

Efectos de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional en una comunidad de aves en la zona de influencia del embalse Topocoro – Santander a través del tiempo

Laura Lizeth Lozano Suárez

Trabajo de grado como requisito para optar al título de Magister en Biología

Director

Víctor Hugo Serrano Cardozo

Ph.D. en Ciencias Biológicas

CO-Directora

Martha Patricia Ramírez Pinilla

Ph.D. en Ciencias Biológicas - Orientación Zoología

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Maestría en Biología

Bucaramanga

2026

Agradecimientos

A la Universidad Industrial de Santander - UIS, mi casa académica, por brindarme el espacio intelectual, humano y científico para mi crecimiento profesional y personal. A la Escuela de Biología, por facilitar los recursos académicos, los espacios de formación y el acompañamiento institucional.

A la Colección de Aves del Instituto Humboldt y a la Colección de Aves de la Universidad Industrial de Santander, por facilitar el acceso a la información, a los especímenes y a los registros que enriquecieron este trabajo.

A la empresa ISAGEN, por suministrar los datos que hicieron posible el desarrollo de los análisis presentados en esta investigación y por contribuir al fortalecimiento del conocimiento científico en la región.

A mis directores de tesis, por su orientación, sus observaciones y su acompañamiento que fue fundamental para el desarrollo y culminación de esta investigación. A los profesores que hicieron parte de mi formación, por su dedicación, su conocimiento compartido y por acompañar mi proceso de aprendizaje a lo largo de esta etapa académica.

A las personas que me acompañaron en campo, Sofia Preston, Johan Cordón y Duban Chacón, su apoyo fue esencial para la construcción de este trabajo. A mis compañeros de laboratorio, en especial a Elson Meneses Pelayo y a Daniel Madrid, gracias por las discusiones, las ideas compartidas y por estar presentes en los momentos de mayor presión y cansancio; este trabajo académico también se sostiene en la amistad y la solidaridad.

A mi familia, que ha creído en mí incluso más de lo que yo misma lo he hecho. Gracias por su amor y su apoyo incondicional, que me motivan a continuar transitando con determinación mi camino.

Finalmente, a todas las personas que, de una u otra manera, me acompañaron durante este proceso, alentándome a continuar cuando el camino parecía incierto. Este logro también les pertenece.

Al final, todo encuentra su acomodo,

Gracias por todo y por tanto ...

Siempre en mi corazón

JGR

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	12
1. Objetivos del estudio.....	15
1.1 Objetivo general.....	15
1.2 Objetivos específicos	15
2. Marco teórico	16
2.1 La estructura del paisaje.....	16
2.2 La diversidad funcional como complemento de la diversidad taxonómica.....	17
2.3 Integración de la diversidad y el paisaje a través de las comunidades de aves	19
2.4 El embalse Topocoro y la comunidad de aves del área de influencia a través del tiempo ...	22
3. Materiales y métodos	24
3.1 Área de estudio	24
3.2 Sitios de muestreo	26
3.3 Obtención de datos.....	27
3.4 Análisis de la diversidad taxonómica	28
3.5 Selección de rasgos para analizar la diversidad funcional.....	29
3.6 Análisis de la diversidad funcional.....	31
3.7 Análisis de la estructura del paisaje	32
3.8 Relación entre la estructura del paisaje, la diversidad taxonómica y la diversidad funcional	36
4. Resultados	38
4.1 Diversidad taxonómica	38

4.1.1 Composición de especies	38
4.1.2 Diversidad alfa	40
4.1.3 Diversidad beta	42
4.2 Diversidad funcional	44
4.3 Métricas del paisaje a través del tiempo	46
4.3.1 Configuración general del paisaje.....	49
4.3.2 Fragmentación del paisaje.....	50
4.3.3 Heterogeneidad del paisaje	51
4.3.4 Agregación del paisaje.....	51
4.4 Relación entre la estructura del paisaje, la diversidad taxonómica y funcional a través del tiempo	54
4.4.1 Diversidad taxonómica	54
4.4.2 Diversidad funcional.....	57
5. Discusión.....	60
5.1 Diversidad taxonómica a través del tiempo	60
5.1.1 Diversidad alfa	60
5.1.2 Diversidad beta	61
5.1.3 Limitaciones del esfuerzo de muestreo	63
5.2 Diversidad funcional a través del tiempo.....	64
5.2.1 Riqueza funcional	64
5.2.2 Equidad funcional	65
5.2.3 Divergencia Funcional	66
5.2.4 Especialización funcional	68

5.2.5 Análisis integrado	69
5.3 Métricas de la estructura del paisaje en el área de estudio en el tiempo.....	70
5.3.1 Restablecimiento y posible regeneración del paisaje.....	72
5.3.2 Heterogeneidad del paisaje	72
5.4 Relación entre la estructura del paisaje con la diversidad taxonómica y funcional.....	75
5.4.1 El paisaje y la diversidad taxonómica.....	75
5.4.2 El paisaje y la diversidad funcional	76
6. Conclusión	78
Referencias Bibliográficas	79

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Puntos de muestreo ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro	26
Tabla 2. Información del muestreo y registro de aves obtenidos en los monitoreos realizados entre 2011 y 2023 en el área de influencia del embalse Topocoro	27
Tabla 3. Rasgos funcionales seleccionados para el análisis de la comunidad de aves.	30
Tabla 4. Reclasificación de las coberturas para el cálculo de las métricas de paisaje	33
Tabla 5. Métricas de paisaje calculadas para cada uno de los años de muestreo.	34
Tabla 6. Valores de los números de Hill ($q=0$, $q=1$ y $q=2$) y estimador de cobertura de muestreo (SC) para los años de monitoreo.* Abd: abundancia.....	41
Tabla 7. Especies que fueron registradas en un solo año de muestreo.	42
Tabla 8. Valor de los índices de diversidad funcional calculados para cada año de monitoreo ..	44
Tabla 9. Evolución del área del embalse Topocoro en el período 2011-2023.....	46
Tabla 10. Métricas de composición y estructura por clase de cobertura en la zona de influencia del embalse Topocoro (2011-2023).....	48
Tabla 11. Métricas de configuración del paisaje en la zona de influencia del embalse Topocoro (2011-2023). Se excluyó el área del embalse de los análisis.....	49
Tabla 12. Selección de modelos univariados según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) para los índices de diversidad taxonómica (q_0 , q_1 , q_2) en la zona de influencia del embalse Topocoro.	55
Tabla 13. Mejores modelos según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).....	56

Tabla 14. Mejores ajustes de la relación logarítmica para los índices de diversidad taxonómica. Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).	56
Tabla 15. Selección de modelos univariados según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) para los índices de diversidad funcional (FRic, FDiv, FEve, y FSpe) en la zona de influencia del embalse Topocoro.	57
Tabla 16. Mejores modelos según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).....	59
Tabla 17. Mejores ajustes de la relación logarítmica para los índices de diversidad funcional. Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).	59

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Ubicación del Embalse Topocoro, Santander	25
Figura 2. Representatividad de (a) órdenes taxonómicos y (b) familias taxonómicas de las aves registradas en el área de influencia del embalse Topocoro.....	39
Figura 3. Especies de aves más abundantes registradas durante los años de monitoreo en el área de influencia del embalse Topocoro.	40
Figura 4. Diversidad de aves registrada en el área de influencia del embalse Topocoro según los números de Hill: (a) riqueza de especies ($q=0$), (b) diversidad ($q=1$) y (c) equidad ($q=2$), entre 2011 y 2023.....	41
Figura 5. Dendograma de la diversidad beta entre los años de monitoreo.	43
Figura 6. Índices de diversidad funcional en cada año de monitoreo y especies con mayor aporte de rasgos únicos: <i>Ramphastos ambiguus</i> , <i>Cochlearius cochlearius</i> , <i>Sarcoramphus papa</i> y <i>Micrastur semitorquatus</i>	45
Figura 7. Cambio en las coberturas vegetales entre el año 2011 y 2023.	47
Figura 8. Variaciones del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) entre 2011 y 2023.....	53

Resumen

Título: Efectos de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional en una comunidad de aves en la zona de influencia del embalse Topocoro, Santander, a través del tiempo*.

Autor: Laura Lizeth Lozano Suarez**

Palabras Clave: Diversidad funcional, Diversidad taxonómica, Métricas de paisaje, Fragmentación, Embalse hidroeléctrico.

Descripción

La construcción de embalses hidroeléctricos genera transformaciones en la estructura del paisaje con efectos sobre la biodiversidad que pueden manifestarse con retrasos temporales. Este estudio evaluó cómo los cambios en la estructura del paisaje asociados al embalse Topocoro (2011-2023) en Santander, Colombia influyeron en la diversidad taxonómica y funcional de aves. Se analizaron datos de cinco años de monitoreo en seis sitios permanentes, calculando índices de diversidad taxonómica (números de Hill: q_0 , q_1 , q_2) y funcional (riqueza FRic, equidad FEve, divergencia FDiv y especialización FSpe), además de métricas de paisaje mediante imágenes Landsat. La riqueza de especies aumentó de 168 (2011) a 263 (2023), con incremento en diversidad (q_1) y equidad (q_2). La diversidad beta mostró predominancia de anidamiento. La riqueza funcional aumentó (0.297 a 0.881), mientras que la equidad funcional disminuyó (0.344 a 0.303) y la especialización funcional permaneció baja (0.233-0.246), indicando dominancia de especies generalistas. El paisaje experimentó fragmentación del 92.5% (2011-2014), con expansión del embalse de 535 a 5,339 hectáreas. El mosaico agropecuario disminuyó de 58.9% a 8.7%, mientras la vegetación secundaria aumentó de 2.4% a 30.6%. La densidad de parches y el índice de agregación fueron los mejores predictores de la diversidad. Por lo tanto, la construcción del embalse generó reorganización de la comunidad aviar, con incremento en riqueza taxonómica y funcional, pero pérdida de complejidad funcional, reflejando un filtrado ambiental que favorece las especies generalistas, sugiriendo recuperación parcial del ecosistema.

* Proyecto de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Maestría de Biología Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, Co-Directora: Martha Patricia Ramírez Pinilla.

Abstract

Title: Effects of landscape structure on taxonomic and functional diversity in a bird community in the Topocoro reservoir influence area, Santander, through time*

Author: Laura Lizeth Lozano Suarez**

Key words: Functional diversity, Taxonomic diversity, Landscape metrics, Fragmentation, Hydroelectric reservoir.

Description

The construction of hydroelectric reservoirs generates transformations in landscape structure with effects on biodiversity that may manifest with temporal delays. This study evaluated how changes in landscape structure associated with the Topocoro reservoir (2011-2023) influenced the taxonomic and functional diversity of birds in Santander, Colombia. Data from five years of monitoring at six permanent sites were analyzed, calculating taxonomic diversity indices (number of Hill: q_0 , q_1 , q_2) and functional diversity indices (richness FRic, evenness FEve, divergence FDiv, and specialization FSpe), as well as landscape metrics using Landsat imagery. Species richness increased from 168 (2011) to 263 (2023), with increases in diversity (q_1) and evenness (q_2). Beta diversity showed predominance of nestedness. Functional richness increased (0.297 to 0.881), whereas functional evenness decreased (0.344 to 0.303), and functional specialization remained low (0.233-0.246), indicating dominance of generalist species. The landscape experienced 92.5% fragmentation (2011-2014), with reservoir expansion from 535 to 5,339 hectares. Agricultural mosaics decreased from 58.9% to 8.7%, while secondary vegetation increased from 2.4% to 30.6%. Patch density and aggregation index were the best predictors of diversity. Therefore, the construction of the reservoir led to a reorganization of the avian community, with an increase in taxonomic and functional richness but a loss of functional complexity, reflecting environmental filtering that favors generalist species, suggesting partial recovery of the ecosystem.

* Proyecto de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Maestría de Biología Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, Co-Directora: Martha Patricia Ramírez Pinilla.

Introducción

Una de las mayores amenazas a la biodiversidad son los cambios en la estructura del paisaje en los ecosistemas naturales, que han sido generalmente propiciados por el cambio del uso de la tierra para ampliar zonas para agricultura, ganadería, construcción de infraestructura, represas, entre otros, acelerando la pérdida y fragmentación del hábitat natural en parches más pequeños (Fahrig, 2003; Laurance et al., 2014). En Colombia, la normatividad ambiental establece que, para prevenir, mitigar y compensar los impactos de proyectos, obras o actividades, es obligatorio realizar estudios de impacto ambiental y programas de monitoreo antes, durante y después de la intervención. Estos instrumentos deben incluir levantamientos de línea base y evaluaciones periódicas de la diversidad biológica, incorporando indicadores de flora y fauna como parte de la gestión ambiental (MADS, 2015; ANLA, 2018; MADS, 2020).

La diversidad funcional, entendida como la variedad de rasgos que influyen en el funcionamiento de los ecosistemas, complementa la información que ofrece la diversidad taxonómica y permite detectar cambios en los procesos ecológicos incluso cuando el número de especies se mantiene estable (Schwartz et al., 2000; Díaz & Cabido, 2001; Petchey & Gaston, 2002). En comunidades de aves, diferentes gremios funcionales responden de forma distinta a la fragmentación y pérdida de hábitat, lo que puede afectar funciones clave como la dispersión de semillas, el control de plagas o la polinización (Bierregaard & Lovejoy, 1989; Renjifo, 1999; Castaño-Villa & Patiño-Zabala, 2008).

En Sur América se destacan trabajos realizados en Brasil con aves insectívoras y frugívoras (p. ej. Bregman et al., 2014; Coelho et al., 2016; Bovo et al., 2018); en Argentina Vaccaro et al.

(2019) trabajan con aves en general. Fuera del continente americano se destacan estudios en España (Hevia et al., 2016), en China (Morelli et al., 2017) y en varios países de Europa (Guerrero et al., 2011) en los que se evalúan aves en general, incluyendo resultados para las aves frugívoras. Estos estudios concluyen que las especies de aves con rasgos particulares como el gran tamaño corporal, y principalmente las aves frugívoras e insectívoras, se ven altamente afectadas en paisajes intervenidos. También se concluye que, la baja densidad poblacional, la reducida probabilidad de recolonización de las especies más grandes, la caza, la competencia interespecífica y los requisitos de áreas extensas, pueden aumentar la probabilidad de extinción local en pequeños parches de bosque. Finalmente, se concluye que la riqueza funcional de las aves frugívoras está relacionada de forma directa y positiva con el tamaño del parche, y que las aves de cuerpo y pico grande son más sensibles a estos cambios. Estas consecuencias a su vez alteran la red de interacciones tróficas que regulan la dispersión de semillas (Bregman et al., 2016).

En Colombia, se han realizado estudios enfocados en la diversidad funcional y la relación con el paisaje a través del tiempo (Kattan et al., 1994; Kattan et al., 1996; Renjifo, 1999; Palacio et al., 2020; Gómez et al., 2021) y han evidenciado que las especies de aves son altamente afectadas por las transformaciones en el paisaje, sin embargo, es escasa la literatura donde se relacionen variables taxonómicas, funcionales y de paisaje en el tiempo (Lecoq et al., 2021).

El embalse Topocoro, construido en el Magdalena Medio santandereano, constituye una de las mayores transformaciones recientes en la región. De manera intensificada entre 2011 y 2023, se han desarrollado estudios para documentar la diversidad taxonómica de aves en el área de influencia. (GeBio, 2011; GeBio, 2014; GeBio, 2017; Biotica, 2018, GeBio, 2023). Aunque se conocen los cambios en la estructura y composición de la diversidad taxonómica de las aves en el tiempo, se desconoce esta variación en conjunto con su dimensión funcional, y si esas variaciones

se relacionan con cambios en la estructura del paisaje. Esto es relevante dado que los efectos ecológicos de la transformación del paisaje pueden manifestarse con retrasos temporales (Santos & Tellería, 2006).

Este trabajo analiza cómo los cambios en la estructura del paisaje, medidos mediante métricas espaciales, se han asociado con la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de aves en el área de influencia del embalse Topocoro a través del tiempo, bajo la siguiente pregunta de investigación: ¿de qué manera los cambios temporales en la estructura del paisaje, asociados al embalse Topocoro, influyen en la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de aves entre 2011 y 2023, y cuáles métricas de paisaje explican mejor estas variaciones? Se plantea como hipótesis que la variación temporal en la estructura del paisaje, derivada de la construcción y operación del embalse ha modificado la diversidad taxonómica y funcional de la avifauna, con un mayor impacto en ciertos gremios funcionales. Para probar esta hipótesis, se buscó: (1) evaluar cómo ha cambiado la estructura del paisaje en el área de influencia del embalse a lo largo del tiempo, (2) identificar las variaciones presentadas en la diversidad taxonómica y funcional de las aves durante este periodo y (3) determinar qué métricas de paisaje explican mejor dichas variaciones en ambas dimensiones de la diversidad.

1. Objetivos del estudio

1.1 Objetivo general

Evaluar cuáles son los efectos de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de aves en el área de influencia del embalse Topocoro – Santander a través del tiempo.

1.2 Objetivos específicos

Comparar la diversidad taxonómica de la comunidad de aves entre los distintos años evaluados, identificando cambios en la composición y riqueza de especies.

Analizar la diversidad funcional de la comunidad de aves a lo largo del tiempo mediante índices de riqueza, equidad, divergencia y especialización funcional.

Caracterizar y cuantificar los cambios temporales en la estructura del paisaje del área de estudio utilizando métricas de estructura y composición del paisaje.

Evaluar la relación entre la estructura del paisaje y la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de aves a lo largo del tiempo.

2. Marco teórico

2.1 La estructura del paisaje

El paisaje es una extensión de terreno heterogéneo conformado por un mosaico de parches con distintas coberturas, que varían en tamaño, forma y configuración espacial (Armenteras & Vargas, 2016). Su estructura se compone de la composición —que quiere decir la cantidad y variedad de tipos de parches presentes— y la configuración —que muestra cómo esos parches están distribuidos en el paisaje. Estos componentes reflejan las relaciones espaciales y funcionales entre parches, lo cual es importante para entender procesos como la fragmentación, la conectividad y las dinámicas de la biodiversidad en Colombia (Ministerio de Ambiente de Colombia, 2022; Meza Elizalde, 2018).

La estructura del paisaje es entonces el patrón de un paisaje, que está determinado por el tipo de uso, el tamaño, la forma, la disposición y la distribución de los elementos individuales del paisaje y que puede ser cuantificada mediante el uso de métricas de paisaje (Walz, 2011). Los patrones que se puedan detectar en la estructura del paisaje dependerán principalmente de la escala que se utilice, por lo que el uso adecuado de la escala se ha presentado como un problema en el estudio de la estructura del paisaje dada la subjetividad al momento de elegirla (McGarigal & Marks, 1995; Turner, 2005, Walz, 2011; Fletcher & Fortin, 2018). Dado que es necesario identificar correctamente la escala más adecuada, ha surgido el uso de modelos multiescala (Wu, 2004; Subirós et al., 2006; Fletcher & Fortin, 2018). La modelización multiescala cuantifica las

condiciones del entorno en diferentes escalas y luego evalúa cuál de ellas explica mejor un patrón o proceso.

En Colombia, lineamientos recientes recomiendan caracterizar la composición (cantidad y variedad de coberturas) y la configuración (distribución de los parches) bajo un enfoque multiescala para apoyar decisiones de manejo y conservación, incluyendo metodologías homologadas para analizar fragmentación y conectividad ecológica y guías para evaluar la integridad ecológica en áreas protegidas, como por ejemplo el Plan de Acción de Biodiversidad al 2030 que prioriza el uso de métricas espaciales para orientar la gestión ambiental (Armenteras & Vargas, 2016; MinAmbiente, 2022; PNN, 2022; MinAmbiente, 2024).

Para llevar a cabo estos análisis de composición y estructura del paisaje se ha introducido el uso de las métricas de paisaje, que permiten describir cuantitativamente la estructura espacial de un paisaje en un momento determinado, proporcionando información sobre su composición, configuración y funcionalidad; se puede realizar por medio de sistemas de información geográfica (SIG) y el uso de herramientas como FRAGSTATS o paquetes en R (e.g., *landscapemetrics*) (Chelaru et al., 2014; Turner et al., 2017; Hesselbarth et al., 2019).

2.2 La diversidad funcional como complemento de la diversidad taxonómica

Iniciando siglo, Schwartz et al. (2000), Tilman (2001), Díaz & Cabildo (2001) y Petchey & Gaston (2002) empezaron a hablar de la necesidad de integrar la diversidad funcional definida como la extensión de las diferencias funcionales entre las especies de una comunidad (Tilman, 2001), que permite comprender la complementariedad de rasgos entre especies y su relación con el funcionamiento del ecosistema (Loreau, 1998; Chapin et al., 2000; Tilman, 2000; Díaz &

Cabido, 2001; Loreau et al., 2001) junto con la diversidad taxonómica; siendo la diversidad alfa el grado de relación entre las especies dentro de la estructura taxonómica de una comunidad y la diversidad beta el grado de diferenciación en la composición de taxones entre comunidades (Whittaker, 1972). Ambas dimensiones de la diversidad, aunque conceptualmente son diferentes, se complementan para ofrecer una visión más integral del funcionamiento y los procesos ecológicos (Moore, 2013; Moore & Brodie, 2024).

Las primeras métricas de diversidad funcional se basaban en clasificar las especies en varios grupos funcionales de acuerdo con una clasificación *a priori* (Hooper & Vitousek, 1997; Tilman et al., 1997), sin embargo, se considera que estas métricas no se basan en métodos objetivos, matemáticos o estadísticos (Wright et al., 2006; Mouchet et al., 2010). Posteriormente, se fueron realizando modificaciones a la forma de medir la diversidad funcional, pasando de la identificación de grupos funcionales en gremios, mediante la asignación de conjuntos especiales que comparten uno o varios rasgos funcionales, a las medidas de índices de diversidad funcional utilizando uno o varios rasgos simultáneamente (Gómez-Ortiz & Moreno, 2017).

En 1999 se había publicado ya el índice FAD (Diversidad funcional de atributos), el cual evalúa la contribución funcional promedio de cada especie a la diversidad total de una comunidad (Ricotta, 2005). Posteriormente, Petchey & Gaston (2002) propusieron el índice FD (Diversidad funcional) evaluándola de manera continua, y en el 2005, se propuso el uso de la entropía cuadrática de Rao (Q), como medida de la diversidad funcional (Botta-Dukát, 2005). En ese mismo año, Mason et al. (2005) sugieren que se divida la diversidad funcional en 3 componentes principales y se empiezan a realizar mediciones de estos mismos: FDvar: divergencia funcional (Mason et al., 2005), FR: riqueza funcional (Mason et al., 2005) y FRO: uniformidad funcional (Mouillot et al., 2005). Estos índices son todos univariados (Mouchet et al., 2010).

En el 2008 se proponen índices multivariados: FRic (riqueza funcional), FEve (Uniformidad funcional) y FDiv (divergencia funcional) (Villéger et al., 2008). Mouchet y colaboradores en el año 2010, luego de una extensa revisión de las diferentes métricas, concluyen que la elección de los índices depende de la pregunta de investigación que se plantee y el contexto de estudio.

Con los avances en la medición de la diversidad funcional, se empieza a evidenciar que el análisis de la diversidad taxonómica, acompañada de la diversidad funcional, es fundamental para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper et al., 2005; McGill et al., 2006; Villéger et al., 2010; Gagic et al., 2015).

2.3 Integración de la diversidad y el paisaje a través de las comunidades de aves

Los primeros estudios de aves en paisajes intervenidos se registran en los años 70 y 80 con trabajos como los de Terborgh (1974), Willis (1979), Karr (1982) y Bierregaard (1989); en estos trabajos se hacían comparaciones de la composición de avifauna en zonas fragmentadas.

Como resultado se observaba un cambio en la composición de las especies dependiendo de las características asociadas a la estructura del paisaje (Bierregaard, 1989). Sin embargo, a partir de los datos obtenidos, no era posible profundizar en la causa de estos cambios. En los años 90, con un enfoque sobre el efecto de los cambios en la estructura del paisaje en la biodiversidad, algunos estudios explicaban que la riqueza y la densidad de las especies podía ser afectada por el tamaño de los fragmentos y sus implicaciones (Saunders, 1991).

Otros autores como Herkert (1994), observaban que la distribución de las aves entre fragmentos estaba influenciada por la extensión del hábitat y por la estructura de la vegetación.

También se explicaba que en algunas especies de aves la reducción del tamaño del parche incrementaba el forrajeo selectivo (Kohlmann & Risenhoover, 1998). En la misma época, empiezan a publicarse estudios en los que se evalúan aspectos como la dispersión de semillas por aves frugívoras, la relación entre la riqueza de frugívoras y plantas con fruto, la relación entre frugívoras y el tipo de vegetación y las interacciones entre aves y plantas en áreas fragmentadas (Guevara et al., 1992; Debussche & Isenmann, 1994; Kollmann, 1995; Pulido et al., 2000).

Con estos estudios se destaca la importancia de las aves frugívoras en la regeneración de áreas perturbadas, la existencia de una relación positiva entre la riqueza de frugívoras y la disponibilidad de plantas con fruto. Además, se destaca el uso de diferentes tipos de vegetación por la comunidad de aves frugívoras y el uso de una especie de planta por diferentes especies de aves.

Se han publicado estudios con diferentes enfoques en donde se evalúan la diversidad taxonómica y funcional de aves en paisajes intervenidos. En Sur América se destacan trabajos realizados en Brasil con aves insectívoras y frugívoras (p. ej. Bregman et al., 2014; Coelho et al., 2016; Bovo et al., 2018); en Argentina Vaccaro et al. (2019) trabajaron con aves en general. Fuera del continente americano se destacan estudios en España (Hevia et al., 2016), en China (Morelli et al., 2017) y en varios países de Europa (Guerrero et al., 2011) en los que se evalúan aves en general, incluyendo resultados para las aves frugívoras.

Así mismo, se ha identificado que la heterogeneidad del paisaje es un factor clave en el aumento de la diversidad de aves. Trabajos como los de MacArthur & MacArthur (1961) que plantean la hipótesis de la diversidad de hábitats, indicando que la riqueza de especies aumenta con el número y variedad de hábitats disponibles, ya que esto implica un aumento de nichos y recursos disponibles que pueden ser utilizados por diferentes especies. otros estudios en donde se

analizan las métricas de heterogeneidad de la composición y configuración del paisaje han evidenciado que paisaje con mayor combinación de coberturas naturales, seminaturales y antrópicas albergan comunidades más diversas (Fahrig et al., 2011; Stein et al., 2014).

En regiones tropicales la diversidad de aves está fuertemente relacionada con la variación en los mosaicos de coberturas, en donde los parches de bosque, las áreas ribereñas y los cultivos y pastos actúan como hábitats complementarios que facilitan el movimiento y la persistencia de aves en paisajes transformados Velásquez-Valencia et al. (2019). También se ha documentado que la heterogeneidad del paisaje genera efectos diferentes sobre la riqueza taxonómica y funcional, mitigando hasta cierto punto los efectos negativos de las transformaciones en algunos gremios tróficos Sarmiento-Garavito et al. (2022). En general, la heterogeneidad en el paisaje da lugar a mayores valores de diversidad taxonómica, funcional y filogenética en diferentes contextos de transformaciones del paisaje y su importancia varía entre regiones (Fahrig et al., 2019; Martin et al., 2022).

Estos estudios concluyen que las especies de aves con rasgos particulares como el gran tamaño corporal, y principalmente las aves frugívoras e insectívoras, se ven altamente afectadas en paisajes intervenidos. También se concluye que, la baja densidad poblacional, la reducida probabilidad de recolonización de las especies más grandes, la caza, la competencia interespecífica y los requerimientos de áreas extensas, pueden aumentar la probabilidad de extinción local en pequeños parches de bosque. Finalmente, se concluye que la riqueza funcional de las aves frugívoras está relacionada de forma directa y positiva con el tamaño del parche, y que las aves de cuerpo y pico grande son más sensibles a estos cambios. Estas consecuencias a su vez alteran la red de interacciones tróficas que regulan la dispersión de semillas (Bregman et al., 2016).

En Colombia, se han realizado estudios enfocados en la diversidad funcional y la relación con el paisaje a través del tiempo (Kattan et al., 1994; Kattan et al., 1996; Renjifo, 1999; Palacio et al., 2020; Gómez et al., 2021) y han evidenciado que las especies de aves son altamente afectadas por las transformaciones en el paisaje, sin embargo, es escasa la literatura donde se relacionen variables taxonómicas, funcionales y de paisaje en el tiempo (Lecoq et al., 2021).

2.4 El embalse Topocoro y la comunidad de aves del área de influencia a través del tiempo

El Embalse Topocoro de la central hidroeléctrica Sogamoso, se encuentra ubicado en la Cordillera Oriental en el departamento de Santander, sobre el margen izquierdo y derecho de la cuenca del río Sogamoso. Esta en jurisdicción de los municipios de Girón, Betulia, Zapatoca, Los Santos, Lebrija y San Vicente de Chucurí, que, junto con los municipios de Barrancabermeja, Puerto Wilches y Sabana de Torres, ubicados aguas abajo del sitio de la represa, conforman el área de influencia del Proyecto (ISAGEN, 2015; Plata & Vera, 2017).

El área de influencia directa comprende las áreas hasta donde se pueden extender los efectos de la construcción y operación de la hidroeléctrica y está determinada tanto por los ecosistemas cuyas condiciones sean modificadas o alteradas como a los grupos de población que dependen de su oferta o de la función que cumple (INGETEC S.A, 2008), en este caso incluyen los municipios de Betulia, Girón, Zapatoca, los Santos, San Vicente de Chucurí y Lebrija. Siendo Betulia y Girón los que tienen mayor área cubierta por el embalse (ISAGEN, 2015).

Esta área es principalmente agrícola y la mayor parte es utilizada en la cría de ganado y el cultivo de cacao. Según ISAGEN (2015) en la zona de influencia se encuentran biomas como bosque húmedo tropical y parte del enclave seco del río Chicamocha. El espejo de agua del

embalse está rodeado principalmente de predios agrícolas en regeneración con algunos fragmentos de bosque secundario especialmente en el costado occidental del espejo de agua (ISAGEN, 2015). En el brazo del río Sogamoso, las pendientes de las orillas del cuerpo de agua se hacen más pronunciadas y el ecosistema más árido, formando un enclave seco que se extiende hacia el sur del departamento de Santander a lo largo del río Chicamocha u orobioma azonal del río Sogamoso (IDEAM, 2007).

Debido al desarrollo del Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso, en el área de influencia directa se han realizado diferentes estudios, en donde se ha registrado información sobre la diversidad taxonómica de aves. En 1996 y en 2008 se realizaron estudios de impacto ambiental como parte de los requisitos para la obtención de la licencia ambiental (INGETEC, 1996; INGETEC, 2008), estos informes se basan en inferencias de la posible distribución de las especies del valle medio del Magdalena y no por observaciones directas en la zona. En el año 2009 se realizó un inventario de fauna en el área de construcción de las vías de acceso al proyecto (GeBio, 2009), y ese mismo año se inició la construcción de la represa. En el año 2011 se realizó un monitoreo de la composición y estructura de la fauna terrestre antes de la adecuación del vaso del embalse (GeBio, 2011) y en el mismo año se realiza un estudio de fauna y flora después de la adecuación del vaso del embalse (GeBio, 2011).

En el año 2014, antes del llenado del embalse, se realizó un estudio para complementar la línea base de fauna vertebrada terrestre en el área de influencia directa y en la zona de adecuación del vaso del embalse (GeBio, 2014) y en ese mismo año, se realizaron también trabajos de ahuyentamiento, rescate y reubicación de fauna durante las actividades de aprovechamiento forestal (GeBio, 2014). Después del llenado del embalse y durante el funcionamiento de la central

hidroeléctrica, en los años 2016 (GeBio, 2016), 2018 (Biotica, 2018) y 2023 (GeBio, 2023) se han realizado estudios de la diversidad taxonómica de la fauna terrestre existente en área de influencia.

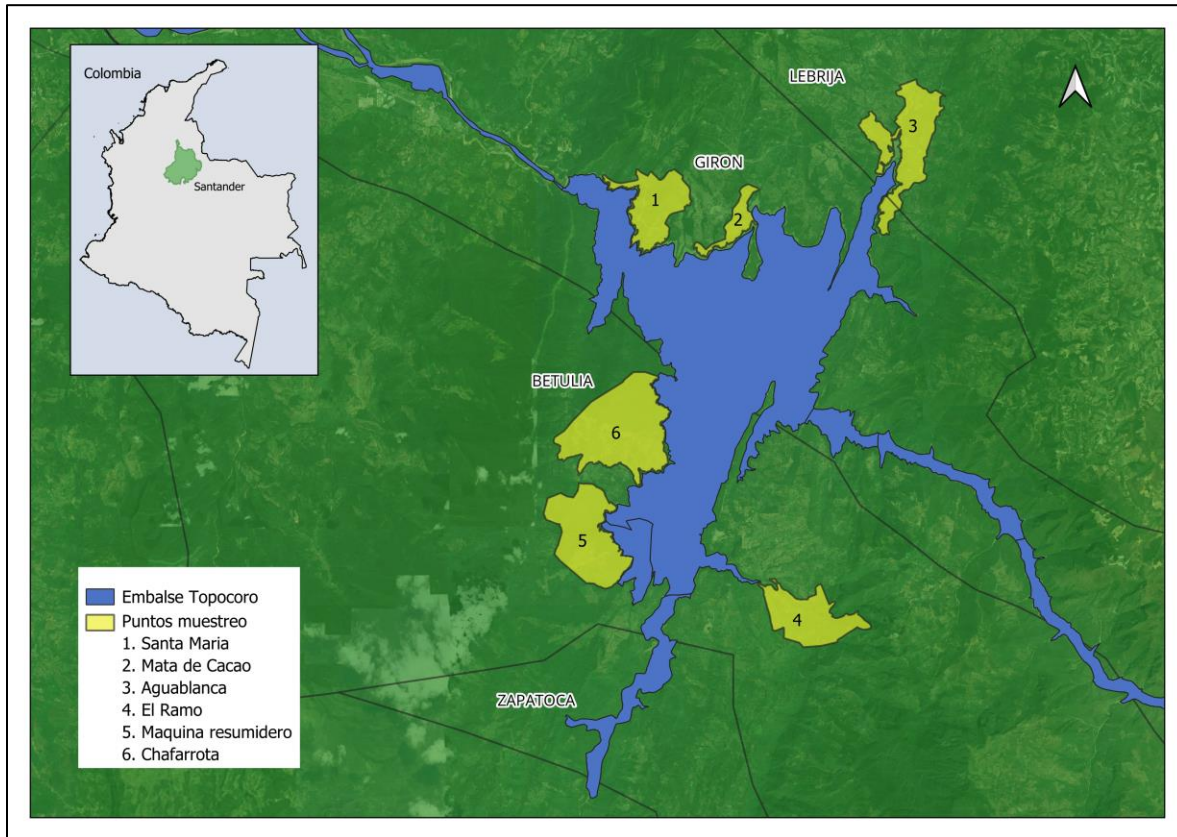
3. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

El embalse Topocoro, resultado de la realización del proyecto Hidroeléctrico Sogamoso, se localiza en jurisdicción de los municipios de Girón, Betulia, Zapatoca, Los Santos, Lebrija y San Vicente de Chucurí. Se encuentra ubicado en la región natural del valle del Magdalena Medio, en el cañón del río Sogamoso que conecta la cadena montañosa conocida como la Serranía de la Paz, 62 kilómetros aguas abajo de la confluencia del río Suárez y Chicamocha, y 75 kilómetros aguas arriba de la desembocadura del río Magdalena, en el departamento de Santander (GeBio, 2011) (figura 1).

Figura 1.

Ubicación del Embalse Topocoro, Santander



En el área de estudio se presentan diferentes temperaturas y valores de precipitación. El municipio de Betulia y San Vicente de Chucurí presentan temperaturas de aproximadamente 24°C y precipitación anual de 2000 a 2500 mm, y en los municipios de Zapatoca, Girón y Los Santos la temperatura es de 22°C a 24°C y la precipitación anual de 1500 mm. La zona en general presenta un comportamiento de lluvias de tipo bimodal, siendo los meses de marzo a mayo y octubre a noviembre los que presentan picos altos de lluvia y se caracteriza por poseer un clima cálido y húmedo (IDEAM, 2019).

El área de influencia directa del embalse Topocoro se caracteriza por tener una vocación principalmente agrícola y gran parte de los predios dentro de las veredas son utilizados en la

producción de ganado y el cultivo de cacao, tomates, frutales, yuca, piña, café entre otros. Por lo tanto, las coberturas vegetales son primordialmente zonas agrícolas con algunos fragmentos de bosque y arbustales (ISAGEN, 2015).

En términos de ecosistemas, el embalse pertenece al Orobioma medio de los Andes, según la clasificación de ecosistemas del IDEAM. En el brazo del Río Sogamoso se encuentra un ecosistema particular, único en el país que pertenece al orobioma azonal del Sogamoso y se trata de un bosque seco con características diferentes al que existe en otras zonas del país (IDEAM, 2007).

3.2 Sitios de muestreo

Alrededor del embalse se han ubicado diferentes puntos que han sido muestreados a lo largo del tiempo desde el inicio del proyecto, seis de ellos: Santa María (SM), Aguablanca (AB), Mata de Cacao (MC), El Ramo (RA), Máquina Resumidero (MR) y La Chafarota (CH) que han sido muestreados de manera consecutiva en cada año de monitoreo (2011, 2014, 2016, 2018 y 2023) y realizados a lo largo del año, pasando por épocas de lluvia y sequía (tabla 1), esto nos permite una línea de datos continua y facilita la comparación de los resultados a través del tiempo estos puntos de encuentran en un radio de 5km desde el borde del embalse.

Tabla 1.

Puntos de muestreo ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro

Municipio	Vereda	Sitio	Coordenadas	
			Latitud	Longitud
Girón	Marta	1. Santa María	6.998.889	-73.392.611
Girón	Sogamoso	2. Mata de Cacao	7,0858611	-73,3564972

Municipio	Vereda	Sitio	Coordenadas	
			Latitud	Longitud
Girón	La Parroquia	3. Aguablanca	7,08975	-73,3261944
Betulia	Peña Morada	4. El Ramo	7,0000833	-73,3667778
Betulia	Belmonte	5. Máquina Resumidero	6,9967778	-73,4130556
Betulia	Sogamoso	6.La Chafarota	7,0768056	-73,3982222

3.3 Obtención de datos

Con los datos registrados en los estudios anteriormente realizados en la zona (GeBio, 2011; GeBio, 2014; GeBio, 2016; GeBio, 2016; Biótica, 2018; GeBio, 2023) (tabla 2) se construyó para cada año una base de datos de las especies de aves y su correspondiente abundancia, información necesaria para calcular la diversidad taxonómica (Jost, 2006, 2007; Moreno et al.,2011) y la diversidad funcional (Pla et al.,2011). Es importante mencionar que los muestreos desde el 2011 al 2018 se realizaron por la misma persona y el muestreo del año 2023 fue realizado por quien desarrolló el presente estudio. Esta continuidad en el observador ayuda a disminuir los sesgos asociados a la experiencia, la capacidad de detección y los criterios de identificación (Alldredge et al., 2007; Simons et al., 2007).

Tabla 2.

Información del muestreo y registro de aves obtenidos en los monitoreos realizados entre 2011 y 2023 en el área de influencia del embalse Topocoro

Año	Numero de observadores	Días de muestreo	Total esfuerzo de muestreo redes	observación	Especies registradas
2011	2	42	288	366 horas/hombre	231
2014	2	31	N/A	248 horas/hombre	202
2016	2	72	432	576 horas/hombre	280

Año	Numero de observadores	Días de muestreo	Total esfuerzo de muestreo		Especies registradas
			redes	observación	
2018	2	155	821	1240 horas/hombre	285
2023	2	110	550	880 horas/hombre	301

3.4 Análisis de la diversidad taxonómica

Se construyeron matrices de abundancias y matrices de presencia y ausencia para realizar los análisis de diversidad taxonómica. Se calculó la diversidad alfa mediante la riqueza (S) de especies por cada año de muestreo (Whittaker, 1972; Moreno, 2001). Se construyeron curvas de rango abundancia para los años de muestreo con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre la abundancia de las especies a través del tiempo.

Se calculó la diversidad verdadera con el estimador propuesto por Jost (2006)

$$q D = (\sum p_i^q)^{1/(1-q)}$$

donde $q D$ es la diversidad verdadera (Jost, 2006), p_i es la abundancia relativa (abundancia proporcional) de la i ésima especie, S es el número de especies, y q es el orden de la diversidad y define la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies (Jost, 2006, 2007; Moreno et al., 2011). El valor del parámetro q determina que tanto influyen las especies comunes o las raras en la medida de la diversidad, así cuando $q=0$ es insensible a la abundancia de las especies y equivale a la riqueza observada; en $q=1$ todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia y equivale al exponente del índice de equidad de Shannon–Wiener $\text{Exp}(H)$ y cuando $q=2$ toma en cuenta a las especies más comunes y equivale al índice de dominancia de Simpson ($1/\text{Simpson}$) (Jost, 2006). El resultado se expresa como el “número efectivo de especies” (Jost, 2006), esta forma de expresar la diversidad de una comunidad cumple con la propiedad de duplicación expuesta por Hill (1973).

Esto posibilita unificar el análisis haciendo comparable los resultados de diversidad y también obtener una interpretación directa y más sencilla sobre cuál es la diferencia en la diversidad de dos o más comunidades (Jost, 2007; Moreno et al., 2011). La comparación de la riqueza y los cálculos de diversidad verdadera se realizaron en el programa R con el paquete iNEXT (Hsieh et al., 2014).

Para analizar la variación en la composición de especies entre los años muestreados se calculó la diversidad beta y sus componentes de anidamiento o diferencias en la riqueza y recambio de especies según la metodología propuesta por Baselga (2010): (1) la diversidad beta total estimada como la disimilitud de Sorensen referida a la composición de especies de un conjunto de sitios presentes en cada grupo seleccionado (β SOR); (2) el recambio de especies entre los sitios calculado como el índice de disimilitud de Simpson (β SIM); y (3) la disimilitud resultante debida al anidamiento o diferencias en riqueza (β NES) obtenida al sustraer el componente de reemplazo a la diversidad beta total (β SOR= β NES+ β SIM). Para esto se utilizó el programa R utilizando el paquete betapart (Baselga & Orme, 2012). Este paquete permite la evaluación de patrones espaciales de diversidad beta utilizando medidas de disimilitud de múltiples comunidades que representan la heterogeneidad de la composición en varios sitios o medidas por pares que proporcionan matrices de distancia que representan la estructura multivariada de la desemejanza (Baselga & Orme, 2012).

3.5 Selección de rasgos para analizar la diversidad funcional

Con base en los trabajos de Cooke et al. (2019a, 2019b) y Gómez et al. (2021) se seleccionaron los siguientes rasgos funcionales: masa corporal, dieta y amplitud de hábitat, y

capacidad de dispersión (indicada por medidas de las alas). Estos rasgos presentan una baja correlación entre ellos y explican gran porcentaje de variación en el espacio funcional (Gómez et al., 2021). Además, se seleccionaron otros rasgos como la morfología del pico, relacionada con el manejo de los alimentos y la longitud del tarso relacionada con el comportamiento alimenticio y el tamaño del ave (Luck et al., 2012; López et al., 2016) (tabla 3).

La medición de los rasgos se realizó siguiendo el protocolo de López et al. (2016); para esto, se hizo uso de la colección de aves de la Universidad Industrial de Santander y la Colección de Aves del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-A), adicionalmente, se hizo uso de datos de rasgos funcionales disponibles en la literatura (Wilman et al., 2014; Montoya et al., 2018; Cooke et al., 2019b).

Tabla 3.

Rasgos funcionales seleccionados para el análisis de la comunidad de aves.

Complejo	Rasgo	Descripción
Pico	- Altura del pico - Ancho de pico a la altura de narinas - Longitud total del culmen	Explica, entre otras cosas, el manejo y tipo de frutas y semillas que consumen.
Capacidad de dispersión (Alas)	- Área alar - Envergadura	Relacionado con la capacidad de movimiento, uso de recursos y dispersión de semillas.
Masa corporal	- Peso	Relacionado con el comportamiento de alimentación, la longevidad y el tamaño del rango de hogar.
Tarso	- Longitud del tarso	Puede influir en el comportamiento de alimentación.
Uso de hábitat	- Especialista - Generalista	Dicta dónde las aves llevarán a cabo sus actividades. Los generalistas del hábitat parecen más resistentes al cambio ambiental ya que tienen mayores opciones de uso del hábitat.

Complejo	Rasgo	Descripción
Dieta	- Frugívoro	Influye en todos los aspectos del comportamiento de alimentación.
	- Omnívoro	
	- Insectívoro	
	- Nectarívoro	
	- Carroñero	
	- Granívoro	

3.6 Análisis de la diversidad funcional

Se creó una matriz de abundancias con las especies en las columnas y los años en las filas y una matriz de rasgos funcionales con los nombres de los rasgos en las columnas y las especies en las filas. Dado que se tienen datos cualitativos y cuantitativos, se calculó la distancia entre especies basada en rasgos con la medida de distancia de Gower (Gower, 1971) la cual utiliza la distancia euclidiana y Jaccard para ambos tipos de variables (Gómez et al., 2019). Para evaluar la calidad del espacio funcional se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA), de esta forma se eliminan los rasgos altamente relacionados entre sí, y se asegura la inclusión de los rasgos funcionales explicativos (Magneville *et al.*, 2022). Los ejes obtenidos de PCoA se adoptaron como nuevos rasgos para calcular los índices de diversidad funcional (Gómez et al., 2019).

Utilizando el paquete mFD propuesto por Magneville et al. (2022), lenguaje de programación de R, se calcularon los cuatro índices considerados como componentes principales de la diversidad funcional: Riqueza funcional (FRic), Equidad funcional (FEve), Divergencia funcional (FDiv) y Especialidad funcional (FSpe) (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

La riqueza funcional es el volumen del espacio funcional que ocupan las especies de una comunidad, la cual es independiente de las abundancias (Villéger, 2008), la Equidad funcional describe la regularidad con que las especies de distribuyen en el espacio de los rasgos teniendo en

cuenta su abundancia (Pla et al., 2011), la divergencia funcional cuantifica cómo los valores de los rasgos se extienden a lo largo del rango de un espacio de rasgos (Mason et al., 2005, Farias & Jaksic, 2009) y finalmente la especialidad funcional es la distancia media de una especie con respecto al centroide de la comunidad (Bellwood et al., 2006), en donde las especies más alejadas al centro de peso son las más funcionalmente especialistas (Cordova-Tapia & Zambrano, 2015).

3.7 Análisis de la estructura del paisaje

Se utilizaron imágenes satelitales de Landsat 5 y Landsat 8, correspondientes a cada uno de los años de estudio (2011, 2014, 2016, 2018 y 2023) descargadas del servicio geológico de los Estados Unidos USGS (<https://earthexplorer.usgs.gov>), con una resolución de 30 metros. Estas imágenes vienen almacenadas bandas a banda en el sistema de referencia WGS84 con un nivel de procesamiento básico denominado L1, que incluye una corrección geométrica preliminar (Aguilar et al., 2006).

La combinación de las diferentes bandas espectrales de las imágenes satelitales permite interpretar aspectos como la vegetación y el uso del suelo, entre otros. Existen combinaciones específicas RGB que muestran y discriminan elementos de las imágenes, en este caso, para obtener las coberturas del suelo de cada imagen se utilizaron las combinaciones RGB432: para observar en color natural y RGB543: para observar vegetación en infrarrojo (Aguilar et al., 2006), utilizando el software de acceso libre Qgis 3.14.

Se realizó la clasificación de las coberturas de la tierra de cada año considerando la nomenclatura y definición de la Leyenda Nacional de Coberturas de la Tierra - Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia (IDEAM, 2010). Esto mediante una clasificación

supervisada (Chuvienco, 1996), teniendo en cuenta los Territorios Artificializados compuesto por vías, cultivos y tierras, Bosques y Áreas seminaturales compuesto por áreas de Bosque y vegetación secundaria y Superficies de agua en este caso, compuesta por el área del Embalse.

Las coberturas clasificadas según Corine Land Cover fueron reclasificadas en cinco clases funcionales para el análisis de métricas del paisaje: (1) Bosque, (2) Vegetación secundaria, (3) Pastizales, (4) Mosaico agropecuario, y (5) Áreas degradadas/infraestructura (tabla 4). Las coberturas correspondientes a cuerpos de agua (embalse) y nubes fueron excluidas del análisis de métricas del paisaje, pero se cuantificaron por separado para evaluar la expansión del embalse a través del tiempo.

Tabla 4.

Reclasificación de las coberturas para el cálculo de las métricas de paisaje

Clase	Coberturas
Bosque	Bosques (3.1) + Bosques mixtos (3.1.4)
Vegetación secundaria	Vegetación secundaria alta (3.2.3.1) + Vegetación secundaria baja (3.2.3.2)
Pastizales	Pastos limpios (2.3.1) + Pastos enmalezados (2.3.2) + Pastos arbolados (2.3.3)
Mosaico agropecuario	Cultivos transitorios (2.1) + Mosaico de cultivos y pastos (2.4.2) + Mosaico de cultivos y vegetación natural (2.4.3) + Mosaico de pastos y vegetación natural (2.4.4)
Áreas degradadas / infraestructura	Zonas industriales o de servicios (1.2.2) + Zonas degradadas por extracción minera o canteras (3.3.3)
Excluidas	Cuerpos de agua (5.1.1) + Embalses (5.1.4) + Nubes y sombras (sin código CORINE específico)

Los polígonos de cobertura (formato shapefile) fueron rasterizados a una resolución espacial de 30 m utilizando el paquete terra (Hijmans, 2023) en R versión 4.x. Se empleó la regla de los ocho vecinos para definir la conectividad entre píxeles del mismo tipo de cobertura,

permitiendo identificar parches continuos en las direcciones cardinal y diagonal (McGarigal & Marks, 1995).

Se hizo una delimitación espacial para el cálculo de las métricas, con el fin de caracterizar la estructura del paisaje en el entorno de los sitios de muestreo, para esto se definió un buffer de 5 km alrededor del embalse. Todos los *raster* se reproyectaron a un sistema de coordenadas (MAGNA SIRGAS Origen nacional) para garantizar que las distancias y las métricas dependientes del área fueran comparables.

Las métricas del paisaje fueron calculadas utilizando el paquete *landscapemetrics* versión 1.5 (Hesselbarth et al., 2019) en R, se calcularon métricas en tres niveles jerárquicos (tabla 5). Se calculó el índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) en el software libre QGIS 3.4.

Tabla 5.

Métricas de paisaje calculadas para cada uno de los años de muestreo.

Nivel jerárquico	Métrica	Descripción	Qué mide
Paisaje	TA (Área Total)	Área total del paisaje analizado.	Tamaño del área de estudio; extensión espacial total.
	NP (Número de Parches)	Número total de parches presentes en el paisaje.	Grado de fragmentación general; más parches = mayor fragmentación.
	PD (Densidad de Parches)	Número de parches por unidad de área.	Intensidad de fragmentación ajustada por tamaño del paisaje.
	LPI (Índice del Parche Más Grande)	Porcentaje del paisaje ocupado por el parche de mayor tamaño.	Dominancia de un tipo de cobertura o conectividad estructural.
	LSI (Índice de Forma del Paisaje)	Relación entre el perímetro total y el área del paisaje.	Complejidad de la forma general del paisaje.

Nivel jerárquico	Métrica	Descripción	Qué mide
Clase	SHDI (Índice de Diversidad de Shannon)	Medida de la diversidad de tipos de cobertura.	Diversidad de clases de cobertura (riqueza y abundancia relativa).
	SHEI (Índice de Equitatividad de Shannon)	Mide cuán equitativamente se distribuyen las coberturas.	Uniformidad o equilibrio entre los tipos de cobertura.
	CONTAG (Contagio)	Evalúa la agregación espacial de los tipos de cobertura.	Grado de mezcla o dominancia de coberturas; heterogeneidad.
	AI (Índice de Agregación)	Evalúa la tendencia de las coberturas a formar grupos contiguos.	Conectividad estructural general del paisaje.
	CA (Área de Clase)	Área total ocupada por cada tipo de cobertura.	Extensión espacial de cada cobertura dentro del paisaje.
	PLAND (Porcentaje del Paisaje)	Porcentaje del paisaje ocupado por cada cobertura.	Representatividad relativa de cada clase.
	NP (Número de Parches)	Número de parches por tipo de cobertura.	Fragmentación interna de cada cobertura.
	AREA_MN (Área Media de Parches)	Tamaño promedio de los parches de una clase.	Fragmentación o compactación de una cobertura específica.
	AREA_SD (Desviación Estándar del Área)	Variabilidad del tamaño de los parches.	Heterogeneidad en la estructura de los parches.
	ED (Densidad de Borde)	Longitud total de borde por unidad de área.	Grado de fragmentación y exposición de bordes.
	TCA (Área Núcleo Total)	Área interna de los parches, excluyendo los bordes.	Superficie efectiva no afectada por efecto de borde.
	CPLAND (Porcentaje de Área Núcleo)	Proporción del área núcleo respecto al área total.	Integridad interior de los hábitats.
	AI (Índice de Agregación)	Evalúa la contigüidad espacial entre parches de la misma clase.	Conectividad estructural dentro de la cobertura.

Nivel jerárquico	Métrica	Descripción	Qué mide
	COHESION (Índice de Cohesión)	Evalúa la conectividad física entre parches de una misma clase.	Continuidad o grado de unión entre fragmentos similares.
	ENN_MN (Distancia Euclidiana al Vecino Más Cercano)	Promedio de la distancia entre parches del mismo tipo.	Aislamiento espacial o separación entre fragmentos.
Parche	Se calcularon métricas individuales para cada parche (área, forma, distancia al vecino más cercano), las cuales fueron resumidas mediante estadísticos descriptivos (media, mediana, desviación estándar, mínimo y máximo) por clase de cobertura y año.		

3.8 Relación entre la estructura del paisaje, la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

Para determinar la relación entre la estructura del paisaje y la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de aves se construyeron dos matrices independientes, una con los índices de diversidad taxonómica Hill (q_0 , q_1 y q_2) y otra con los de diversidad funcional (FRic, FEve, FDiv, FSpe) y las métricas del paisaje (AI, CONTAG, LPI, NP, PD, SHDI y SHEI) obtenidas en cada año 2011 – 2023. Antes de correr los modelos se exploraron las variables mediante una correlación de Spearman con el propósito de identificar la relación entre los índices de diversidad y las métricas de paisaje y reducir la colinealidad entre las variables predictoras. Con base en los resultados se seleccionaron métricas representativas de la estructura el paisaje: AI (Aggregation Index): conectividad y continuidad de los parches, NP (Número de Parches): grado de fragmentación, SHDI (Shannon Diversity Index): heterogeneidad del paisaje.

Se ajustaron los modelos lineales multivariantes teniendo en cuenta los índices de diversidad (q_0 , q_1 , q_2 , FRic, FEve, FDiv, FSpe) como variable respuesta y las métricas del paisaje (Ejemplo: Número de Parches Densidad de Parches Índice de Agregación Porcentaje del paisaje

etc.) como variables predictoras. El análisis multivariante permitió evaluar el efecto global de la estructura del paisaje sobre la variación taxonómica y funcional de la comunidad de aves. También se estimaron modelos lineales univariados (LM) para cada índice de diversidad para identificar el peso relativo y la influencia de cada métrica del paisaje. Esto permitió determinar cuáles componentes del paisaje ejercen mayor influencia sobre patrones específicos de diversidad.

Se realizó una selección automática de modelos basado en el criterio de información de Akaike corregido (AICc), generando todas las posibles combinaciones de predictores para cada índice de diversidad. Para el modelo se calculó en AICc, el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}), la diferencia respecto al mejor modelo ($\Delta AICc$) y el peso de Akaike (w_i) (Burnham & Anderson, 2002; Symonds & Moussalli, 2011).

Adicionalmente, se exploraron las formas funcionales de modelos lineales y no lineales aplicando transformaciones sobre las variables predictoras (AI, NP, PD y SHDI) bajo cuatro formas funcionales: Lineal (aditiva), Logarítmica [$\log(x)$], Cuadrática [x^2] e Inversa [$1/x$]. Las transformaciones fueron evaluadas de manera individual y en combinaciones de dos predictores para cada índice de diversidad, los modelos fueron comparados mediante el criterio de información de Akaike corregido (AICc) y el R^2 ajustado, considerando mejores los de valores con $\Delta AICc < 2$ y mayor peso de Akaike (Portet, 2020; Burnham & Anderson, 2002).

4. Resultados

4.1 Diversidad taxonómica

4.1.1 Composición de especies

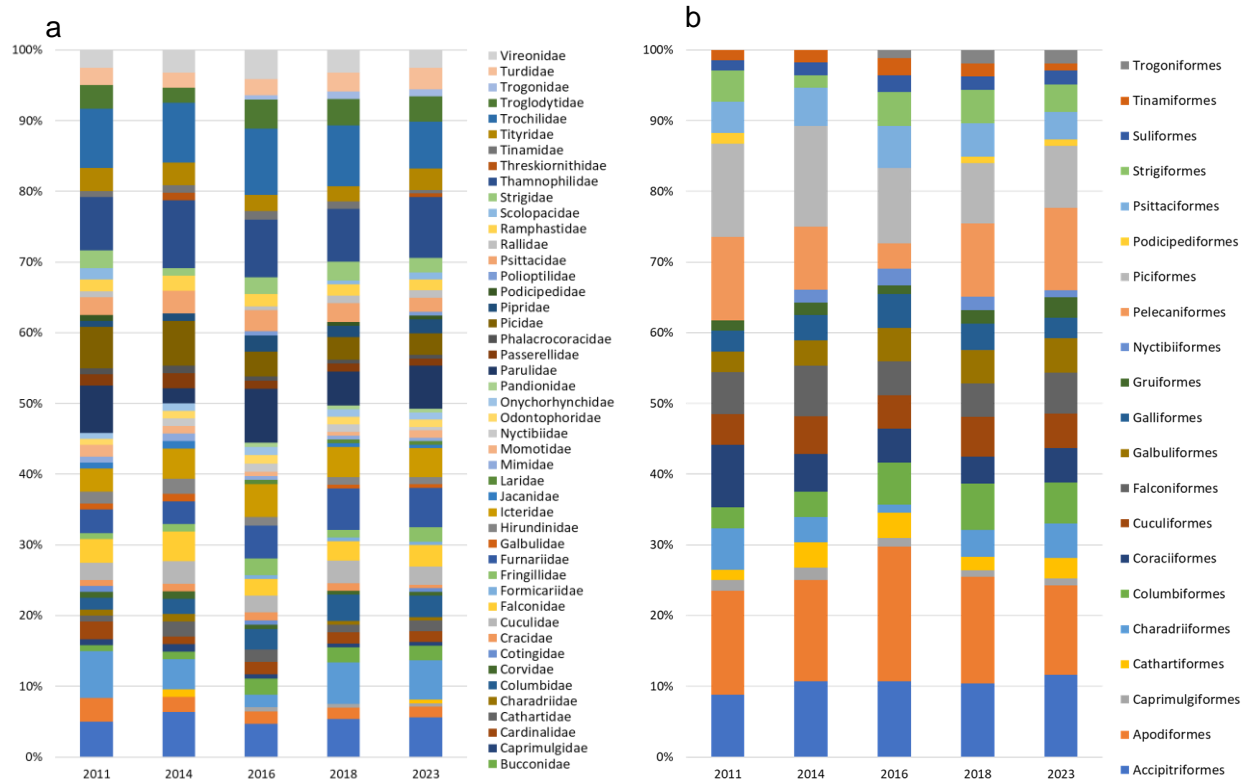
Se obtuvo un listado general de 310 especies distribuidas en 22 órdenes y 54 familias. Entre los órdenes más abundantes se encuentran Passeriformes, Apodiformes y Accipitriformes representando el 58%, 6% y 5% respectivamente (figura 2), y entre las familias más abundantes se encuentra Tyrannidae, representando el 13%, una familia de aves insectívoras, con una amplia gama de estrategias tróficas, muchas de ellas generalistas, aunque algunas son muy especializadas (Fitzpatrick, 1980; Tello et al., 2009). Habitan una gran variedad de ambientes, desde bosques bien conservados hasta áreas abiertas o modificadas lo que puede indicar plasticidad ecológica e importancia como indicadores de cambios en la estructura del paisaje (Skutch, 1960; Schulenberg et al., 2007).

La familia Thraupidae a la cual pertenecen el 11% de las especies, agrupa a las tángaras; muchas especies son especialistas de bosque, indicadores de hábitats conservados o secundarios maduros, mientras que otras toleran áreas perturbadas. Cumplen funciones clave como la dispersión de semillas y la polinización (Isler & Isler, 1999; Burns et al., 2014), y finalmente Thamnophilidae con un 6% de representatividad incluye a los hormigueros, típicos de los bosques húmedos tropicales. Muchas de sus especies son sensibles a la fragmentación y perturbación, por

lo que su presencia y abundancia suele indicar hábitats bien conservados, con cobertura arbustiva densa y una estructura compleja del sotobosque (Zimmer & Isler, 2003; Stotz et al., 1996).

Figura 2.

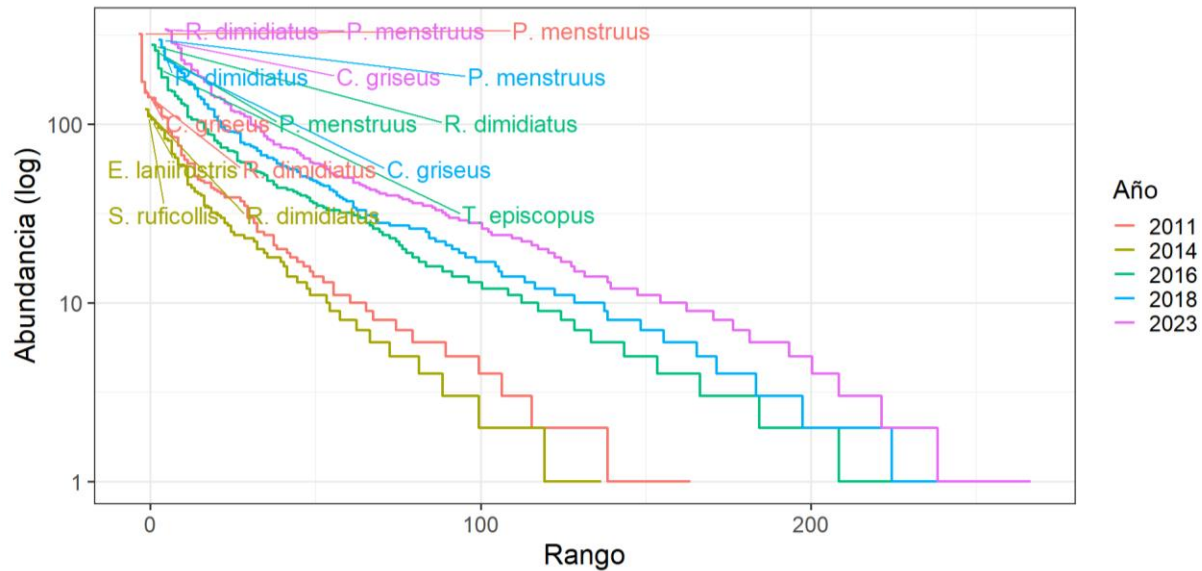
Representatividad de (a) órdenes taxonómicos y (b) familias taxonómicas de las aves registradas en el área de influencia del embalse Topocoro



Las especies más abundantes a lo largo de los años de monitoreo han sido la lora cabeciazul (*Pionus menstruus*), el cardenal pico de plata (*Ramphocelus dimidiatus*), el cucarachero chupahuevos (*Campylorhynchus griseus*), el azulejo (*Thraupis episcopus*) y el periquito de anteojos (*Forpus conspicillatus*), entre otros (figura 3).

Figura 3.

Especies de aves más abundantes registradas durante los años de monitoreo en el área de influencia del embalse Topocoro.

**4.1.2 Diversidad alfa**

Según el estimador de la cobertura de muestreo se evidenciaron valores por encima del 90 % en cada año. En los números de Hill, para el orden $q=0$, el año 2023 tuvo la mayor riqueza, 263 especies con 275.35 esperadas y el año con menor riqueza fue el 2014 con un total de 139 especies registradas (figura 4a). Para el orden $q=1$ el año con mayor diversidad es el 2023 con un valor de 118.55 y el año con menor valor de diversidad es el 2014 con 65.98 (Figura 4b).

Finalmente, para el orden $q=2$ los valores indican que el año 2023 tiene la mayor equidad con valor de 77.22 y el que tiene menor equidad es el 2011 con valor de 38.91 (figura 4c) (tabla 6).

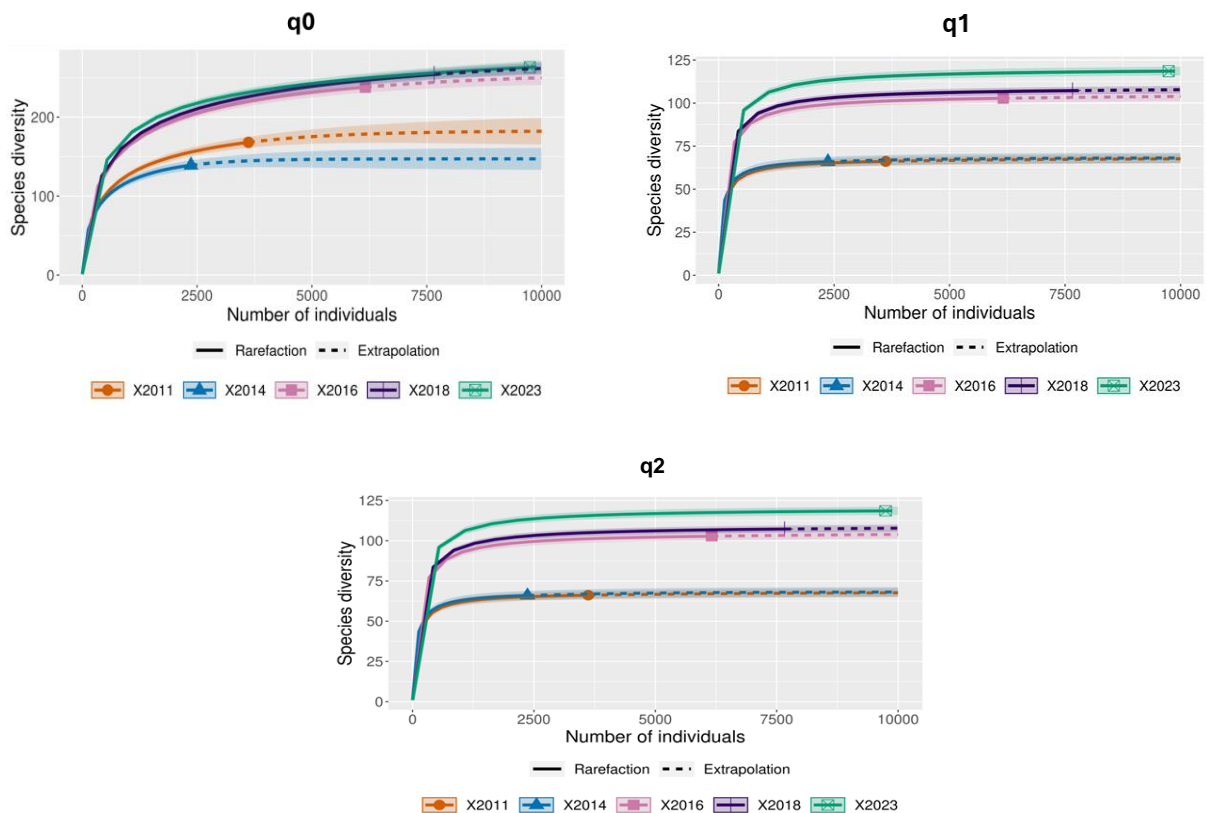
Tabla 6.

Valores de los números de Hill ($q=0$, $q=1$ y $q=2$) y estimador de cobertura de muestreo (SC) para los años de monitoreo. * Abd: abundancia

Año	q0	q1	q2	Abd*	# especies esperadas	% Cobertura de muestreo
2011	168	66.14	38.91	3618	178.98	93.82%
2014	139	65.98	44.3	2367	148.24	93.75%
2016	238	102.8	65.37	6162	247.39	96.23%
2018	254	107.2	69.11	7662	263.02	96.55%
2023	263	118.6	77.22	9743	275.35	95.49%

Figura 4.

Diversidad de aves registrada en el área de influencia del embalse Topocoro según los números de Hill: (a) riqueza de especies ($q=0$), (b) diversidad ($q=1$) y (c) equidad ($q=2$), entre 2011 y 2023



En la tabla 7 se muestran las especies que son registros únicos en cada año.

Tabla 7.

Especies que fueron registradas en un solo año de muestreo.

Año	# especies únicas	Especies
2011	5	<i>Asio clamator</i> , <i>Baryphthengus martii</i> , <i>Campephilus melanoleucos</i> , <i>Chloroceryle</i> <i>inda</i> , <i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>
2014	1	<i>Buteogallus urubitinga</i>
2016	11	<i>Basileuterus culicivorus</i> , <i>Cercomacroides</i> <i>parkeri</i> , <i>Circus buffoni</i> , <i>Cyanerpes</i> <i>caeruleus</i> , <i>Cyanerpes cyaneus</i> , <i>Discosura</i> <i>conversii</i> , <i>Dysithamnus mentalis</i> , <i>Microbates cinereiventris</i> , <i>Myiophobus</i> <i>fasciatus</i> , <i>Notharchus tectus</i> , <i>Setophaga</i> <i>fusca</i>
2018	8	<i>Anurolimnas viridis</i> , <i>Automolus</i> <i>ochrolaemus</i> , <i>Buteo platypterus</i> , <i>Chlorostilbon poortmani</i> , <i>Chrysolampis</i> <i>mosquitus</i> , <i>Columbina minuta</i> , <i>Elanus</i> <i>leucurus</i> , <i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>
2023	10	<i>Electron platyrhynchum</i> , <i>Falco femoralis</i> , <i>Micrastur semitorquatus</i> , <i>Poliocrania exsul</i> , <i>Rostrhamus sociabilis</i> , <i>Schiffornis</i> <i>stenorhyncha</i> , <i>Sturnella magna</i> , <i>Thryophilus</i> <i>rufalbus</i> , <i>Trogon rufus</i> , <i>Xenerpestes minlosi</i>

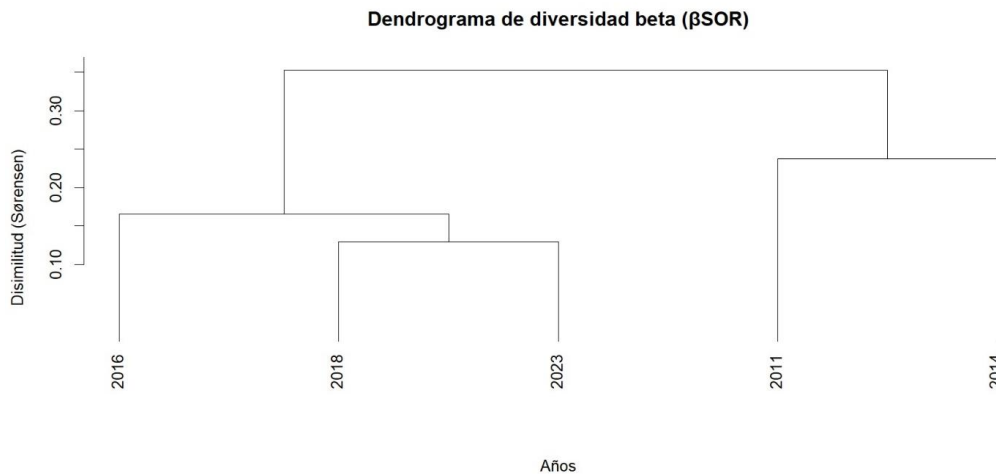
4.1.3 Diversidad beta

Los resultados muestran que la diversidad beta total entre los años evaluados es moderada según el índice de disimilitud de Sørensen ($\beta\text{SOR} \approx 25.6\%$), la cual está explicada principalmente por diferencias en la riqueza de especies (anidamiento $\beta\text{SNE} = 0.151$) y en menor medida por el recambio de especies ($\beta\text{SIM} = 0.105$) (figura 5), lo que nos indica que la variación entre los años

no se debe principalmente al reemplazo de especies sino a la pérdida y ganancia de especies, en donde la comunidad de aves registradas de algunos años son subconjuntos de otros años con mayor riqueza.

Figura 5.

Dendrograma de la diversidad beta entre los años de monitoreo.



El análisis de la variación en la composición de especies por pares de años evaluados según el índice de disimilitud de Sørensen (β SOR), muestra dos agrupamientos entre los años, lo que muestra patrones de similitud en la comunidad de especies registradas en cada año. Los años 2018 y 2023 están estrechamente relacionados (disimilitud < 0.1), lo que indica que las especies registradas en estos años son muy similares, posteriormente a este grupo se une el año 2016 con una ligera disimilitud. El otro grupo está conformado por los años 2011 y 2014 que se separan claramente del resto (disimilitud > 0.3), esto indica que la comunidad de aves registrada en estos dos años es distinta en comparación con los demás.

4.2 Diversidad funcional

Se calcularon todos los índices de diversidad funcional disponibles en el paquete mFD propuestos por Magneville et al. (2022), pero debido a que no se encontraron diferencias significativas entre los años, solo se tendrán en cuenta los 4 índices considerados como componentes principales de la diversidad funcional FRic, FEve, FDiv y FSpe (tabla 8) (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

Tabla 8.

Valor de los índices de diversidad funcional calculados para cada año de monitoreo

Año	Sp	FRic	FEve	FDiv	FSpe
2011	168	0.297	0.344	0.813	0.246
2014	139	0.558	0.329	0.773	0.241
2016	238	0.603	0.316	0.810	0.249
2018	254	0.750	0.321	0.845	0.240
2023	263	0.881	0.303	0.827	0.233

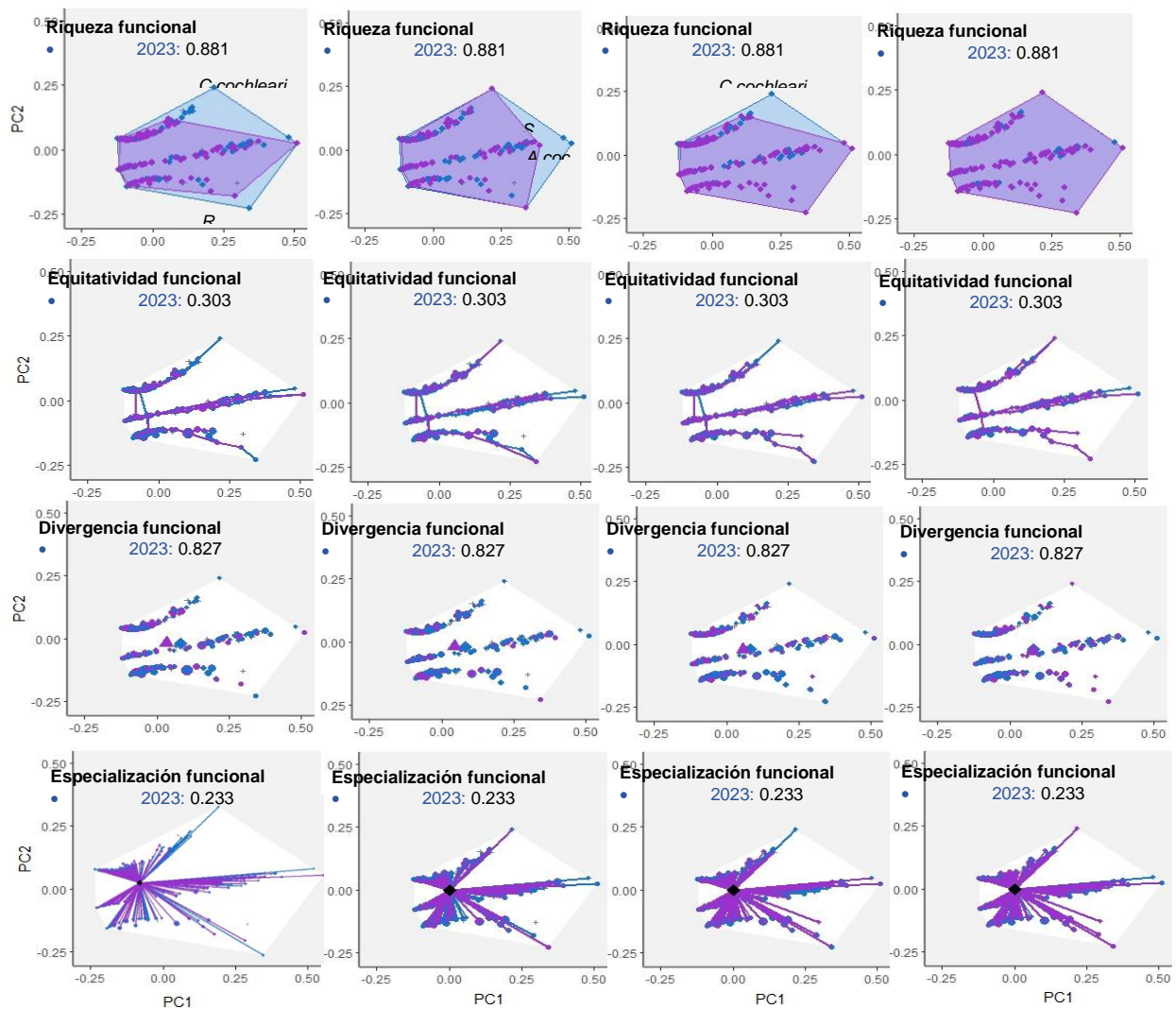
Así como la riqueza de especies presentó un incremento a lo largo de los años de muestreo, pasando de 168 especies en 2011 a 263 en 2023, de la misma manera coincide con la riqueza funcional (FRic) mostró un aumento con el paso de los años, con valores que oscilaron entre 0.297 en 2011 y 0.881 en 2023. Esto nos muestra una mayor amplitud del espacio funcional ocupado por la comunidad.

La equidad funcional (FEve) presentó valores relativamente estables, con una pequeña tendencia a la disminución en el tiempo que varió entre 0.344 en 2011 y 0.303 en 2023. La divergencia funcional (FDiv) mantuvo valores altos, entre 0.773 y 0.845, que no representan

cambios marcados entre los años. Finalmente, la especialización funcional (FSpe) mostró valores bajos y estables a lo largo del tiempo, oscilando entre 0.246 en 2011 y 0.233 en 2023 (figura 6).

Figura 6.

Índices de diversidad funcional en cada año de monitoreo y especies con mayor aporte de rasgos únicos: Ramphastos ambiguus, Cochlearius cochlearius, Sarcoramphus papa y Micrastur semitorquatus.



4.3 Métricas del paisaje a través del tiempo

A partir de la clasificación de las coberturas vegetales y el cálculo de las métricas del paisaje de cada año de muestreo se identificaron cambios marcados en los patrones de fragmentación, diversidad, dominancia y conectividad del paisaje. En las imágenes (figura 7) se pueden evidenciar las transformaciones en las coberturas de la tierra en el periodo del 2011 al 2023.

El embalse Topocoro presentó un crecimiento progresivo en su área inundada. El área del embalse pasó de 535.33 hectáreas en 2011 a 5,338.68 hectáreas en 2023, representando un incremento total de 897.3% en 12 años (tabla 9). El mayor aumento tanto en términos absolutos como relativos se registró entre 2011 y 2014, con 1,394.41 hectáreas adicionales inundadas (260.5% de incremento). Entre 2014 y 2016 se presentó el segundo período de mayor expansión con 2,652.24 hectáreas (137.4%), mientras que los períodos posteriores mostraron tasas de crecimiento progresivamente menores: 10.4% (2016-2018) y 5.6% (2018-2023).

Tabla 9.

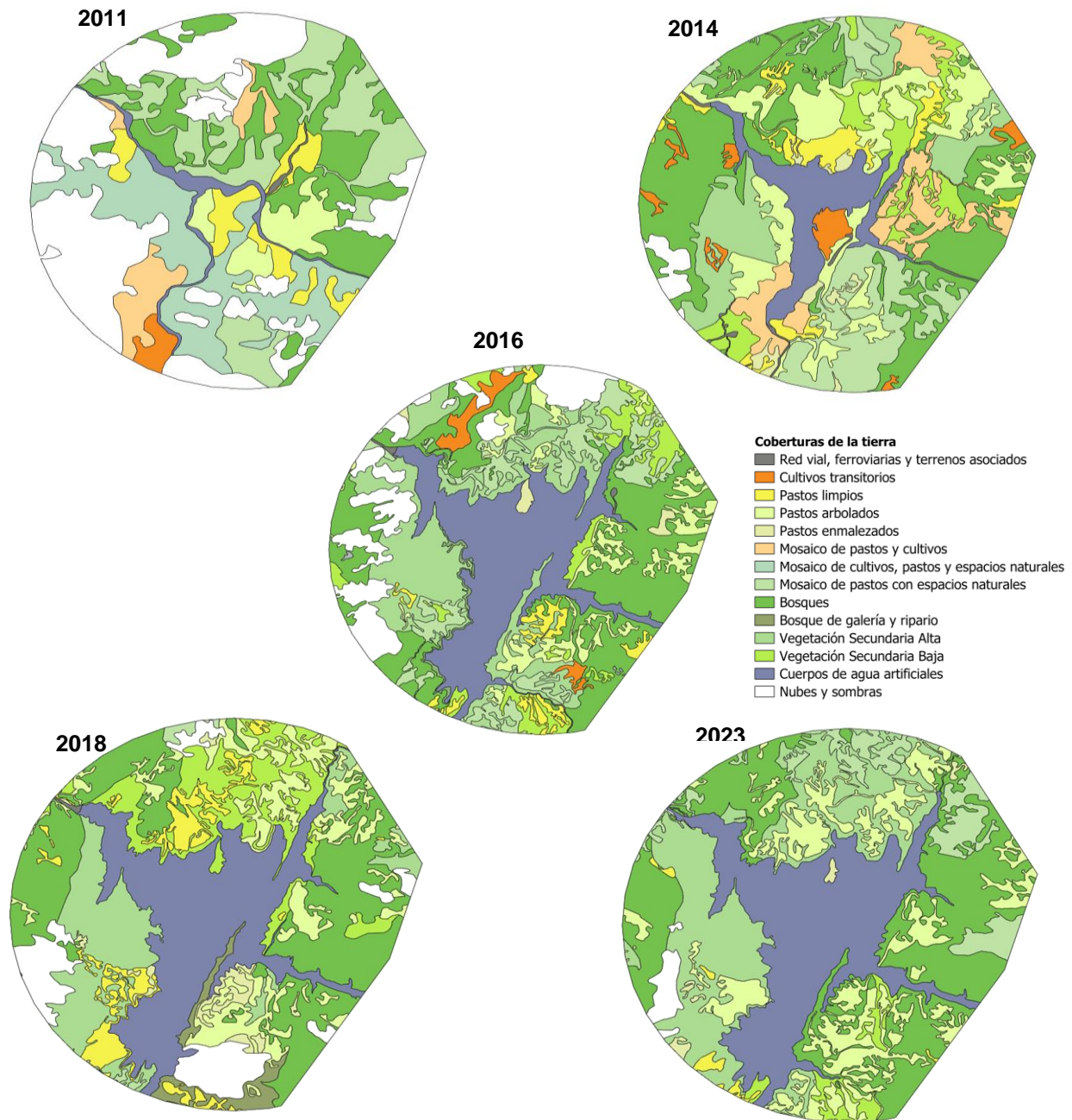
Evolución del área del embalse Topocoro en el período 2011-2023.

Año	Área (ha)	Cambio absoluto (ha)	Cambio relativo (%)
2011	535.33	-	-
2014	1,929.74	1,394.41	260.5
2016	4,581.98	2,652.24	137.4
2018	5,056.67	474.69	10.4
2023	5,338.68	282.01	5.6

Nota: Los análisis de métricas de paisaje se realizaron excluyendo el área del embalse para evaluar únicamente la estructura de las coberturas terrestres.

Figura 7.

Cambio en las coberturas vegetales entre el año 2011 y 2023.



El paisaje mostró cambios significativos en la proporción de las diferentes coberturas durante el período de estudio (tabla 10). El mosaico agropecuario, que dominaba el paisaje en 2011

representando el 58.89% del área total, experimentó una reducción drástica a 3.26% en 2018, con una recuperación parcial a 8.68% en 2023.

En contraste, la cobertura de bosque aumentó de 25.73% en 2011 a 36.96% en 2023, con una tendencia ascendente estable desde 2016. La vegetación secundaria presentó el incremento más notable, pasando de 2.39% en 2011 a un máximo de 32.35% en 2018, estabilizándose en 30.55% para 2023. Los pastizales mostraron fluctuaciones, con un mínimo de 14.65% en 2011 y valores entre 23-28% en los años siguientes. Las áreas degradadas e infraestructura representaron menos del 1% del paisaje en todos los años.

Tabla 10.

Métricas de composición y estructura por clase de cobertura en la zona de influencia del embalse Topocoro (2011-2023).

Clase	Año	PLAND (%)	CA (ha)	NP	Area_MN (ha)	ED (m/ha)	Cohesión (%)
Bosque	2011	25.73	3,914.2	19	206.0	10.56	98.59
	2014	29.72	5,892.3	24	245.5	15.19	99.12
	2016	35.46	5,442.8	19	286.5	18.97	99.27
	2018	36.38	5,599.9	16	350.0	13.79	99.31
	2023	36.96	6,069.1	24	252.9	19.29	99.35
Vegetación secundaria	2011	2.39	364.1	3	121.4	1.21	97.78
	2014	19.40	3,846.4	12	320.5	12.01	99.02
	2016	33.11	5,082.7	24	211.8	22.55	98.88
	2018	32.35	4,979.0	20	248.9	19.48	99.42
	2023	30.55	5,016.6	10	501.7	18.77	99.43
Pastizales	2011	14.65	2,228.0	7	318.3	5.11	98.65
	2014	24.64	4,884.9	16	305.3	16.88	99.27
	2016	15.03	2,306.5	29	79.5	18.51	97.93
	2018	27.79	4,277.2	52	82.3	28.72	98.32
	2023	23.77	3,903.1	49	79.7	27.73	98.14
Mosaico agropecuario	2011	56.89	8,653.3	10	865.3	11.52	99.43
	2014	25.58	5,072.0	19	267.0	16.99	99.23

Clase	Año	PLAND (%)	CA (ha)	NP	Area_MN (ha)	ED (m/ha)	Cohesión (%)
Áreas degradadas/ infraestructura	2016	15.94	2,446.3	11	222.4	17.18	99.05
	2018	3.26	502.0	10	50.2	2.26	98.17
	2023	8.68	1,425.2	11	129.6	6.94	98.14
	2011	0.33	50.9	1	50.9	0.72	96.03
	2014	0.66	130.2	6	21.7	1.87	94.34
	2016	0.47	71.9	8	9.0	1.39	92.36
	2018	0.22	33.6	2	16.8	0.61	92.64
	2023	0.03	5.3	1	5.3	0.13	87.19

Nota. CPLAND: Porcentaje del paisaje; CA: Área de clase; NP: Número de parches; AREA_MN:

Área media de parches; ED: Densidad de borde; COHESIÓN: Índice de cohesión.

4.3.1 Configuración general del paisaje

Las métricas de configuración del paisaje permiten cuantificar los cambios espaciales y estructurales ocurridos en la zona de influencia del embalse Topocoro a lo largo del periodo 2011–2023, describiendo la fragmentación, diversidad, conectividad y dominancia de las coberturas (tabla 11).

Tabla 11.

Métricas de configuración del paisaje en la zona de influencia del embalse Topocoro (2011-2023). Se excluyó el área del embalse de los análisis.

Métrica	Descripción	2011	2014	2016	2018	2023
AI	Índice de agregación (%)	97,02	95,1	93,17	94,33	93,99
CONTAG	Índice de contagio (%)	63,31	48,77	49,71	55,26	52,24
LPI	Índice del parche más grande (%)	17,56	14,33	14,21	15,12	16,32
NP	Número total de parches	40	77	91	100	95
PD	Densidad de parches (n/100 ha)	0,26	0,39	0,59	0,65	0,58

Métrica	Descripción	2011	2014	2016	2018	2023
SHDI	Índice de diversidad de Shannon	1,06	1,41	1,34	1,21	1,29
SHEI	Índice de equitatividad de Shannon	0,66	0,87	0,83	0,75	0,8
TA	Área total analizada (ha)	15210,5 7	19825,8 4	15350,0 8	15391,6 4	16419,3 4

Nota. NP: Número de parches; PD: Densidad de parches; LPI: Índice del parche más grande; SHDI: Índice de diversidad de Shannon; SHEI: Índice de equidad de Shannon; CONTAG: Índice de contagio; AI: Índice de agregación; TA: Área total.

4.3.2 Fragmentación del paisaje

El número total de parches (NP) mostró un incremento sostenido, pasando de 40 parches en 2011 a un máximo de 100 parches en 2018, representando un aumento del 150% en la fragmentación del paisaje. Para 2023, el número de parches se redujo levemente a 95. La densidad de parches (PD) siguió una tendencia similar aumentando de 0.26 parches/100 ha en 2011 a 0.65 parches/100 ha en 2018, con un valor de 0.58 parches/100 ha en 2023.

El índice del parche más grande (LPI) presentó una reducción de 17.56% en 2011 a valores entre 14-16% en los años subsecuentes, con el mínimo en 2016 (14.21%). Para 2023, este índice se recuperó parcialmente a 16.32%, aunque sin alcanzar los valores iniciales. Esta disminución indica una pérdida de dominancia de parches grandes continuos en el paisaje.

4.3.3 Heterogeneidad del paisaje

El índice de diversidad de Shannon (SHDI) presentó un incremento inicial de 1.06 en 2011 a 1.41 en 2014 (33.0% de aumento), seguido de una disminución progresiva hasta 1.21 en 2018, con una leve recuperación a 1.29 en 2023. El índice de equitatividad (SHEI) siguió un patrón similar, alcanzando su máximo de 0.87 en 2014 y posteriormente disminuyendo a 0.75 en 2018, para finalmente estabilizarse en 0.8 en 2023.

4.3.4 Agregación del paisaje

El índice de contagio (CONTAG) disminuyó de 63.31% en 2011 a 48.77% en 2014, indicando una mayor dispersión de las coberturas. Posteriormente, este índice fluctuó entre 49.71% (2016) y 55.26% (2018), estabilizándose en 52.24% para 2023. El índice de agregación (AI) presentó una tendencia descendente desde 97.02% en 2011 hasta 93.17% en 2016, con valores entre 93-94% en años posteriores, reflejando una menor agregación espacial de las coberturas similares.

El análisis integrado de las métricas de paisaje reveló tres períodos diferenciados: (1) 2011-2014, caracterizado por fragmentación inicial e incremento de 92.5% en el número de parches; (2) 2014-2018, con transformación acelerada del mosaico agropecuario (-94.7%) y expansión de vegetación secundaria (+93.9%); y (3) 2018-2023, con estabilización de la fragmentación y consolidación de coberturas naturales. La diversidad del paisaje (SHDI) disminuyó 30.7% entre 2011 y 2018, con leve recuperación posterior.

El análisis del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) evidenció variaciones en la productividad y cobertura vegetal a lo largo del tiempo (figura 8). El año con mayor NDVI fue 2023 y en 2018 también se observó un valor alto (0.74), lo cual refleja presencia de coberturas más densas. En el 2014 hay una reducción del índice (0.53) aquí predomina un paisaje más heterogéneo con una menor proporción de áreas con vegetación densa, el año 2016 presenta valores similares al 2014. Finalmente, el año 2023 muestra valores intermedios lo que puede indicar una posible recuperación de la vegetación.

Figura 8.

Variaciones del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) entre 2011 y 2023.



4.4 Relación entre la estructura del paisaje, la diversidad taxonómica y funcional a través del tiempo

Los modelos desarrollados para evaluar las relaciones entre la estructura paisaje y la diversidad, mostraron que las métricas asociadas a la configuración del paisaje, es decir, conectividad y fragmentación son los que explican mejor la variación de la diversidad taxonómica y la funcional en el periodo de tiempo analizado.

4.4.1 Diversidad taxonómica

La selección de modelos univariados mostró que la densidad de parches (PD) es la métrica que mejor explica la variación en los índices de diversidad taxonómica con los siguientes valores: q_0 : AICc = 76.33, $R^2_{aj} = 0.66$, q_1 : AICc = 66.55, $R^2_{aj} = 0.76$, q_2 : AICc = 61.47, $R^2_{aj} = 0.81$, con valores de pendientes positivas (q_0 : $\beta = 294.05$, $p = 0.06$, q_1 : $\beta = 135.70$, $p = 0.04$, q_2 : $\beta = 93.74$, $p = 0.02$) (tabla 12), lo que indica que es la variable predictora más informativa para explicar la riqueza de la comunidad de aves. En cuanto a los modelos bivariados, los valores de AICc son infinitos debido a la alta colinealidad entre las métricas, sin embargo, los R^2 ajustados más altos corresponden a combinaciones entre AI y SHDI ($R^2_{aj} = 0.81$), y AI con CONTAG ($R^2_{aj} = 0.80$), reforzando la idea de la influencia de la conectividad y la heterogeneidad del paisaje en la diversidad de aves.

Tabla 12.

Selección de modelos univariados según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) para los índices de diversidad taxonómica (q_0 , q_1 , q_2) en la zona de influencia del embalse Topocoro.

Índice	Predictor	AICc	R ² aj	ΔAICc	w _i	Slope_se	Slope_p
q₀ Riqueza	PD	76.33	0.665	0.00	0.675	294,05	0,06
	NP	79.59	0.356	3.26	0.132	1,64	0,17
	AI	80.02	0.298	3.69	0.106	-26,15	0,20
	CONTAG	83.14	-0.309	6.81	0.022	-1,28	0,83
	LPI	83.22	-0.331	6.89	0.021	-1,60	0,95
	SHDI	83.23	-0.333	6.90	0.021	-8,91	0,97
	SHEI	83.23	-0.333	6.90	0.021	-8,90	0,98
q₁	PD	66.55	0.757	0.00	0.701	135,70	0,04
	NP	69.63	0.550	3.08	0.151	0,82	0,09
	AI	70.38	0.477	3.83	0.103	-13,08	0,12
	CONTAG	74.55	-0.204	7.99	0.013	-1,30	0,61
	SHEI	74.91	-0.293	8.35	0.011	52,32	0,78
	SHDI	74.92	-0.297	8.37	0.011	30,00	0,79
	LPI	74.94	-0.304	8.39	0.011	-2,57	0,81
q₂	PD	61.47	0.807	0.00	0.699	93,74	0,02
	NP	64.12	0.672	2.66	0.185	0,59	0,06
	AI	65.62	0.557	4.16	0.087	-9,26	0,09
	CONTAG	70.24	-0.115	8.77	0.009	-1,14	0,50
	SHEI	70.74	-0.233	9.28	0.007	55,84	0,66
	SHDI	70.77	-0.239	9.30	0.007	32,70	0,67
	LPI	70.87	-0.265	9.40	0.006	-2,63	0,71

Nota. AICc: Criterio de Información de Akaike corregido; R²aj: coeficiente de determinación ajustado; ΔAICc: diferencia de AICc respecto al mejor modelo; w_i: peso del modelo (probabilidad relativa de ser el mejor modelo según AICc); Slope_se: Error estándar; Slope_p: p valor asociado a la pendiente.

Los resultados de la selección automática de modelos con todas las combinaciones posibles mostraron un mejor ajuste del modelo al incluir variables predictoras complementarias (tabla 13).

Indicando que la combinación de fragmentación (NP), heterogeneidad (SHDI, SHEI), agregación (AI) y tamaño del parche más grande (LPI) explican gran parte de la variación temporal de la diversidad taxonómica de la comunidad de aves.

Tabla 13.

Mejores modelos según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).

Índice	Modelo más parsimonioso	AICc	R^2_{aj}
q ₀	NP + SHDI + SHEI	-66.40	0.9999
q ₁	AI + LPI + PD	-36.22	0.9923
q ₂	AI + LPI + NP	-40.78	0.9932

Los modelos con diferentes formas funcionales mostraron que la relación logarítmica proporciona mejores ajustes para los tres índices de la diversidad, siendo la variable SHDI (Índice de Diversidad de Shannon) la más informativa (tabla 14).

Tabla 14.

Mejores ajustes de la relación logarítmica para los índices de diversidad taxonómica. Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).

Índice	Modelo funcional	Forma	AICc	R^2_{aj}
q ₀	Log (SHDI)	log	75.10	0.74
q ₁	Log (SHDI)	log	62.40	0.89
q ₂	Log (SHDI)	log	55.92	0.94

4.4.2 Diversidad funcional

Los resultados mostraron que la conectividad (AI) y la heterogeneidad del paisaje (SHDI) son las variables que mejor explican los cambios en la diversidad funcional de la comunidad de aves a lo largo del tiempo. Las mayores correlaciones se dieron entre FRic y las métricas AI ($\rho = 0.78$) y SHDI ($\rho = 0.74$), y entre FDiv y AI ($\rho = 0.81$). FEve y FSpe mostraron correlaciones positivas moderadas con SHDI ($\rho = 0.65$ y $\rho = 0.58$, respectivamente).

Los modelos univariados mostraron que el AI (Índice de Agregación) y el SHDI (Índice de Diversidad de Shannon) son los predictores con mayor capacidad explicativa sobre las variaciones en los índices de diversidad funcional (tabla 15). AI presentó los menores valores de AICc y mayores R^2 ajustado para los índices FRic y FDiv (AICc = 55.2 y 47.8; $R^2_{aj} = 0.79$ y 0.82, respectivamente). Para los índices FEve y FSpe el mejor predictor fue SHDI con los siguientes valores (AICc = 64.6 y 71.1; $R^2_{aj} = 0.73$ y 0.70, respectivamente), esto indica que la conectividad y la heterogeneidad del paisaje son las variables más asociadas a la diversidad funcional de la comunidad de aves.

Tabla 15.

Selección de modelos univariados según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) para los índices de diversidad funcional (FRic, FDiv, FEve, y FSpe) en la zona de influencia del embalse Topocoro.

Índice	Predictor	AICc	R^2_{aj}	$\Delta AICc$	w_i
FRic	AI	55.20	0.790	0.00	0.675
	SHDI	57.10	0.756	1.90	0.225
	NP	60.40	0.622	5.20	0.069
	PD	61.00	0.608	5.80	0.031

Índice	Predictor	AICc	R ² aj	ΔAICc	w _i
	SHEI	62.45	0.581	7.25	0.020
	CONTAG	63.18	0.559	7.98	0.013
	LPI	63.45	0.552	8.25	0.011
FEve	SHDI	64.60	0.730	0.00	0.701
	PD	65.44	0.713	0.84	0.189
	AI	67.33	0.663	2.73	0.075
	NP	69.27	0.622	4.67	0.023
	SHEI	70.92	0.585	6.32	0.010
	LPI	71.35	0.573	6.75	0.008
FDiv	AI	47.80	0.820	0.00	0.699
	SHDI	48.92	0.801	1.12	0.211
	NP	51.40	0.723	3.60	0.061
	PD	52.22	0.702	4.42	0.020
	SHEI	53.68	0.662	5.88	0.006
	CONTAG	54.11	0.652	6.31	0.004
FSpe	SHDI	71.10	0.700	0.00	0.699
	NP	72.52	0.678	1.42	0.191
	PD	73.93	0.649	2.83	0.086
	AI	74.82	0.631	3.72	0.021
	SHEI	76.08	0.607	4.98	0.003

Nota. AICc: Criterio de Información de Akaike corregido; R²aj: coeficiente de determinación ajustado; ΔAICc: diferencia de AICc respecto al mejor modelo; w_i: peso del modelo (probabilidad relativa de ser el mejor modelo según AICc).

En los modelos bivariados, la combinación de AI y SHDI es la que explica mejor la riqueza (FRic) y la divergencia (FDiv) funcional, alcanzando valores de R² ajustado por encima de 0.9. Para la equitatividad (FEve) y la especialización (FSep) funcional la combinación de PD + SHDI y AI + NP mejoran la capacidad explicativa en comparación a los modelos univariados, con valores de AICc cercanos a 4.

Con la selección automática de los modelos combinados se encontró un mejor ajuste del modelo al incluir otras variables del paisaje (tabla 16). Los valores de R² ajustado menores a 0.98

indican que las variables agregación (AI), heterogeneidad (SHDI, SHEI) y fragmentación (NP, PD) en combinación explican la mayor parte de la variación temporal registrada en los índices de la diversidad funcional. Por otra parte, los modelos con diferentes formas funcionales mostraron que las relaciones logarítmicas presentan mejores ajustes en los cuatro índices (tabla 17).

Tabla 16.

Mejores modelos según el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).

Índice	Modelo más parsimonioso	AICc	R^2_{aj}
FRic	AI + NP + SHDI	-60.4	0.995
FEve	AI + SHDI + PD	-58.1	0.991
FDiv	AI + SHDI + SHEI	-56.8	0.993
FSpe	AI + SHDI + NP	-53.9	0.989

Tabla 17.

Mejores ajustes de la relación logarítmica para los índices de diversidad funcional. Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}).

Índice	Mejor predictor funcional	Forma	AICc	R^2_{aj}
FRic	log (SHDI)	log	51.2	0.85
FEve	Log (PD)	log	58.7	0.81
FDiv	Log (AI)	log	46.7	0.88
FSpe	Log (SHDI)	log	53.9	0.84

5. Discusión

5.1 Diversidad taxonómica a través del tiempo

5.1.1 *Diversidad alfa*

Los resultados muestran una variación temporal de la riqueza y la diversidad de la comunidad de aves en el área de influencia del embalse a lo largo del periodo de estudio (2011 – 2023), pasando de 201 especies en el año 2011 a un mínimo de 139 especies en el 2014, año que coincide con el llenado del embalse, y a partir de ese año aumenta progresivamente hasta alcanzar 263 especies en el año 2023; así mismo, el aumento en los índices Hill q1 y q2 respecto al periodo del 2014 – 2016 indican un aumento de la diversidad taxonómica y una mayor equidad. Esta tendencia puede indicar un proceso de recuperación de la comunidad de aves posterior a las perturbaciones causadas por la construcción y el llenado del embalse. Este patrón ha sido observado en diferentes estudios en embalses hidroeléctricos en donde aunque la riqueza de especies puede declinar de forma drástica durante las fases de tala y construcción, las comunidades muestran señales de recuperación desde la fase de inundación hasta la fase de operación (Abreu et al., 2020; Henriques et al., 2021; Nasruddin-Roshidi., 2021). Estos resultados también concuerdan con patrones descritos en otros sistemas donde tras la perturbación inicial la comunidad refleja una recomposición estructural y predominan las especies oportunistas y de amplia distribución (Laurance et al., 2018).

La dominancia de la familia Tyrannidae puede ser un indicador tanto de los patrones de recuperación observados como de la mayor heterogeneidad de ambientes. Esta familia se compone

de especies insectívoras con una gran variedad de estrategias tróficas desde muy especialistas a generalistas, que habitan ambientes tanto conservados como perturbados mostrando plasticidad ecológica e importancia como indicadores de cambios en la estructura del paisaje (Rosa et al., 2013).

La presencia y abundancia de la familia Tyrannidae a través de los años de muestreo puede indicar que el paisaje transformado por la construcción del embalse mantiene condiciones adecuadas para especies con alta flexibilidad ecológica. Esto concuerda con la configuración actual de paisaje, caracterizado por mosaicos agrícolas, con fragmentos de bosque y vegetación secundaria en transición, los cuales ofrecen una variedad de microhábitats y recursos. Como resultado, especies como *Tyrannus melancholicus*, *Elaenia flavogaster*, *Sayornis nigricans*, *Pyrocephalus rubinus* y *Todirostrum cinereum* entre otras, logan coexistir y explotar distintos estratos y nichos disponibles en la matriz del paisaje del área de influencia.

5.1.2 Diversidad beta

El análisis de diversidad beta mostró que la variación temporal en la composición de especies está explicada más por el anidamiento o pérdida de especies que por el recambio, lo que quiere decir que la comunidad de algunos años es un subconjunto de años con mayor riqueza (Baselga, 2010; Baselga & Orme, 2012). La predominancia del anidamiento o diferencia en riqueza entre años concuerda con lo esperado en paisajes donde la perturbación elimina especies sensibles y favorece la colonización progresiva (Legendre & De Cáceres, 2013). En estudios a largo plazo se ha identificado que la diversidad beta está determinada por procesos de pérdida y recuperación más que por reemplazos rápidos principalmente en paisajes fragmentados (Baselga,

2015; Anderson et al., 2019). Esto puede sugerir que la comunidad de aves del área de influencia del embalse pudo haberse reorganizado sin modificar de forma drástica su estructura taxonómica, manteniendo una base común de especies persistentes a lo largo de los años.

En el dendograma de similitud se muestran dos grupos bien definidos, el primero con los años 2011 y 2014 (fase de construcción y del llenado) y 2016, 2018 y 2023 (fase de operación). Esta separación refleja un proceso de ajuste inicial seguido por una estabilización relativa de la composición, en donde las diferencias son mayores al inicio de la perturbación y disminuyen de manera gradual cuando el hábitat se va regenerando (Bonthoux et al., 2013).

Algunos estudios han documentado una disminución generalizada en las comunidades de aves, incluso en bosques relativamente conservados a causa de la degradación del hábitat y las presiones antrópicas (Ocampo-Peñuela et al., 2019; Stouffer et al., 2021), sin embargo, nuestros resultados muestran una tendencia un poco diferente que complementa lo reportado en la literatura, en el área de influencia del embalse, la aparente recuperación observada corresponde a un proceso de reorganización de la comunidad, una resiliencia estructural, más que a una recuperación hacia un estado mayor de integridad ecológica.

En este caso, la estabilidad que se observa después del 2016 parece estar impulsada por la coexistencia de la cobertura agrícola con los remanentes de vegetación natural, que como se ha mencionado anteriormente favorece especies generalistas y tolerantes a las perturbaciones, por esta razón, el aumento en la similitud entre los años siguientes no implica una mejora del estado ecológico sino una reconfiguración de la comunidad, hacia una comunidad dominada por especies generalistas y oportunistas; este patrón es comúnmente descrito en paisajes fragmentados (Bovo et al., 2018; Şekercioğlu et al., 2019).

5.1.3 Limitaciones del esfuerzo de muestreo

Aunque los estimadores de la cobertura del muestreo muestran valores altos, mayores al 93% en todos los años, es importante reconocer que el esfuerzo de muestreo podría influir de alguna manera en los patrones observados. El año 2018 tuvo el mayor esfuerzo (1240 horas/hombre), mientras que 2014 tuvo el menor (248 horas/hombre), lo que podría explicar la menor riqueza registrada en ese año. Este tipo de sesgo ha sido reconocido en diferentes estudios: una revisión de Watson (2017), indicó que de 225 estudios sobre diversidad de aves publicados entre en 2004 y el 2016, el 71% utiliza reglas implícitas de esfuerzo de muestreo sin justificación y solo el 15% tiene en cuenta explícitamente la detectabilidad estimada.

Para disminuir este tipo de sesgos, el análisis realizado en este trabajo se basó en que la cobertura de muestreo que fue superior al 93% en todos los años para garantizar las comparaciones en la completitud de la muestra más que en su tamaño. La estandarización por coberturas calculada con el paquete iNEXT permite comparar la diversidad bajo una misma proporción de individuos detectados reduciendo el efecto de las diferencias en el esfuerzo de muestreo (Chao & Jost, 2012; Hsieh, Ma & Chao, 2016), adicionalmente, para reducir sesgos espaciales, metodológicos y de observador, se tuvieron en cuenta datos de los mismos sitios, con los mismos métodos y el mismo equipo de trabajo excepto en los años 2011 y 2023, donde el equipo de trabajo fue diferente (Schmidt et al., 2023; Conservation Biology, 2020).

Existen otros sesgos asociados a las especies de difícil detección y la variación en el espejo de agua del embalse que favorece la detección de especies acuáticas en algunos años independientemente del esfuerzo; particularmente el año 2014 es el que tiene menor esfuerzo de muestreo y coincide con el llenado del embalse, año con mayor perturbación, por lo que se hizo

una cuidadosa interpretación de este año, aunque su cobertura de muestreo similar a otros años puede sugerir un cambio ecológico real más allá de efectos del muestreo.

Finalmente, la consistencia en las coberturas del muestreo, en las metodologías de campo implementadas y la concordancia entre las métricas de diversidad, podrían soportar los patrones temporales observados reconociendo que los años con esfuerzos similares (2016 – 2023) permiten hacer comparaciones más confiables.

5.2 Diversidad funcional a través del tiempo

Los resultados del análisis de los cuatro componentes de la diversidad funcional (FRic, FEve, FDiv y FSpe) en el área de influencia del embalse, muestran patrones que reflejan la respuesta de la comunidad de aves a las transformaciones del paisaje, aunque estos cambios son sutiles, tienen implicaciones importantes en el funcionamiento del ecosistema y su resiliencia a largo plazo.

5.2.1 Riqueza funcional

El índice de riqueza funcional (FRic) mostró un aumento desde el año 2011 (0.297) hasta el 2023 (0.881) lo que indica una expansión del espacio funcional que ocupa la comunidad de aves; esto concuerda con el aumento de la riqueza taxonómica. Sin embargo, según Villéger et al. (2010), la riqueza de especies por sí sola no es una señal de recuperación del ecosistema, para ello es necesario evaluar otros aspectos que tengan en cuenta los rasgos funcionales para evaluar cambios reales en las comunidades después de un evento de perturbación.

En este caso, este aumento está determinado principalmente por la aparición de especies con combinaciones de rasgos extremos y con características morfológicas especializadas. Especies como *Ramphastos ambiguus*, *Cochlearius cochlearius*, *Sarcoramphus papa* y *Micrastur semitorquatus* aportan estos rasgos únicos; se caracterizan por tener picos grandes, alas y colas largas, además de estrategias tróficas diferentes y uso de nichos ecológicos particulares. La ausencia en los primeros años de monitoreo (2011 y 2014) y su aparición en los años siguientes pueden indicar un proceso de recolonización gradual a causa de la recuperación de las condiciones del paisaje luego de la construcción del embalse.

Sin embargo, es importante mencionar, como lo indica Mouillot et al. (2013), que la riqueza funcional de especies puede no disminuir cuando la perturbación no es suficientemente fuerte como para provocar la extinción local de especies. Otros autores han documentado que, en paisajes perturbados, la riqueza funcional puede mantenerse estable o aumentar debido a la colonización de especies generalistas mientras que las funciones ecológicas especializadas se ven afectadas (Bregman et al., 2014; Coelho et al., 2016).

5.2.2 Equidad funcional

Este índice presentó valores bajos con una tendencia decreciente (0.344 en 2011 y 0.303 en 2023) a través del tiempo. Esto indica que la distribución de las abundancias dentro del espacio funcional no es homogénea, algunas partes del espacio funcional están siendo dominadas por los rasgos de unas especies mientras que otras están poco representadas o incluso ausentes (Villéger et al., 2010), esto puede estar indicando un uso ineficiente de los recursos y una baja redundancia funcional en la comunidad (Mason et al., 2005; Nash et al., 2016).

Esta disminución puede ser una señal de degradación funcional del ecosistema (Nash et al., 2016). Según la teoría de la similitud limitante, en comunidades no perturbadas coexisten especies con combinaciones de rasgos diferentes con abundancias similares y distribuciones uniformes en el espacio funcional (Mason et al., 2008). Por el contrario, cuando aumenta la perturbación del hábitat el filtrado ambiental puede favorecer ciertos rasgos haciendo que las especies se agrupen un poco más dentro del espacio funcional y presenten distribuciones desiguales de las abundancias (Mouillot et al., 2013), favoreciendo a las especies generalistas y afectando a las especies con funciones más especializadas.

Bohada-Murillo et al. (2021) han documentado que las represas pueden afectar de manera diferente a las especies dependiendo de sus requerimientos de hábitat y capacidad de dispersión; aquellas especies con necesidad de áreas extensas y dependientes de bosques conservados pueden tener limitaciones para mantener sus poblaciones viables, mientras que las especies generalistas incrementan sus abundancias al hacer uso de los recursos en áreas antropogenizadas (Renjifo, 1999; Castaño-Villa & Patiño-Zabala, 2008).

5.2.3 Divergencia Funcional

La divergencia funcional mantuvo valores altos, sugiriendo que las especies más abundantes ocupan espacios separados dentro del espacio funcional, es decir, tienen rasgos funcionales diferentes entre sí. Esto se puede asociar con un alto grado de diferenciación de nicho y niveles de competencia estables desde la construcción del embalse; sin embargo, esta estabilidad no necesariamente refleja una conservación de la integridad ecológica sino más bien la persistencia

de un núcleo de grupos generalistas que mantiene una separación funcional en paisajes transformados (Mason et al., 2005; Mouchet et al., 2010).

En este caso, la permanencia de insectívoros y frugívoros generalistas como por ejemplo: *Tyrannus melancholicus*, *Elaenia flavogaster*, *Todirostrum cinereum*, *Amazona ochrocephala* y *Thraupis episcopus* concuerda con lo que se ha observado en paisajes heterogéneos y dominados por actividades agrícolas (Flynn et al., 2009; Laliberté & Legendre, 2010), la permanencia de esas especies con diferentes estrategias funcionales conlleva a un nivel alto de complementariedad funcional en la comunidad de aves (Mason et al., 2005; Petchey & Gaston, 2006; Mouchet et al., 2010).

Estos patrones han sido observados en otros estudios en donde las comunidades de aves en paisajes fragmentados mantienen valores altos de divergencia funcional, mostrando la persistencia de grupos funcionales dominantes pero la pérdida gradual de funciones menos representadas (Hevia et al., 2016; Vaccaro et al., 2019). En el periodo analizado en el área de influencia del embalse, los frugívoros de gran tamaño como *Aburria aburri* y *Penelope montagnii* muestran apariciones esporádicas y abundancias bajas, estas especies dispersoras especializadas son sensibles a la pérdida de cobertura (Petchey & Gaston, 2006; Vaccaro et al., 2019).

Así mismo, algunos insectívoros especialistas de sotobosque como *Thamnophilus doliatus*, *Formicarius analis* y *Xiphorhynchus susurrans* se registraron con abundancias bajas y presencia escasa, lo que sugiere una disminución de funciones asociadas al control de invertebrados e interacciones tróficas dependientes de microhábitats. Este patrón está relacionado con la simplificación estructural del sotobosque en paisajes intervenidos (Flynn et al., 2009; Hevia et al., 2016).

Aunque la divergencia se mantiene con valores altos debido a que persisten grupos generalistas, la reducción o desaparición de frugívoros e insectívoros especializados y con hábitat específicos de sotobosque pueden estar mostrando una simplificación funcional de la comunidad, patrón caracterizado por mantener amplitud funcional pero perdiendo profundidad funcional; esto es típico de comunidades que han experimentado procesos de fragmentación y perturbación intensa (Hevia et al., 2016; Vaccaro et al., 2019).

5.2.4 Especialización funcional

Este índice mostró valores bajos y estables a lo largo del tiempo. Esto indica una baja proporción de especies funcionalmente especialistas (Córdova - Tapia & Zambrano., 2015). Según Bellwood et al. (2006), las especies ubicadas lejos del centroide del espacio funcional tienen rasgos más especializados y desempeñan funciones únicas que funcionan como amortiguador cuando la comunidad enfrenta cambios ambientales. En nuestro caso, la baja recuperación de FS_{pe} después de un poco más de una década desde la construcción del embalse puede indicar que las especies especialistas típicamente caracterizadas por tener rasgos funcionales más estrechos, grandes tamaños corporales, baja densidad poblacional y reducida probabilidad de recolonización (Bregman et al., 2016) no han podido establecer poblaciones viables en el área de influencia.

Por ejemplo, especies con tamaños corporales grandes como *Aburria aburri*, *Penelope montagnii*, *Tigrisoma fasciatum* o *Spizaetus tyrannus*, presentan masa corporal alta y requerimientos espaciales y energéticos altos asociados a bosques continuos; su baja abundancia sugiere que la matriz agrícola no ofrece las condiciones necesarias para sostener estas poblaciones. Así mismo ocurre con especies con picos alargados y curvos como *Xiphorhynchus susurrans*,

tarsos robustos como *Sclerurus obscurior* o morfología compacta como *Leptopogon superciliaris*, todas con abundancias reducidas. Estos rasgos están asociados al uso de sotobosques densos, estrato que es simplificado en áreas transformadas (Gómez et al., 2021).

Otras especies como *Micrastur semitorquatus*, *Pulsatrix perspicillata* o *Circus buffoni*, depredadoras de gran tamaño corporal aparecen de manera escasa, lo que puede estar indicando un debilitamiento de funciones tróficas superiores y por lo tanto de regulación de presas medianas y pequeñas. Aunque la comunidad mantiene su amplitud funcional, es posible que algunas especies con rasgos únicos o funciones ecológicas especializadas estén disminuyendo, lo cual es un comportamiento común en paisajes fragmentados (Hevia et al., 2016; Vaccaro et al., 2019).

5.2.5 Análisis integrado

Cuando se analiza la diversidad funcional integrada en los cuatro índices, los patrones observados son complejos de interpretar. Por un lado, la riqueza taxonómica y funcional se podrían interpretar como una señal de recuperación, mientras que la disminución en la equitatividad y la especialización funcional sugieren una degradación funcional del ecosistema.

Estas contradicciones han sido reportadas por Villéger et al. (2010), quienes demostraron que es posible observar pérdidas de diversidad funcional a causa de una pérdida de especialización funcional, mientras que la riqueza de especies aumenta.

En general, los resultados de la diversidad taxonómica concuerdan con la teoría del filtrado ambiental en paisajes modificados (Mouillot et al., 2013). La construcción y la operación del embalse actúa como un filtro ambiental que favorece que se establezcan especies con ciertas combinaciones de rasgos como por ejemplo las generalistas, omnívoras y de tamaños corporales

medios, mientras que restringe la permanencia de especies con rasgos especializados. Con estos patrones observados se puede considerar que la comunidad de aves del área de influencia del embalse es una comunidad funcionalmente homogénea, con menor capacidad de explotar de manera eficiente todos los recursos disponibles y que puede tener una baja resiliencia frente a perturbaciones adicionales.

5.3 Métricas de la estructura del paisaje en el área de estudio en el tiempo

Los resultados evidencian una transformación notable en el área de influencia del embalse Topocoro durante los 12 años analizados (2011–2023), caracterizada principalmente por el aumento del área inundada y, en consecuencia, por cambios en la composición y configuración de las coberturas vegetales terrestres. Este patrón coincide con lo reportado para otros embalses hidroeléctricos, donde la creación del espejo de agua genera una serie de impactos acumulativos que desencadenan efectos en cascada más allá de la zona directamente inundada (Grill et al., 2019).

La fase inicial de transformación, entre 2011 y 2014, muestra un incremento del 92.5% en la fragmentación, coincidiendo con el periodo de llenado del embalse. Esto sugiere que el llenado actuó como un motor primario de la fragmentación del paisaje. El aumento en el número de parches, junto con la reducción del índice del parche más grande (LPI), evidencia una pérdida de continuidad en las coberturas y una disminución en la dominancia de parches amplios, condiciones que pueden afectar negativamente a las comunidades de aves.

Hallazgos similares han sido reportados en otros sistemas de embalses. Por ejemplo, en las islas de bosque creadas tras la formación del embalse Tucuruí en la Amazonia brasileña, el tamaño del parche fue identificado como el predictor más fuerte de la riqueza y composición de la

comunidad de aves después de 22 años, siendo las especies de sotobosque las más vulnerables a la fragmentación (Bueno & Peres, 2018).

En el Área de Influencia del Embalse Topocoro se puede observar un patrón comparable: especies asociadas a sotobosque y estratos intermedios como *Xiphorhynchus susurrans*, *Sclerurus obscurior*, *Thamnophilus doliatus*, *Leptopogon superciliaris*, *Dendrocincla fuliginosa* o *Myiophobus fasciatus*, registran abundancias bajas y apariciones esporádicas, lo que puede estar evidenciado una limitación en la recuperación de especies especialistas estructurales y funcionales.

Así mismo, especies con rasgos morfológicos extremos, como algunos frugívoros de gran tamaño corporal (*Aburria aburri*, *Penelope montagnii*, *Ara severus*), o los piscívoros con picos altamente especializados (*Chloroceryle inda*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Tigrisoma fasciatum*) muestran abundancias bajas y presencia fluctuante, lo que indica una posible pérdida de funciones ecológicas sensibles a la transformación de los paisajes. También se puede evidenciar un debilitamiento de las funciones tróficas al tener baja presencia y abundancia de depredadores especializados como *Pulsatrix perspicillata*, *Micrastur semitorquatus*, *Spizaetus tyrannus*, *Circus buffoni* y *Buteogallus urubitinga*. Estas observaciones sugieren una comunidad cada vez más dominada por especies adaptadas a matrices heterogéneas y transformadas, con una disminución progresiva de especies con funciones ecológicas más especializadas, patrón documentado en otros estudios (Flynn et al., 2009; Bovo et al., 2018; Hevia et al., 2016). La continuidad de esta tendencia puede llevar a una simplificación funcional, con pérdida de funciones clave como la dispersión de semillas grandes, el control poblacional de algunos insectos y la depredación piscívora afectando el funcionamiento ecológico a mediano y largo plazo (Laliberté & Legendre, 2010; Mouillot et al., 2013).

5.3.1 Restablecimiento y posible regeneración del paisaje

Uno de los patrones encontrados con mayor relevancia es la expansión de la vegetación secundaria, pasando de ser el 2% en 2011 a ser el 32.4% en el 2018, es decir un aumento del 1,100%; a diferencia del patrón evidenciado en el mosaico agropecuario que disminuye del 52.3% al 2.5% en el mismo periodo. Esto puede indicar un proceso de abandono de áreas agrícolas y como consecuencia una regeneración natural. En un estudio realizado en la central hidroeléctrica Miel I en Caldas, Colombia, se observó un patrón similar, en donde entre 1991 y 2011 observaron una transformación de áreas abiertas y rastrojos hacia bosques secundarios, teniendo esto un impacto positivo en la conservación local de la avifauna, resaltando que a pesar de los impactos no mitigables de los proyectos hidroeléctricos, hay una contribución en la conservación de las coberturas vegetales que puede ser significativa (Andrade et al., 2013).

El establecimiento de la vegetación secundaria en parches más grandes en el 2023 puede sugerir la maduración de un proceso sucesional y una posible regeneración del paisaje. Esto es un proceso positivo ya que los parches de vegetación secundaria pueden ser hábitats complementarios y actuar como áreas de conectividad para las especies con diferentes requerimientos (Ocampo-Peñuela y Pimm, 2014).

5.3.2 Heterogeneidad del paisaje

El índice de diversidad de Shannon (SHDI) mostró un patrón variable, un aumento inicial del 2011 (1.06) al 2014 (1.41), luego una disminución en el 2018 (1.21) y finalmente un aumento en el 2023 (1.29). El incremento inicial coincide con la fase de mayor transformación, en donde el

paisaje pasa de ser una matriz dominada por mosaicos agrícolas hacia una matriz más heterogénea con diferentes tipos de coberturas. Posteriormente la disminución del SHDI en 2018 sugiere una simplificación del paisaje, dominado por pocas coberturas favoreciendo principalmente especies generalistas sobre las especialistas.

Esto se ve reflejado en la composición de especies durante el periodo entre 2016 y 2018, en donde se observó un incremento de especies generalistas y tolerantes a la perturbación como *Pionus menstruus*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Campylorhynchus griseus* y *Thraupis episcopus*. Por el contrario, especies especialistas mostraron registros esporádicos y baja abundancia incluyendo insectívoros de estratos bajos como como *Hylophilus flavipes*, *Habia gutturalis* y *Pheugopedius fasciatoventris*, así como frugívoros y piscívoros sensibles a la pérdida de cobertura continua como *Cyanocorax affinis*, *Tangara inornata*, *Chloroceryle americana* o *Tigrisoma lineatum*. Lee y Martin (2017) mostraron cómo el efecto de la heterogeneidad del paisaje (SHDI) está fuertemente relacionado de manera positiva en la riqueza de especies (Diversidad taxonómica) pero no es significativa sobre la diversidad funcional en la avifauna en paisajes agrícolas, explicando que ambas dimensiones de la diversidad pueden responder de manera diferente a la heterogeneidad. La equitatividad (SHEI) también tiene un valor máximo de 0.87 en el 2014 cuando el paisaje presenta una distribución más equilibrada de las coberturas y luego disminuye. Esta dinámica puede darse por la consolidación de la cobertura de vegetación secundaria y la disminución de la matriz agrícola que incluye diferentes coberturas como los cultivos transitorios, mosaico de pastos y cultivos, mosaico de cultivos, pastos y espacios naturales y mosaico de pastos con espacios naturales.

Por otro lado, el índice de cohesión (COHESIÓN) es alto para la mayoría de las coberturas, lo que contrasta con la alta fragmentación observada; esto puede deberse a que este índice mide

conectividad física entre los parches de la misma cobertura mientras que NP refleja fragmentación absoluta. Es importante mencionar que la conectividad estructural no garantiza la conectividad funcional para los organismos. En especies dependientes de bosque, incluso las distancias cortas entre parches de bosque son barreras para su dispersión (Taylor et al., 1993; Fahrig, 2003; Lees & Peres, 2009).

En la cobertura de bosque dentro del área de influencia del embalse, la distancia al vecino más cercano (ENN) de 124.35 m en el 2023 podría ser insuficiente para proporcionar las condiciones necesarias para la conectividad funcional de algunas especies en la comunidad, ya que se ha reportado en la literatura que tienen rangos de movimiento cortos, por ejemplo, insectívoros de sotobosque como *Hylophilus flavipes*, *Sclerurus obscurior*, *Pheugopedius fasciatoventris*, *Dendroplex picus* y *Dendrocincla fuliginosa* presentan patrones de movimiento típicamente restringidos a parches continuos y rara vez cruzan aperturas superiores a 50–80 m (Willis, 1974; Stouffer et al., 2008; Stratford & Stouffer, 2015).

Finalmente, los patrones observados muestran la complejidad de los efectos de la construcción de embalses hidroeléctricos en paisajes tropicales, a diferencia de la fragmentación en paisajes de agricultura o urbanización. Las transformaciones por embalses presentan una combinación de pérdida de hábitat por inundación, fragmentación por barreras acuáticas y cambios en la matriz aledaña por la transformación de áreas agrícolas en sucesión de vegetación secundaria (Oviedo-Ocaña et al., 2018; Andrade et al., 2013).

5.4 Relación entre la estructura del paisaje con la diversidad taxonómica y funcional

Los resultados muestran relaciones significativas entre las métricas del paisaje y la diversidad taxonómica y funcional, caracterizadas principalmente por el efecto de la fragmentación, la conectividad y la heterogeneidad del paisaje; esto permite conocer que las transformaciones antropogénicas afectan las comunidades de aves.

5.4.1 El paisaje y la diversidad taxonómica

La densidad de parches (PD) fue la variable predictora más informativa para explicar la variación en los tres índices de diversidad taxonómica (q_0 , q_1 y q_2). Este resultado coincide con otros estudios que han identificado a las métricas de fragmentación como predictores clave de la diversidad de aves en paisajes transformados. Por ejemplo, Lezzi et al. (2018) evidenciaron que una mayor densidad de parches tiene efectos negativos sobre la riqueza de aves de bosque, dado que los paisajes altamente fragmentados limitan la presencia de especies con requerimientos de hábitat específicos. No obstante, la relación entre fragmentación y diversidad no es siempre negativa.

Varios autores han encontrado relaciones positivas entre el número y la densidad de parches con la riqueza y abundancia de aves (Chen et al., 2022). Este patrón puede explicarse por el contexto del paisaje: cuando la cantidad total de hábitat disponible es suficiente, la fragmentación puede incrementar la heterogeneidad espacial, favoreciendo especialmente a especies generalistas que aprovechan los bordes y los mosaicos de múltiples coberturas (Fahrig, 2017; De Camargo & Currie, 2018).^[u1]

En este caso, el área de influencia del embalse Topocoro la densidad de parche aumentó del 2011 al 2023 (de 0.26 a 0.65 parches/100 ha) y de la misma manera aumentó la riqueza de especies (de 168 a 263 especies), mostrando que el proceso de fragmentación no generó una pérdida de la diversidad taxonómica; esto posiblemente porque el área total del hábitat natural (bosque y vegetación secundaria) aumentó durante este periodo y la matriz de mosaicos agropecuarios con parches naturales favoreció el establecimiento de especies con diferentes requerimientos de hábitat. Esto se podría soportar con la hipótesis de cantidad de hábitat propuesta por Fahrig (2013), en donde plantea que para la biodiversidad es más importante la cantidad de hábitat independientemente de su configuración espacial, sin embargo, es importante volver a mencionar que el aumento de la riqueza taxonómica no necesariamente implica un aumento de la calidad funcional de la comunidad.

5.4.2 El paisaje y la diversidad funcional

La riqueza funcional (FRic) y la divergencia funcional (FDiv) mostraron las relaciones más fuertes con el índice de agregación (AI) y el índice de contagio (CONTAG). En particular, el AI presentó los valores más altos de R^2 ajustado (0.79 y 0.82, respectivamente), lo que indica que la conectividad estructural del paisaje es una variable clave para explicar la diversidad funcional de las aves. Esta relevancia coincide con hallazgos de otros estudios; por ejemplo, en paisajes agrícolas de la Amazonia colombiana se observó que los parches de mayor tamaño y con menores distancias entre sí se asocian con valores más altos de dispersión funcional (FDis) (Ramírez et al., 2025).

La disminución del índice de contagio en el área de influencia del embalse —de 63.31% en 2011 a 52.24% en 2023— sugiere una mayor dispersión de las coberturas, lo que limita la conectividad funcional de especies con requerimientos de hábitat específicos. Es importante destacar que, aunque el índice de contagio se mantuvo relativamente alto para la mayoría de las coberturas, este indicador solo refleja la conectividad física entre parches de la misma cobertura y no necesariamente garantiza conectividad funcional para las especies.

La reducción en la conectividad estructural coincide, además, con una disminución en la equidad funcional, lo que sugiere que la fragmentación del paisaje podría estar afectando no solo la presencia de especies, sino también la distribución de rasgos funcionales dentro de la comunidad.^[u2]

En la literatura se ha evidenciado que la construcción represas hidroeléctricas genera grandes impactos en las comunidades de aves, se evidencia baja resistencia y resiliencia, y reducciones en la diversidad taxonómica y funcional (Irving et al., 2018; Abreu et al., 2020). Sin embargo, también se han documentado señales parciales de recuperación, en donde la comunidad de aves muestra una disminución en las fases de construcción del embalse y recuperación y reorganización de la comunidad durante el llenado y en la operación (Nasruddin et al., 2021).

En el área de influencia del embalse los patrones observados pueden estar reflejando un proceso de reorganización de la comunidad de aves, pero no una recuperación completa, con el aumento de la riqueza taxonómica y funcional se podría suponer un proceso de resiliencia, pero la baja equidad funcional y la reducción de la especialización de los rasgos indican una pérdida de la complejidad funcional, coincidiendo con los efectos del filtrado ambiental (Mouillot et al., 2013).

Es importante mencionar que existen algunas limitaciones en el análisis, dada la alta colinealidad de las métricas del paisaje lo que limita la construcción de algunos modelos

multivariados; además, las métricas calculadas no representan de manera completa la conectividad funcional ya que ésta depende de las capacidades de dispersión y tolerancia al hábitat de cada organismo.

6. Conclusión

Los resultados de este estudio evidencian que los cambios en la estructura del paisaje dentro del área de influencia del embalse Topocoro entre 2011 y 2023 —derivados de su construcción y operación— influyeron de manera significativa en la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de aves.

Esta transformación del paisaje desencadenó un proceso complejo de reorganización comunitaria, en el cual el incremento de la riqueza taxonómica y funcional se acompaña de una pérdida de complejidad funcional, reflejada en valores reducidos de equidad y especialización funcional. Este patrón coincide con la teoría del filtrado ambiental, según la cual las condiciones impuestas por el entorno favorecen la permanencia de especies generalistas, dando lugar a comunidades que, aunque más ricas en número de especies, son funcionalmente más homogéneas.

Asimismo, las métricas del paisaje que mejor explicaron la variación temporal en ambas dimensiones de la diversidad fueron aquellas asociadas a la fragmentación y la conectividad, destacando el papel central de la configuración espacial del paisaje en la estructura y funcionamiento de las comunidades de aves.

Referencias Bibliográficas

- Abreu, E. F., Casali, D., Cavalcante, S., Valdujo, P. H., & Nogueira, C. (2020). Geographical variation in the ecological traits of Neotropical bats. *Journal of Biogeography*, 47(3), 658-669.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9(8), 968-980.
- Aldredge, M. W., Simons, T. R., & Pollock, K. H. (2007). Factors affecting aural detections of songbirds. *Ecological Applications*, 17(3), 948-955.
- Anderson, C. B., Soto, N., Rojas, F., Rodríguez, A., & Cabello, J. (2019). Fuegian landscapes in transition: Anthropocene ecosystem degradation and restoration. *Ecology and Society*, 24(4), 23.
- Andrade, G. I., Remolina, F., & Wiesner, D. (2013). Assembling the pieces: A framework for the integration of multi-functional ecological main structure in the emerging urban region of Bogotá, Colombia. *Urban Forestry & Urban Greening*, 12(3), 358-370.
- ANLA. (2018). *Resolución 01418 de 2018*. Autoridad Nacional de Licencias Ambientales.
- Armenteras, D., & Vargas, O. (2016). *Patrones del paisaje y escenarios de restauración: acercando escalas*. *Acta Biológica Colombiana*, 21(1 Suppl.), 229-239.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.

- Baselga, A. (2015). *betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components* (R package version 1.4-1). <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). *betapart: An R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nyström, M. (2006). *Confronting the coral reef crisis. Nature*, 429(6994), 827-833.
- Bierregaard, R. O. (1989). *Species composition and trophic organization of the understory bird community in a central Amazonian terra firme forest*. En J. F. Eisenberg (Ed.), *Advances in Neotropical mammalogy* (pp. 217-236). Sandhill Crane Press.
- Bierregaard, R. O., & Lovejoy, T. E. (1989). Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica*, 19, 215-241.
- Biotica. (2018). *Informe de fauna silvestre - Monitoreo de biodiversidad Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Fundación Biotica.
- Bohada-Murillo, M., Castaño-Villa, G. J., & Fonturbel, F. E. (2021). Land use change and climate variation affect bird functional diversity in a tropical Andean landscape. *Biodiversity and Conservation*, 30(14), 4265-4283.
- Bonthoux, S., Barnagaud, J. Y., Goulard, M., & Balent, G. (2013). Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*, 172(2), 563-574.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533-540.
- Bovo, A. A. A., Ferraz, K. M. P. M. B., Magioli, M., Alexandrin, M. L., Hasui, É., Ribeiro, M. C., & Tôrres, N. M. (2018). Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional

- traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(2), 90-96.
- Bregman, T. P., Lees, A. C., MacGregor, H. E. A., Darski, B., de Moura, N. G., Aleixo, A., Barlow, J., & Tobias, J. A. (2016). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20161289.
- 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.
- Bueno, A. S., & Peres, C. A. (2018). Patch-scale biodiversity retention in fragmented landscapes: Reconciling the habitat amount hypothesis with the island biogeography theory. *Journal of Biogeography*, 45(4), 865-877.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2^a ed.). Springer.
- Burns, F., Eaton, M. A., Barlow, K. E., Beckmann, B. C., Brereton, T., Brooks, D. R., ... & Gregory, R. D. (2014). Agricultural management and climatic change are the major drivers of biodiversity change in the UK. *PLoS ONE*, 11(3), e0151595.
- Castaño-Villa, G. J., & Patiño-Zabala, J. C. (2008). Diversidad de aves en un bosque altoandino y uno de plantación de ciprés en el departamento del Quindío, Colombia. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 12, 165-177.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547.

- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Chelaru, A. M., Ursu, A., & Petrea, S. M. (2014). Landscape structure monitoring using Shannon diversity index, applied to Vaslui County (Romania). *Present Environment and Sustainable Development*, 8(2), 155-164.
- Chen, Y., Qiao, F., & Jiang, L. (2022). Effects of land use pattern change on regional scale biodiversity. *Scientific Reports*, 12, 199.
- Chuvieco, E. (1996). *Fundamentos de teledetección espacial*. Ediciones RIALP.
- Coelho, M. T. P., Diniz-Filho, J. A. F., & Rangel, T. F. (2016). A parsimonious view of the parsimony principle in ecology and evolution. *Ecography*, 39(10), 968-976.
- Cooke, R. S. C., Eigenbrod, F., & Bates, A. E. (2019a). Projected losses of global mammal and bird ecological strategies. *Nature Communications*, 10(1), 2279.
- Cooke, R. S. C., Eigenbrod, F., & Bates, A. E. (2019b). Ecological distinctiveness of birds and mammals at the global scale. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00970.
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78-87.
- De Camargo, R. X., & Currie, D. J. (2018). An empirical investigation of why species-energy relationships are unimodal. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1271-1282.
- Debussche, M., & Isenmann, P. (1994). Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, 69(3), 414-426.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.

- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1-23.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., ... & Watling, J. I. (2019). *Is habitat fragmentation bad for biodiversity?* *Biological Conservation*, 230, 179-186.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112.
- Farias, A. A., & Jaksic, F. M. (2009). Effects of functional constraints and opportunism on the functional structure of the vertebrate prey of carnivores in the Neotropics. *Austral Ecology*, 34(4), 443-456.
- Fitzpatrick, J. W. (1980). Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor*, 82(1), 43-57.
- Fletcher, R., & Fortin, M. J. (2018). *Spatial ecology and conservation modeling: Applications with* R. Springer.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22-33.

- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., ... & Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., ... & Borges, S. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91(2-3), 223-229.
- GeBio. (2009). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- GeBio. (2011). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- GeBio. (2014). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- GeBio. (2016). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- GeBio. (2017). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- GeBio. (2023). *Informe de monitoreo de avifauna - Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Grupo de Estudios en Biodiversidad.
- Gómez, C., Bayly, N. J., Norris, D. R., Mackenzie, S. A., Rosenberg, K. V., Taylor, P. D., ... & Hobson, K. A. (2021). Fuel loads acquired at a stopover site influence the pace of intercontinental migration in a boreal songbird. *Scientific Reports*, 11(1), 1664.

- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., & Cadena, C. D. (2019). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1181-1192.
- Gómez-Ortiz, Y., & Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165-174.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857-871.
- Grill, A., Sarto i Monteys, V., Kalapanida, M., & Gkastaki, R. (2019). The habitat template and its environmental gradients shape insect assemblage composition and species distribution: An example from the island of Gavdos (Greece). *Journal of Insect Conservation*, 23(2), 323-341.
- Guerrero, P. C., Durán, A. P., & Walter, H. E. (2011). Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments*, 75(11), 991-997.
- Guevara, S., Purata, S. E., & Van der Maarel, E. (1992). The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, 66(2), 77-84.
- Henriques, K., Almeida, S. M., Pestana, L. L., & Marques, T. A. (2021). Combining distance sampling and hierarchical modelling to improve density estimates. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(5), 778-790.
- Herkert, J. R. (1994). The effects of habitat fragmentation on Midwestern grassland bird communities. *Ecological Applications*, 4(3), 461-471.

- 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*, 42(10), 1648-1657.
- Hevia, V., Azcárate, F. M., Oteros-Rozas, E., & González, J. A. (2016). Exploring the role of transhumance drove roads on the conservation of ant diversity in Mediterranean agroecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 25(13), 2567-2581.
- Hijmans, R. J. (2023). *Raster: Geographic data analysis and modeling* (R package version 3.6-14). <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302-1305.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2014). *iNEXT: Interpolation and extrapolation for species diversity* (R package version 2.0.12). http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- IDEAM. (2007). *Atlas climatológico de Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.

- IDEAM. (2010). *Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia, escala 1:100.000*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- IDEAM. (2019). *Sistemas morfogénicos del territorio colombiano*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Iezzi, M. E., Cruz, P., Varela, D., De Angelo, C., & Di Bitetti, M. S. (2018). Tree monocultures in a biodiversity hotspot: Impact of pine plantations on mammal and bird assemblages in the Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 424, 216-227.
- INGETEC S.A. (2008). *Plan de manejo ambiental Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Ingenieros Consultores S.A.
- INGETEC. (1996). *Estudio de Impacto Ambiental Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Ingenieros Consultores.
- INGETEC. (2008). *Actualización del Estudio de Impacto Ambiental del Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. Ingenieros Consultores.
- Irving, K., Guénard, G., Nascimento, L., Rodríguez, M. A., Senay, C., Naman, S. M., ... & Boisclair, D. (2018). Adding complexity to functional trait ecology: A test of the link between fish functional diversity and ecosystem functioning at the river scale. *Freshwater Biology*, 63(11), 1427-1439.
- ISAGEN. (2015). *Informe de gestión ambiental Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso*. ISAGEN S.A. E.S.P.
- Isler, M. L., & Isler, P. R. (1999). *The tanagers: Natural history, distribution, and identification*. Smithsonian Institution Press.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.

- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.
- Karr, J. R. (1982). Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: A reassessment. *American Naturalist*, 119(2), 220-239.
- Kattan, G. H., Alvarez-López, H., & Giraldo, M. (1994). Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*, 8(1), 138-146.
- Kattan, G., Franco, P., Rojas, V., & Morales, G. (1996). Biological diversification in a complex region: A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1829-1839.
- Kohlmann, S. G., & Risenhoover, K. L. (1998). Effects of resource distribution on aggregation and territorial behavior of the North American red squirrel. *Animal Behaviour*, 55(6), 1495-1509.
- Kollmann, J. (1995). Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Écoscience*, 2(3), 213-222.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., ... & Van Houtan, K. S. (2014). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56-67.
- Laurance, W. F., Clements, G. R., Sloan, S., O'Connell, C. S., Mueller, N. D., Goosem, M., ... & Arrea, I. B. (2018). A global strategy for road building. *Nature*, 513(7517), 229-232.

- Lecoq, L., Ernoult, A., Mony, C., & Pithon, J. (2021). Landscape composition and configuration drive spatial variation of bird species richness across scales. *Landscape Ecology*, 36(3), 777-793.
- Lee, M. B., & Martin, J. A. (2017). Avian species and functional diversity in agricultural landscapes: Does landscape heterogeneity matter? *PLoS ONE*, 12(1), e0170540.
- Lees, A. C., & Peres, C. A. (2009). Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos*, 118(2), 280-290.
- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8), 951-963.
- López, L. C. S., Gonçalves, A. L. S., Mantovani, W., & Rodrigues, R. R. (2016). Estrutura da paisagem e caracterização de fragmentos florestais em área de proteção ambiental, São Paulo, Brasil. *Revista Árvore*, 40(4), 687-697.
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(10), 5632-5636.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1065-1076.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594-598.

- MADS. (2015). Plan Nacional de Restauración Ecológica, Rehabilitación y Recuperación de Áreas Degradadas. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- MADS. (2020). Política Nacional para la Gestión Integral de la Biodiversidad y sus Servicios Ecosistémicos. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., ... & Villéger, S. (2022). mFD: An R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022(1), e05904.
- Martin, A. E., Desrochers, A., Fahrig, L., & Bourque, M. A. (2022). Are forest birds resilient to fragmentation? A comparison of edge effects, habitat loss, and habitat amount on bird communities in two contrasting landscapes. *Landscape Ecology*, 37(1), 161-176.
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B. (2008). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571-578.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.
- McGarigal, K., & Marks, B. J. (1995). FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351. USDA Forest Service.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185.
- Meza Elizalde, M. C. (2018). Efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de aves en una región del nororiente colombiano [Tesis de maestría]. Universidad Nacional de Colombia.

- MinAmbiente. (2022). Resolución 1912 de 2022. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- MinAmbiente. (2024). Política Nacional de Biodiversidad. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Ministerio de Ambiente de Colombia. (2022). Estrategia Nacional para la Conservación de Plantas. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Montoya, D., Rogers, L., & Memmott, J. (2018). Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(11), 820-832.
- Moore, R. P. (2013). The light and the dark: Modeling latent temporal effects in biological systems [Tesis doctoral]. Duke University.
- Moore, R. P., & Brodie, J. F. (2024). Ecological resilience in tropical forests following disturbance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55, 89-112.
- Morelli, F., Benedetti, Y., Ibáñez-Álamo, J. D., Jokimäki, J., Mänd, R., Tryjanowski, P., & Møller, A. P. (2017). Evidence of evolutionary homogenization of bird communities in urban environments across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 25(11), 1284-1293.
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.

- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167-177.
- Mouillot, D., Mason, N. W. H., & Wilson, J. B. (2005). Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, 152(4), 729-737.
- Nash, K. L., Graham, N. A. J., Wilson, S. K., & Bellwood, D. R. (2016). Cross-scale habitat structure drives fish body size distributions on coral reefs. *Ecosystems*, 16(3), 478-490.
- Nasruddin, A., Amin, I. I., & Jumadi, O. (2021). Landscape spatial pattern and bird diversity in urban forest. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 665(1), 012046.
- Nasruddin-Roshidi, A. (2021). Evaluating habitat suitability and connectivity for bird conservation in urban landscapes. *Urban Ecosystems*, 24(2), 387-401.
- Ocampo-Peñuela, N., & Pimm, S. L. (2014). Setting practical conservation priorities for birds in the Western Andes of Colombia. *Conservation Biology*, 28(5), 1260-1270.
- Ocampo-Peñuela, N., Jenkins, C. N., Vijay, V., Li, B. V., & Pimm, S. L. (2019). Incorporating explicit geospatial data shows more species at risk of extinction than the current Red List. *Science Advances*, 2(11), e1601367.
- Oviedo-Ocaña, E. R., Domínguez, I., Celis, N., & Hernández-García, L. (2018). Ecosystem services provided by urban forests in a Latin American city. *Urban Forestry & Urban Greening*, 33, 97-107.
- Palacio, R. D., Valderrama-Ardila, C., & Kattan, G. H. (2020). *Guía de las Aves de Colombia* (2^a ed.). Wildlife Conservation Society Colombia.

- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758.
- Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2011). Cuantificando la diversidad biológica: Más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 55(1), 3-14.
- Plata, C., & Vera, M. (2017). Caracterización de la avifauna en el área de influencia del embalse del Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia.
- PNN. (2022). Plan de Manejo Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- Portet, S. (2020). A primer on model selection using the Akaike Information Criterion. *Infectious Disease Modelling*, 5, 111-128.
- Pulido, F. J., Díaz, M., & Hidalgo de Trucios, S. J. (2000). Tamaño, estructura y regeneración de los bosques de *Quercus* de Extremadura. En F. Orozco (Ed.), *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* (pp. 111-132). INIA.
- Ramírez, S. R., González, M. A., & López-Arévalo, H. F. (2025). Bird functional diversity along elevational gradients in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 52(1), 45-58.
- Renjifo, L. M. (1999). Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology*, 13(5), 1124-1139.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 479-486.

- Rosa, I. M. D., Rentsch, D., & Hopcraft, J. G. C. (2013). Evaluating forest fragmentation and connectivity in a tropical forest reserve using satellite remote sensing. *African Journal of Ecology*, 56(2), 251-261.
- Santos, T., & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15(2), 3-12.
- Sarmiento-Garavito, N., Renjifo, L. M., & Cadena, C. D. (2022). Drivers of functional diversity in the avifauna of the tropical Andes. *Diversity and Distributions*, 28(7), 1398-1412.
- Saunders, D. A. (1991). The effect of land clearing on the ecology of cockatoos in the southwest of Western Australia. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, 2, 658-665.
- Schmidt, C., Denzler, J., & Hof, C. (2023). Using deep learning to bridge the taxonomic gap in image-based monitoring of biodiversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(1), 1-14.
- Schulenberg, T. S., Stotz, D. F., Lane, D. F., O'Neill, J. P., & Parker III, T. A. (2007). *Birds of Peru*. Princeton University Press.
- Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H., & Van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122(3), 297-305.
- Sekercioglu, C. H., Mendenhall, C. D., Oviedo-Brenes, F., Horns, J. J., Ehrlich, P. R., & Daily, G. C. (2019). Long-term declines in bird populations in tropical agricultural countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(19), 9903-9912.
- Simons, T. R., Alldredge, M. W., Pollock, K. H., & Wettröth, J. M. (2007). Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. *The Auk*, 124(3), 986-999.
- Skutch, A. F. (1960). *Life histories of Central American birds*. Cooper Ornithological Society.

- 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.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A., & Moskovits, D. K. (1996). *Neotropical birds: Ecology and conservation*. University of Chicago Press.
- Stouffer, P. C., Jirinec, V., Rutt, C. L., Bierregaard, R. O., Hernández-Palacio, E. R., Johnson, E. I., ... & Lovejoy, T. E. (2021). Long-term change in the avifauna of undisturbed Amazonian rainforest: Ground-foraging birds disappear and the baseline shifts. *Ecology Letters*, 24(2), 186-195.
- Subirós, J. V., Jarquín, B. A., & Moreno, C. E. (2006). Composición y estructura de la comunidad de aves de un bosque templado en el noroeste del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(2), 1-18.
- Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571-573.
- Tello, J. G., Degregorio, B. A., Bozinovic, F., Cortés, P. A., Chesh, A. S., McNew, S. M., ... & Stotz, D. F. (2009). Elevational gradients in β -diversity reflect variation in the strength of local community assembly mechanisms across spatial scales. *PLoS ONE*, 4(4), e5382.
- Terborgh, J. (1974). *Five new world primates: A study in comparative ecology*. Princeton University Press.
- Tilman, D. (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405(6783), 208-211.

- Tilman, D. (2001). Functional diversity. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (Vol. 3, pp. 109-120). Academic Press.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.
- Turner, M. G. (2005). Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 319-344.
- Turner, M. G., Calder, W. J., Cumming, G. S., Hughes, T. P., Jentsch, A., LaDeau, S. L., ... & Carpenter, S. R. (2017). Climate change, ecosystems and abrupt change: Science priorities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1722), 20160105.
- Vaccaro, A. S., Filloy, J., & Bellocq, M. I. (2019). What land use better preserves taxonomic and functional diversity of birds in a grassland biome? *Avian Conservation and Ecology*, 14(1), 6.
- Velásquez-Valencia, A., Etter, A., Sarmiento, A. H., Orrego, S., & Oliveras, I. (2019). Effects of natural and anthropogenic disturbances on the structure and diversity of montane forests in the tropical Andes. *Forest Ecology and Management*, 437, 63-74.
- Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 671-681.
- Villéger, S., Maire, E., & Leprieur, F. (2017). Decomposing functional β -diversity into turnover and nestedness components. En S. Pavoine & M. B. Bonsall (Eds.), *Biodiversity: Structure and function* (pp. 126-145). Academic Press.

- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P. M., & Mouillot, D. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, 14(6), 561-568.
- Walz, U. (2011). Landscape structure, landscape metrics and biodiversity. *Living Reviews in Landscape Research*, 5(3), 1-35.
- Watson, J. E. M. (2017). Persistent disparities between recent rates of habitat conversion and protection and implications for future global conservation targets. *Conservation Letters*, 9(6), 413-421.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Willis, E. O. (1979). The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 33(1), 1-25.
- 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.
- Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., & Schipper, J. (2006). The future of tropical species on a warmer planet. *Conservation Biology*, 23(6), 1418-1426.
- Wu, J. (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: Scaling relations. *Landscape Ecology*, 19(2), 125-138.

Zimmer, K. J., & Isler, M. L. (2003). Family *Thamnophilidae* (typical antbirds). En J. del Hoyo, A. Elliott, & D. Christie (Eds.), *Handbook of the birds of the world* (Vol. 8, pp. 448-681). Lynx Edicions.