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01260.x>
- Alvarado, F., Andrade, E. R., Santos, B. A., Prescott, G., Souza, G., & Escobar, F. (2018). Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetle phylogenetic diversity. *Ecological Indicators*, 93(May), 524–532. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.041>
- Anderson, D., & Burnham, K. (2002). *Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach* (Second Edi). Springer-Verlag New York Inc.
- Andrade, E. R., Jardim, J. G., Santos, B. A., Melo, F. P. L., Talora, D. C., Faria, D., & Cazetta, E. (2015). Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 349, 73–84. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.049>
- Andren, H. (1999). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *NCASI Technical Bulletin*, 71(781 I), 12–13. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F. P. L., Tabarelli, M., & Santos, B. A. (2012). Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*, 100(3), 702–711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x>
- Barbosa, A. M. (2015). fuzzySim: Applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), 853–858. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12372>
- Barker, G. M. (2002). Phylogenetic diversity: A quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 165–194. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00055.x>

- Barlow, J., Mestre, L. A. M., Gardner, T. A., & Peres, C. A. (2007a). The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. *Biological Conservation*, *136*(2), 212–231. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.11.021>
- Barlow, J., Mestre, L. A. M., Gardner, T. A., & Peres, C. A. (2007b). The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. *Biological Conservation*, *136*(2), 212–231. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.11.021>
- Bélisle, M., Desbochers, A., & Fortin, M. J. (2001). Influence of forest cover on the movements of forest birds: A homing experiment. *Ecology*, *82*(7), 1893–1904. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1893:IOFCOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1893:IOFCOT]2.0.CO;2)
- Bello, F., Fibich, P., Zelený, D., Kopecký, M., Mudrák, O., Chytrý, M., Pyšek, P., Wild, J., Michalcová, D., Sádlo, J., Šmilauer, P., Lepš, J., & Pärtel, M. (2016). Measuring size and composition of species pools: A comparison of dark diversity estimates. *Ecology and Evolution*, *6*(12), 4088–4101. <https://doi.org/10.1002/ece3.2169>
- Beninde, J., Feldmeier, S., Werner, M., Peroverde, D., Schulte, U., Hochkirch, A., & Veith, M. (2016). Cityscape genetics: Structural vs. Functional connectivity of an urban lizard population. *Molecular Ecology*, *25*(20), 4984–5000. <https://doi.org/10.1111/mec.13810>
- Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., Palma, A. De, Di, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., Echeverria-london, S., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Laginha, D., ... Mace, G. M. (2015). *Global effects of land use on local terrestrial biodiversity*. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Biz, M., Cornelius, C., & Metzger, J. P. W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*(1), 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.001>
- Bregman, T. P., Sekercioglu, C. H., & Tobias, J. A. (2014). Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation*, *169*, 372–383. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.024>
- Bruton, M. J., Maron, M., Levin, N., & McAlpine, C. A. (2015). Testing the relevance of binary, mosaic and continuous landscape conceptualisations to reptiles in regenerating dryland landscapes. *Landscape Ecology*, *30*(4), 715–728. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0157-9>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, *48*(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P. A. V., & Carvalho, J. C. (2014). A new frontier in biodiversity inventory: A proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(5), 452–461. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12173>
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015a). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, *184*, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>

- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015b). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- Chazdon, R. L., Chao, A., Colwell, R. K., Lin, S. Y., Norden, N., Letcher, S. G., Clark, D. B., Finegan, B., & Arroyo, J. P. (2011). A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, 92(6), 1332–1343. <https://doi.org/10.1890/10-1345.1>
- Cisneros, L. M. M., Fagan, M. E. E., & Willig, M. R. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*, 21(5), 523–533. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology*, 24(1), 252. <https://doi.org/10.2307/2256278>
- Colace, M., Lavorel, S., Grigulis, K., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R., Fourier, J., & Cedex, G. (2011). *Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services*. 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Congedo, L. (2016). *Semi-Automatic Classification Plugin Documentation. Release 6.0.1.1*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29474.02242/1>
- Correa Ayram, C. A., Etter, A., Díaz-Timoté, J., Rodríguez Buriticá, S., Ramírez, W., & Corzo, G. (2020). Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators*, 117(April), 106630. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>
- Cushman, S. A., Gutzweiler, K., Evans, J. S., & McGarigal, K. (2010). The gradient paradigm: A conceptual and analytical framework for landscape ecology. In *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation* (pp. 83–108). Springer.
- Cushman, S. A., McKelvey, K. S., Flather, C. H., & McGarigal, K. (2008). Do forest community types provide a sufficient basis to evaluate biological diversity? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(1), 13–17. <https://doi.org/10.1890/070039>
- De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J., & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: Showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>
- De Camargo, R. X., Boucher-Lalonde, V., & Currie, D. J. (2018). At the landscape level, birds respond strongly to habitat amount but weakly to fragmentation. *Diversity and Distributions*, 24(5), 629–639. <https://doi.org/10.1111/ddi.12706>
- Devictor, V., Moullot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13(8), 1030–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>

- Dorazio, R. M. (2014). *Accounting for imperfect detection and survey bias in statistical analysis of presence-only data*. 1472–1484. <https://doi.org/10.1111/geb.12216>
- Dorazio, R. M., Royle, J. A., Söderström, B., & Glimskär, A. (2006). Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology*, *87*(4), 842–854. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[842:ESRAAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[842:ESRAAB]2.0.CO;2)
- Dreiss, L. M., Burgio, K. R., Cisneros, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., & Willig, M. R. (2015). Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, *38*(9), 876–888. <https://doi.org/10.1111/ecog.00971>
- Dutilleul, P., Clifford, P., Richardson, S., & Hemon, D. (1993). Modifying the t Test for Assessing the Correlation Between Two Spatial Processes. *Biometrics*, *49*(1), 305. <https://doi.org/10.2307/2532625>
- Echeverría-Londoño, S., Newbold, T., Hudson, L. N., Contu, S., Hill, S. L. L., Lysenko, I., Arbeláez-Cortés, E., Armbrrecht, I., Boekhout, T., Cabra-García, J., Dominguez-Haydar, Y., Nates-Parra, G., Gutiérrez-Lamus, D. L., Higuera, D., Isaacs-Cubides, P. J., López-Quintero, C. A., Martínez, E., Miranda-Esquivel, D. R., Navarro-Iriarte, L. E., ... Purvis, A. (2016). Modelling and projecting the response of local assemblage composition to land use change across Colombia. *Diversity and Distributions*, *22*(11), 1099–1111. <https://doi.org/10.1111/ddi.12478>
- Ernst, R., Linsenmair, K. E., & Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, *133*(2), 143–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.028>
- Espinal, L. Sigifredo. (1985). Geografía Ecológica del Departamento de Antioquia (Zonas de Vida (Formaciones Vegetales) del Departamento de Antioquia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, *38*(1), 5–106.
- Estrada, A., Real, R., & Vargas, J. M. (2011). Assessing coincidence between priority conservation areas for vertebrate groups in a Mediterranean hotspot. *Biological Conservation*, *144*(3), 1120–1129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.031>
- F. Dormann, C., M. McPherson, J., B. Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., G. Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., R. Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., M. Schurr, F., & Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, *30*(5), 609–628. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>
- Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management*, *61*(3), 603. <https://doi.org/10.2307/3802168>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, *40*(9), 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(1), 33–41. <https://doi.org/10.1111/geb.12839>

- Fahrig, L. (2020). Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography*, August 2019, 1–14. <https://doi.org/10.1111/geb.13059>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A. G., Koper, N., Martin, A. E., Martin, J. L., Metzger, J. P., Morrison, P., Rhodes, J. R., Saunders, D. A., Simberloff, D., Smith, A. C., ... Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230(October 2018), 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Faith, D. P., Reid, C. A. M., & Hunter, J. (2004). Integrating Phylogenetic Diversity, Complementarity, and Endemism for Conservation Assessment. *Conservation Biology*, 18(1), 255–261. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00330.x>
- Fardila, D., Kelly, L. T., Moore, J. L., & McCarthy, M. A. (2017). A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. *Biological Conservation*, 212(March), 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.031>
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13(3), 252–264. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x>
- Fiske, I. J., & Chandler, R. B. (2011). Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10), 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F. P. L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tscharntke, T., Laurance, W. F., Lovejoy, T., & Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226(July), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Frazier, A. E., & Kedron, P. (2017). Landscape Metrics: Past Progress and Future Directions. *Current Landscape Ecology Reports*, 2(3), 63–72. <https://doi.org/10.1007/s40823-017-0026-0>
- Frishkoff, L. O., Karp, D. S., M'Gonigle, L. K., Mendenhall, C. D., Zook, J., Kremen, C., Hadly, E. A., & Daily, G. C. (2014). Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. *Science*, 345(6202), 1343–1346. <https://doi.org/10.1126/science.1254610>
- Gardiner, R., Bain, G., Hamer, R., Jones, M. E., & Johnson, C. N. (2018). Habitat amount and quality, not patch size, determine persistence of a woodland-dependent

- mammal in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 33(11), 1837–1849. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0722-0>
- Geoffroy, C., Fiola, M. L., Bélisle, M., & Villard, M. A. (2019a). Functional connectivity in forest birds: Evidence for species-specificity and anisotropy. *Landscape Ecology*, 34(6), 1363–1377. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00849-0>
- Geoffroy, C., Fiola, M. L., Bélisle, M., & Villard, M. A. (2019b). Functional connectivity in forest birds: Evidence for species-specificity and anisotropy. *Landscape Ecology*, 34(6), 1363–1377. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00849-0>
- Gittleman, J. L., & Kot, M. (1990). Adaptation: Statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology*, 39(3), 227–241.
- Godron, M. (1981). Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. *BioScience*, 31(10), 733–740. <https://doi.org/10.2307/1308780>
- Gomez, C., Tenorio, E. A., & Cadena, D. (2020). 100+ years of bird survey data reveal changes in functional fingerprints indexing ecosystem health of a tropical montane forest through time. *BioRxiv*.
- González, J. J., Etter, A. A., Sarmiento, A. H., Orrego, S. A., Ramírez, C., Cabrera, E., Vargas, D., Galindo, G., García, M. C., & Ordoñez, M. F. (2011). Análisis de tendencias y patrones espaciales de deforestación en Colombia. In *Ideam*.
- Gotelli, N. J. (2000). Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*, 81(9), 2606. <https://doi.org/10.2307/177478>
- Gustafson, E. J. (2019). How has the state-of-the-art for quantification of landscape pattern advanced in the twenty-first century? *Landscape Ecology*, 34(9), 2065–2072. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0709-x>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth ' s ecosystems. *Applied Ecology*, March, 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Haddad, N. M., Gonzalez, A., Brudvig, L. A., Burt, M. A., Levey, D. J., & Damschen, E. I. (2017). Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography*, 40(1), 48–55. <https://doi.org/10.1111/ecog.02535>
- Halstead, K. E., Alexander, J. D., Hadley, A. S., Stephens, J. L., Yang, Z., & Betts, M. G. (2019). Using a species-centered approach to predict bird community responses to habitat fragmentation. *Landscape Ecology*, 34(8), 1919–1935. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00860-5>
- Hansbauer, M. M., Storch, I., Pimentel, R. G., & Metzger, J. P. (2008). Comparative range use by three Atlantic Forest understorey bird species in relation to forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology*, 24(3), 291–299. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005002>
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., & Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160), 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hardy, O. J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: Statistical performances of different null models and test statistics on a locally

- neutral community. *Journal of Ecology*, 96(5), 914–926. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01421.x>
- He, F., & Legendre, P. (2002). Species Diversity Patterns Derived from Species–Area Models. *Ecology*, 83(5), 1185. <https://doi.org/10.2307/3071933>
- Helmus, M. R., Bland, T. J., Williams, C. K., & Ives, A. R. (2007). Phylogenetic Measures of Biodiversity. *The American Naturalist*, 169(3), E68–E83. <https://doi.org/10.1086/511334>
- Helmus, M. R., & Ives, A. R. (2012). Phylogenetic diversity–area curves. *Ecology*, 93(sp8), S31–S43. <https://doi.org/10.1890/11-0435.1>
- Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). Landscapemetrics: An open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 227–248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- IDEAM, I., IAVH, S., & IIAP, I. (2017). *Mapa Ecosistemas Continentales, Costeros y Marinos de Colombia*. IDEAM Bogotá DC, Colombia.
- Iknayan, K. J., Tingley, M. W., Furnas, B. J., & Beissinger, S. R. (2014). Detecting diversity: Emerging methods to estimate species diversity. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 29, Issue 2, pp. 97–106). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.10.012>
- Detecting the Multiple Facets of Biodiversity, 31 *Trends in Ecology and Evolution* 527 (2016). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.04.002>
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Redding, D. W., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2014). Global Distribution and Conservation of Evolutionary Distinctness in Birds. *Current Biology*, 24(9), 919–930. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.011>
- K. McGarigal. (2002). Landscape pattern metrics. *Encyclopedia of Environmetrics*, 21(3), 1. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.val006.pub2>
- Kattan, G. H., & Franco, P. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: Area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13(5), 451–458. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00117.x>
- Kedron, P. J., Frazier, A. E., Ovando-Montejo, G. A., & Wang, J. (2018). Surface metrics for landscape ecology: A comparison of landscape models across ecoregions and scales. *Landscape Ecology*, 33(9), 1489–1504. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0685-1>
- Keinath, D. A., Doak, D. F., Hodges, K. E., Prugh, L. R., Fagan, W., Sekercioglu, C. H., Bucharth, S. H. M., & Kauffman, M. (2017). A global analysis of traits predicting species sensitivity to habitat fragmentation. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), 115–127. <https://doi.org/10.1111/geb.12509>
- Kennedy, C. M., Marra, P. P., Fagan, W. F., & Neel, M. C. (2010a). Landscape matrix and species traits mediate responses of Neotropical resident birds to forest fragmentation in Jamaica. *Ecological Monographs*, 80(4), 651–669. <https://doi.org/10.1890/09-0904.1>

- Kennedy, C. M., Marra, P. P., Fagan, W. F., & Neel, M. C. (2010b). Landscape matrix and species traits mediate responses of Neotropical resident birds to forest fragmentation in Jamaica. *Ecological Monographs*, *80*(4), 651–669. <https://doi.org/10.1890/09-0904.1>
- Kerr, J. T., & Currie, D. J. (1999). The relative importance of evolutionary and environmental controls on broad-scale patterns of species richness in North America. *Ecoscience*, *6*(3), 329–337. <https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682546>
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, *29*(5), 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kupfer, J. A. (2012). Landscape ecology and biogeography: Rethinking landscape metrics in a post-FRAGSTATS landscape. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, *36*(3), 400–420. <https://doi.org/10.1177/0309133312439594>
- Lausch, A., Blaschke, T., Haase, D., Herzog, F., Syrbe, R. U., Tischendorf, L., & Walz, U. (2015). Understanding and quantifying landscape structure—A review on relevant process characteristics, data models and landscape metrics. *Ecological Modelling*, *295*(January), 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.08.018>
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., Bello, F. De, Berg, M. P., Roux, X. Le, Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R. J., & Sandra, D. (2013). *SPECIAL FEATURE: FUNCTIONAL DIVERSITY A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services*. *24*, 942–948. <https://doi.org/10.1111/jvs.12083>
- Li, S., & Yang, B. (2015). Introducing a new method for assessing spatially explicit processes of landscape fragmentation. *Ecological Indicators*, *56*, 116–124. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.031>
- Lindenmayer, D. B., Fischer, J., & Hobbs, R. (2007). The need for pluralism in landscape models: A reply to Dunn and Majer. *Oikos*, *116*(8), 1419–1421. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16133.x>
- Loiselle, B. A., Graham, C. H., Goerck, J. M., & Ribeiro, M. C. (2010). Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil. *Journal of Biogeography*, *37*(7), 1288–1301. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02285.x>
- Louis, J., Debaecker, V., Pflug, B., Main-Knorn, M., Bieniarz, J., Mueller-Wilm, U., Cadau, E., & Gascon, F. (2016). Sentinel-2 SEN2COR: L2A processor for users. *Proceedings of the Living Planet Symposium, Prague, Czech Republic*, 9–13.
- Luck, G. W., Carter, A., & Smallbone, L. (2013). Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE*, *8*(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063671>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology I. Princeton University Press. Princeton, New Jersey*.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is

- detected imperfectly. *Ecology*, 84(8), 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L., & Hines, J. E. (2017). *Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2018). *Chapter 4—Basic Presence/Absence Situation* (D. I. MacKenzie, J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey, & J. E. B. T.-O. E. and M. (Second E. Hines, Eds.; pp. 115–215). Academic Press. <https://doi.org/g/10.1016/B978-0-12-407197-1.00006-5>
- Main-Knorn, M., Pflug, B., Louis, J., Debaecker, V., Müller-Wilm, U., & Gascon, F. (2017). Sen2Cor for Sentinel-2. *Image and Signal Processing for Remote Sensing XXIII*, 10427, 1042704.
- Mangiafico, S. (2019). *Rcompanion: Functions to support extension education program evaluation. R package version 2.0*.
- Martin, C. A. (2018). An early synthesis of the habitat amount hypothesis. *Landscape Ecology*, 33(11), 1831–1835. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0716-y>
- Mason, N. W. H., & De Bello, F. (2013). Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 777–780. <https://doi.org/10.1111/jvs.12097>
- Mason, N. W. H. H. W. H., De Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., Bello, F. De, Mouillot, D., Pavoine, S., De Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794–806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>
- Matos, F. A. R., Magnago, L. F. S., Gastauer, M., Carreiras, J. M. B., Simonelli, M., Meira-Neto, J. A. A., & Edwards, D. P. (2017). Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *Journal of Ecology*, 105(1), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12661>
- McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2005). The gradient concept of landscape structure. In *Issues and Perspectives in Landscape Ecology* (pp. 112–119). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CB09780511614415.013>
- McGarigal, K., & Marks, B. J. (1995). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *General Technical Report - US Department of Agriculture, Forest Service, PNW-GTR-351*, 122.
- McGarigal, K., Tagil, S., & Cushman, S. A. (2009). Surface metrics: An alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, 24(3), 433–450. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9327-y>
- McMullan, M., Donegan, T. M., & Quevedo, A. (2011). *Guía de Campo de las Aves de Colombia*. ProAves.
- Medeiros, H. R., Bochio, G. M., Ribeiro, M. C., Torezan, J. M., & dos Anjos, L. (2015). Combining plant and bird data increases the accuracy of an Index of Biotic Integrity to assess conservation levels of tropical forest fragments. *Journal for Nature Conservation*, 25, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.01.008>

- Merckx, T., Dantas de Miranda, M., & Pereira, H. M. (2019). Habitat amount, not patch size and isolation, drives species richness of macro-moth communities in countryside landscapes. *Journal of Biogeography*, *46*(5), 956–967. <https://doi.org/10.1111/jbi.13544>
- Miguet, P., Fahrig, L., & Lavigne, C. (2017). How to quantify a distance-dependent landscape effect on a biological response. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*(12), 1717–1724. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12830>
- Mihaljevic, J. R., Maxwell, J. B., & Johnson, P. T. J. (2015). Using multispecies occupancy models to improve the characterization and understanding of metacommunity structure. *Ecology*, *96*(7), 1783–1792. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- Miller, E. T., Zanne, A. E., & Ricklefs, R. E. (2013). Niche conservatism constrains Australian honeyeater assemblages in stressful environments. *Ecology Letters*, *16*(9), 1186–1194. <https://doi.org/10.1111/ele.12156>
- Moffiet, T., Armston, J. D., & Mengersen, K. (2010a). Motivation, development and validation of a new spectral greenness index: A spectral dimension related to foliage projective cover. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *65*(1), 26–41. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2009.08.002>
- Moffiet, T., Armston, J. D., & Mengersen, K. (2010b). Motivation, development and validation of a new spectral greenness index: A spectral dimension related to foliage projective cover. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, *65*(1), 26–41. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2009.08.002>
- Montoya-Arango, S., Acevedo-Quintero, J. F., & Parra, J. L. (2019). Abundance and size of birds determine the position of the species in plantfrugivore interaction networks in fragmented forests. *Community Ecology*, *20*(1), 75–82. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.1.8>
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., de Andrade, E. R., Santos, B. A., Cazetta, E., & Faria, D. (2018). Compensatory dynamics maintain bird phylogenetic diversity in fragmented tropical landscapes. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1), 256–266. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12962>
- Morrison, M. L., & Hall, S. L. (2002). Standard terminology: Toward a common language to advance ecological understanding and application. In *Predicting species occurrences. Issues of accuracy and scale* (pp. 43–52). Island Press.
- Mortelliti, A., Fagiani, S., Battisti, C., Capizzi, D., & Boitani, L. (2010). Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and Distributions*, *16*(6), 941–951. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00701.x>
- Mühlner, S., Kormann, U., Schmidt-Entling, M., Herzog, F., & Bailey, D. (2010). Structural Versus Functional Habitat Connectivity Measures to Explain Bird Diversity in Fragmented Orchards. *Journal of Landscape Ecology*, *3*(1), 52–64. <https://doi.org/10.2478/v10285-012-0023-2>
- Munguía-Rosas, M. A., Jurado-Dzib, S. G., Mezeta-Cob, C. R., Montiel, S., Rojas, A., & Pech-Canché, J. M. (2014). Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology*, *30*(4), 323–333. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000194>

- Nagelkerke, N. J. D. (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, 78(3), 691–692. <https://doi.org/10.1093/biomet/78.3.691>
- Neuschulz, E. L., Brown, M., & Farwig, N. (2013a). Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: The role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*, 16(2), 170–179. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00582.x>
- Neuschulz, E. L., Brown, M., & Farwig, N. (2013b). Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: The role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*, 16(2), 170–179. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00582.x>
- Nicolson, M. (2013). Community concepts in plant ecology: From Humboldtian plant geography to the superorganism and beyond. *Web Ecology*, 13(April), 95–102. <https://doi.org/10.5194/we-13-95-2013>
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877–884.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petchey, O. L., Hector, A., & Gaston, K. J. (2004). How do different measures of functional diversity perform. *Ecology*, 85(3), 847–857. <https://doi.org/10.1890/03-0226>
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Gardner, T. A., Arroyo-Rodriguez, V., Baeten, L., Banks-Leite, C., Barlow, J., Betts, M. G., Brunet, J., Cerezo, A., Cisneros, L. M., Collard, S., D’Cruze, N., da Silva Motta, C., Duguay, S., Eggermont, H., Eigenbrod, F., Hadley, A. S., Hanson, T. R., ... Ewers, R. M. (2014). BIOFRAG – a new database for analyzing BIOdiversity responses to forest FRAGmentation. *Ecology and Evolution*, 4(9), 1524–1537. <https://doi.org/10.1002/ece3.1036>
- Polasky, S., Csuti, B., Vossler, C. A., & Meyers, S. M. (2001). A comparison of taxonomic distinctness versus richness as criteria for setting conservation priorities for North American birds. *Biological Conservation*, 97(1), 99–105. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00103-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00103-8)
- Posadas, P., Miranda Esquivel, D. R., & Crisci, J. V. (2001). Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: An example from southern South America. *Conservation Biology*, 15(5), 1325–1334. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.99404.x>
- Prescott, G. W., Gilroy, J. J., Haugaasen, T., Medina Uribe, C. A., Foster, W. A., & Edwards, D. P. (2016). Managing Neotropical oil palm expansion to retain phylogenetic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 150–158. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12571>
- Price, B., McAlpine, C. A., Kutt, A. S., Phinn, S. R., Pullar, D. V., & Ludwig, J. A. (2009). Continuum or discrete patch landscape models for savanna birds? Towards a

- pluralistic approach. *Ecography*, 32(5), 745–756. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05670.x>
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Ramdani, F., Rahman, S., & Giri, C. (2019). Principal polar spectral indices for mapping mangroves forest in South East Asia: Study case Indonesia. *International Journal of Digital Earth*, 12(10), 1103–1117. <https://doi.org/10.1080/17538947.2018.1454516>
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43.
- Rapacciuolo, G., Graham, C. H., Marin, J., Behm, J. E., Costa, G. C., Hedges, S. B., Helmus, M. R., Radeloff, V. C., Young, B. E., & Brooks, T. M. (2019). Species diversity as a surrogate for conservation of phylogenetic and functional diversity in terrestrial vertebrates across the Americas. *Nature Ecology and Evolution*, 3(1), 53–61. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0744-7>
- Real, R., Barbosa, A. M., & Vargas, J. M. (2006). Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 13(2), 237–245. <https://doi.org/10.1007/s10651-005-0003-3>
- Real, R., Márcia Barbosa, A., & Bull, J. W. (2017). Species distributions, quantum theory, and the enhancement of biodiversity measures. *Systematic Biology*, 66(3), 453–462. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw072>
- Redding, D. W., & Mooers, A. O. (2006). Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conservation Biology*, 20(6), 1670–1678. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00555.x>
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Ricotta, C., de Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B. E. L., & Pavoine, S. (2016). Measuring the functional redundancy of biological communities: A quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1386–1395. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12604>
- Rodríguez, R. A., Herrera, A. M., Riera, R., Santander, J., Miranda, J. V., Quirós, Á., Fernández-Rodríguez, M. J., Fernández-Palacios, J. M., Otto, R., Escudero, C. G., Jiménez-Rodríguez, A., Navarro-Cerrillo, R. M., Perdomo, M. E., & Delgado, J. D. (2015). Distribution of species diversity values: A link between classical and quantum mechanics in ecology. *Ecological Modelling*, 313, 162–180. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.021>
- Salgueiro, P. A., Mira, A., Rabaça, J. E., Silva, C., Eufrazio, S., Medinas, D., Manghi, G., Silva, B., & Santos, S. M. (2018). Thinking outside the patch: A multi-species comparison of conceptual models from real-world landscapes. *Landscape Ecology*, 33(3), 353–370. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0603-y>
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T. B., & Raftery, A. E. (2016). mclust 5: Clustering, Classification and Density Estimation Using Gaussian Finite Mixture Models. *The R Journal*, 8(1), 289–317. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.03.040>
- Shafer, C. L. (1990). *Nature reserves: Island theory and conservation practice*. Smithsonian Institution Press.

- Smith, A. C., Fahrig, L., & Francis, C. M. (2011). Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, *34*(1), 103–113. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x>
- Smith, M. A., Hallwachs, W., & Janzen, D. H. (2014). Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, *37*(8), 720–731. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x>
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, *17*(7), 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stevens, R. D., & Gavilanez, M. M. (2015). Dimensionality of community structure: Phylogenetic, morphological and functional perspectives along biodiversity and environmental gradients. *Ecography*, *38*(9), 861–875. <https://doi.org/10.1111/ecog.00847>
- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., & Barbaro, L. (2016). Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecology and Evolution*, *6*(15), 5178–5189. <https://doi.org/10.1002/ece3.2273>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T. O., Dormann, C. F., Ewers, R. M., Fründ, J., Holt, R. D., Holzschuh, A., Klein, A. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Laurance, W., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. In *Biological Reviews* (Vol. 87, Issue 3, pp. 661–685). <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Turner, M. G. (2005). Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*(1), 319–344. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>
- Valente, J. J., & Betts, M. G. (2019). Response to fragmentation by avian communities is mediated by species traits. *Diversity and Distributions*, *25*(1), 48–60. <https://doi.org/10.1111/ddi.12837>
- Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure, *18 Molecular Ecology* 572 (2009). <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2013). *Modern applied statistics with S-PLUS*. Springer Science & Business Media.
- Villard, M. A., Kurtis Trzcinski, M., & Merriam, G. (1999). Fragmentation effects on forest birds: Relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology*, *13*(4), 774–783. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98059.x>
- Vogt, P., Ferrari, J. R., Lookingbill, T. R., Gardner, R. H., Riitters, K. H., & Ostapowicz, K. (2009). Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators*, *9*(1), 64–71. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.011>
- Walter, S. T., Browne, L., Freile, J., Olivo, J., González, M., & Karubian, J. (2017a). Landscape-level tree cover predicts species richness of large-bodied

- frugivorous birds in forest fragments. *Biotropica*, 49(6), 838–847. <https://doi.org/10.1111/btp.12469>
- Walter, S. T., Browne, L., Freile, J., Olivo, J., González, M., & Karubian, J. (2017b). Landscape-level tree cover predicts species richness of large-bodied frugivorous birds in forest fragments. *Biotropica*, 49(6), 838–847. <https://doi.org/10.1111/btp.12469>
- Wang, X., Swenson, N. G., Wiegand, T., Wolf, A., Howe, R., Lin, F., Ye, J., Yuan, Z., Shi, S., Bai, X., Xing, D., & Hao, Z. (2013). Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. *Ecography*, 36(8), 883–893. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00011.x>
- Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L. M., Fang, R., Hamel-Leigue, A. C., Lachat, T., Leal, I. R., Lens, L., Possingham, H. P., Raheem, D. C., Ribeiro, D. B., Slade, E. M., Urbina-Cardona, J. N., Wood, E. M., & Fahrig, L. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, ele.13471. <https://doi.org/10.1111/ele.13471>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33(2002), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 366, Issue 1576, pp. 2336–2350). <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0059>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. In *Ecology Letters* (Vol. 13, Issue 10, pp. 1310–1324). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- 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), 2027–2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Wilson, M. C., Chen, X.-Y., Corlett, R. T., Didham, R. K., Ding, P., Holt, R. D., Holyoak, M., Hu, G., Hughes, A. C., Jiang, L., Laurance, W. F., Liu, J., Pimm, S. L., Robinson, S. K., Russo, S. E., Si, X., Wilcove, D. S., Wu, J., & Yu, M. (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: Key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31(2), 219–227. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>
- Zeller, K. A., McGarigal, K., & Whiteley, A. R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: A review. *Landscape Ecology*, 27(6), 777–797. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0>
- Zipkin, E. F., Andrew Royle, J., Dawson, D. K., & Bates, S. (2010). Multi-species occurrence models to evaluate the effects of conservation and management actions. *Biological Conservation*, 143(2), 479–484. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.016>
- Zupan, L., Cabeza, M., Maiorano, L., Roquet, C., Devictor, V., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Renaud, J., & Thuiller, W. (2014). Spatial mismatch of phylogenetic diversity across three vertebrate groups and protected areas in Europe. *Diversity and Distributions*, 20(6), 674–685. <https://doi.org/10.1111/ddi.12186>