

<https://doi.org/10.15517/gkgt8m41>

Efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad de aves en el Valle Alto del Magdalena, Colombia

Valentina Ramos-Mosquera^{1*};  <https://orcid.org/0009-0001-5693-6663>Edwin López-Delgado^{2,3};  <https://orcid.org/0000-0002-4010-1880>Miguel Moreno-Palacios¹;  <https://orcid.org/0000-0002-8466-7675>

1. Grupo de Investigación Naturatu, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad de Ibagué, Ibagué, Tolima, Colombia; valentina.ramosm27@gmail.com (*Correspondencia), miguel.moreno@unibague.edu.co
2. Grupo de Estudios en Biodiversidad (GEBIO), Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Santander, Colombia; eolopezd@gmail.com
3. Grupo de Investigación en Biotecnología y Gestión Ambiental (iBGA), Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Santander, Colombia.

Recibido 19-V-2025. Corregido 22-VIII-2025. Aceptado 05-XI-2025.

ABSTRACT

Effects of landscape structure on bird diversity in the Upper Magdalena Valley, Colombia

Introduction: Understanding the effects of landscape structure and composition on bird diversity is essential to identify distribution drivers and evaluate potential impacts of land use changes. Landscape structure refers to the spatial arrangement and organization of elements within a landscape and can be described using metrics such as the number and size of patches, their connectivity, and the degree of landscape heterogeneity.

Objectives: In this study, we investigated the effects of landscape structure on the taxonomic diversity of bird assemblages in the Upper Magdalena Valley, Colombia.

Methods: The study was conducted in 15 localities between June and November 2018, 2019, and 2022. We used mist nets and visual and audio surveys to evaluate bird community structure. This data was complemented with records from the eBird platform. A total of 17 565 individuals representing 401 species were recorded. We measured alpha and beta taxonomic diversity. Landscape structure was characterized by using a variety of metrics at patch, class, and landscape level using Geographic Information Systems (GIS).

Results: We found a negative effect of landscape heterogeneity on taxonomic diversity. Our results indicate that landscape transformation leads to a reduction in bird diversity. In contrast, non-fragmented landscapes may have the potential to support taxonomically diverse bird assemblages, characterized by the presence of specialist species with a more restricted distribution.

Conclusions: These findings highlight the susceptibility of specialist bird species to landscape change and highlight the importance of protecting and conserving natural areas to maintain taxonomic diversity of bird communities. Bird taxonomic diversity was influenced by landscape components such as landscape heterogeneity and patch perimeter, which had a negative effect on species abundance and richness.

Key words: avian biodiversity; fragmentation; land-use change; landscape metrics; species richness.

RESUMEN

Introducción: Entender cómo la estructura y composición del paisaje influyen en la diversidad de aves es esencial para identificar los factores que determinan su distribución y evaluar impactos potenciales del cambio en el



uso del suelo. La estructura del paisaje se refiere a la disposición y organización de los elementos que lo conforman, y puede describirse mediante métricas como el número y tamaño de los parches, su conectividad y el grado de heterogeneidad del paisaje.

Objetivos: Analizar el efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica de ensamblajes de aves en el Valle Alto del Magdalena, Colombia.

Métodos: El estudio se llevó a cabo en 15 localidades del Valle Alto del Magdalena durante los períodos de muestreo de junio a noviembre de 2018, 2019 y 2022. La estructura de los ensamblajes de aves se evaluó mediante la captura con redes de niebla, censos visuales a través de puntos de conteo y el reconocimiento auditivo. Los datos de abundancia y riqueza fueron complementados con registros de la plataforma eBird. En total, se registraron 17 565 individuos pertenecientes a 401 especies. Con base en estos registros, se estimaron diferentes índices de diversidad taxonómica alfa y beta. Para la caracterización del paisaje, se estimaron métricas a nivel de parche, clase y paisaje, mediante el uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG).

Resultados: En general, se observó un efecto negativo de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad taxonómica. Los resultados indicaron que la transformación del paisaje condujo a una reducción en la diversidad de aves. Por el contrario, los paisajes menos fragmentados presentaron ensamblajes de aves taxonómicamente diversos, caracterizados por la presencia de especies especialistas y con distribución más restringida.

Conclusiones: Estos hallazgos destacan la susceptibilidad de las especies de aves especialistas a los cambios en el paisaje y la importancia de conservar entornos naturales para promover una mayor diversidad en los ensamblajes de aves. Se identificó que componentes como la heterogeneidad del paisaje y el perímetro de los parches influyen de manera negativa en la abundancia y riqueza de especies.

Palabras clave: biodiversidad aviar; cambio en el uso del suelo; fragmentación; métricas del paisaje; riqueza de especies.

INTRODUCCIÓN

El cambio en la estructura del paisaje producto de actividades humanas representa una de las principales causas de disminución de la biodiversidad (Baude & Meyer et al., 2023). Esta estructura se compone de dos elementos fundamentales: la composición, que indica la proporción de los diferentes tipos de cobertura presentes en el paisaje, y la configuración, que describe su forma, tamaño, distribución espacial y grado de conectividad entre fragmentos (Suárez-Castro et al., 2024). Para cuantificar esta estructura, se emplean métricas que describen cuantitativamente las características espaciales y funcionales del paisaje (Morelli et al., 2018), las cuales permiten evaluar aspectos como el tamaño y número de fragmentos, el grado de conectividad y la heterogeneidad del paisaje. Estas métricas son útiles como indicadores de la riqueza de especies, ya que la calidad y el estado de un área pueden influir directamente en su diversidad (Lee & Martin, 2017).

Las modificaciones del paisaje inducen procesos de fragmentación y cambios en la cobertura del suelo, lo que reduce la conectividad

ecológica y altera la disponibilidad de hábitats. Estos cambios afectan negativamente la abundancia y riqueza de especies sensibles a la transformación del entorno (Melo et al., 2020; Wu et al., 2024).

Se ha demostrado que las aves son uno de los grupos más afectados por la pérdida y fragmentación del hábitat (Bełcik et al., 2020; Dertien & Baldwin, 2022; Escobar et al., 2022), especialmente aquellas especies con baja capacidad de dispersión que habitan en el interior del bosque (de Oliveira-Silva et al., 2022). En respuesta a los cambios en el hábitat, las especies generalistas suelen mostrar mayor resiliencia y adaptabilidad, mientras que las especialistas son más vulnerables a la pérdida de hábitat (de Souza-Leite et al., 2022).

La relación entre las características de la comunidad aviar y su entorno es evidente, ya que cambios y desequilibrios en el paisaje pueden afectar significativamente la estructura y composición de las comunidades de aves (Hillebrand et al., 2017), lo que conduce a una disminución gradual en la riqueza y diversidad a medida que aumenta la perturbación humana

(Yu et al., 2024). Además de su sensibilidad a estos cambios, las aves desempeñan funciones ecológicas esenciales para la resiliencia y funcionamiento de los ecosistemas (Maure et al., 2018), tales como servicios de aprovisionamiento y de regulación, contribuyen a la transferencia de energía entre ecosistemas (Wenny et al., 2011) y proporcionan recursos esenciales para los demás seres vivos dado que actúan como controladores de plagas y participan en procesos de polinización y dispersión de semillas.

No obstante, la degradación del hábitat puede afectar estas funciones ecológicas, evidenciando la importancia de mantener la integridad del paisaje para preservar su biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados (Michel et al., 2020). Por ello, evaluar el estado de transformación de un paisaje es crucial para la planificación, manejo y restauración de áreas gravemente afectadas. Además, identificar los componentes del paisaje que requieren ser mejorados, permite proponer estrategias eficaces para la conservación de la biodiversidad (Otavo & Echeverría, 2017).

En Colombia, el Valle del Río Magdalena es un punto caliente de biodiversidad para muchos grupos (Montes-Rojas et al., 2024) pues alberga una gran variedad de especies nativas y endémicas. Sin embargo, más del 85 % de los bosques y humedales han sido transformados en monocultivos y pastizales para ganadería (Correa-Ayram et al., 2020), lo que ha intensificado la fragmentación del paisaje, y ha afectado la distribución y supervivencia de las especies (Montes-Rojas et al., 2024).

El objetivo de esta investigación es evaluar el efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad taxonómica de los ensamblajes de aves en el Valle Alto del Magdalena. Al ser un campo de investigación poco explorado en la región, se busca proporcionar información que pueda ser utilizada para la toma de decisiones en términos de conservación de especies y manejo del paisaje. Planteamos la hipótesis de que la fragmentación del paisaje influye negativamente en la diversidad taxonómica de aves, de manera que la diversidad

será mayor en áreas más conservadas que en áreas fragmentadas. A partir de esta hipótesis, formulamos las siguientes predicciones: (1) la diversidad taxonómica alfa de los ensamblajes de aves disminuirá a medida que aumente la fragmentación del paisaje; (2) la diversidad beta aumentará, posiblemente como resultado del recambio de especies; y (3) las especies especialistas, asociadas a coberturas más continuas, serán particularmente vulnerables ante la intervención antrópica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Este estudio se llevó a cabo en 15 localidades del Valle Alto del Magdalena (Colombia) (Fig. 1; MST 1), situadas entre las cordilleras Central y Oriental de los Andes. Estas localidades presentan una temperatura promedio de 27° C y un rango altitudinal, entre 400 y 2 000 m.s.n.m. Esta variación en su gradiente altitudinal permite la formación de diferentes zonas de vida, desde los bosques secos, bosques húmedos montanos bajos y premontanos (Molina-Martínez & Moreno-Palacios, 2021). Además, se caracteriza por dos estaciones secas y húmedas, con periodos de menor precipitación entre diciembre-marzo y junio-septiembre, y de mayor precipitación entre marzo-mayo y octubre-noviembre (Restrepo-Angel et al., 2020). La variedad de climas y características topográficas, han promovido una alta riqueza de especies. No obstante, la fertilidad de los suelos en esta región ha impulsado la expansión urbana y la transformación del paisaje en áreas agrícolas y ganaderas, lo que ha provocado una reducción del hábitat natural en un 70 % (Roncancio-Duque, 2021; Sánchez-Guzmán & Losada-Prado, 2019).

Recolección de datos: Los datos utilizados en esta investigación provienen de diferentes estudios (del Castillo-Téllez & Díaz-Varón, 2019; Molina-Martínez & Moreno-Palacios, 2018; Moreno-Palacios, 2025), que abarcan un periodo de muestreo de junio a noviembre de los años 2018, 2019 y 2022 para cada área evaluada. Cada localidad fue visitada entre dos a

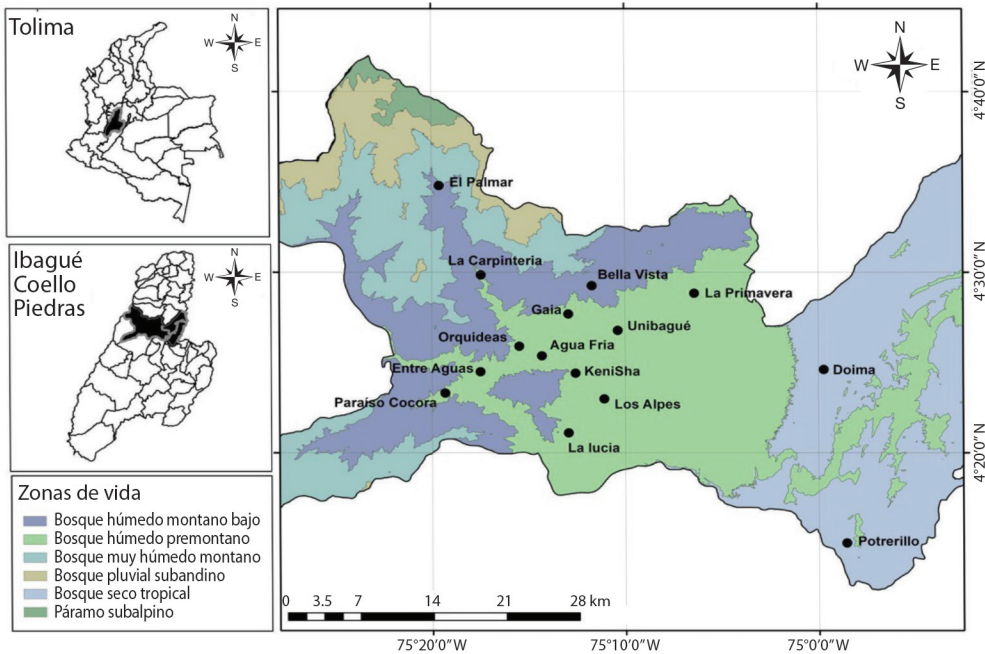


Fig. 1. Localización geográfica de las áreas de estudio en el Valle Alto del Magdalena. / **Fig. 1.** Geographical location of the study sites in the Upper Magdalena River Valley.

cuatro veces por mes con el apoyo de dos ornitólogos capacitados. Los detalles del esfuerzo de muestreo por localidad se presentan en el Material Suplementario (MST 2).

Usamos la captura con redes de niebla (cinco redes de 12 x 2.5 m; 36 mm ojo de malla), en horarios de 6:00 - 12:00 y 14:00 - 18:00 h, hasta alcanzar un total de 5 110 horas - red. Las redes fueron instaladas de manera aleatoria y se reubicaron mensualmente para evitar que las aves se habituaran a ellas.

Adicionalmente, se realizaron seis puntos de conteo (10 min de duración y 100 m de distancia entre puntos), en horarios de 14:00 - 15:20 h, donde se registraron todas las especies vistas y escuchadas en cada punto, lo que resultó en un total de 1 872 h de observación. Se registraron únicamente individuos perchedos, alimentándose o anidando; las aves en vuelo no fueron consideradas.

Para evitar sobreestimaciones en la abundancia y riqueza de especies, el orden de los

puntos de conteo fue aleatorizado en cada jornada (Sarmiento-Garavito et al., 2022) y se realizaron en sectores distintos a aquellos donde se ubicaron las redes de niebla, con el fin de minimizar la autocorrelación espacial. La identificación de las especies en campo se realizó utilizando las guías de Hilty y Brown (1986) y Ayerbe-Quñones (2018).

En las localidades con menor esfuerzo de muestreo, se emplearon datos provenientes de eBird (eBird, 2023) para complementar los registros de especies y obtener una evaluación más completa de las comunidades de aves. Para garantizar la consistencia, se seleccionaron listados correspondientes a los mismos periodos de muestreo (junio a noviembre de 2018, 2019 y 2022), con una duración máxima de 1 hora y preferiblemente, elaborados por observadores con experiencia reconocida. Los registros seleccionados fueron incorporados a la base de datos principal del estudio, tras una revisión minuciosa y su comparación con la literatura.

Se excluyeron aquellas especies cuyos registros no coincidían con la distribución altitudinal previamente reportada para la región.

La eficiencia de los tres métodos de muestreo se evaluó mediante el estimador Chao1 (MSF 3). Todos los registros obtenidos mediante redes de niebla, censos por puntos y observaciones provenientes de eBird se integraron en una matriz especie-sitio, en la que las filas correspondieron a las especies, las columnas a los sitios de muestreo y cada celda indicó el número de individuos registrados.

Análisis del paisaje: Para garantizar una comparación objetiva entre paisajes, se delimitó un área de estudio de 20 ha alrededor de cada punto de muestreo. Se utilizaron imágenes satelitales de Google Earth Pro con una resolución espacial de 0.92 m/píxel, seleccionando imágenes correspondientes a los años de muestreo.

En ArcGIS 10.8 (Esri, 2020) se realizó la digitalización y georreferenciación de las

imágenes en el sistema de coordenadas CTM-12, así como la caracterización de las coberturas del paisaje. Las coberturas fueron identificadas siguiendo la clasificación establecida por la Leyenda Nacional de Coberturas de la Tierra ‘Corine Land Cover’ (CLC), adaptada para Colombia (Suárez-Parra et al., 2016).

Para cuantificar la estructura del paisaje en cada localidad, se calcularon nueve métricas a nivel de parche, clase y paisaje (Tabla 1), utilizando el software FRAGSTATS v4.2 (McGarigal et al., 2012). La estructura espacial de los paisajes evaluados estuvo compuesta por bosques, tejido urbano, cuerpos de agua, tierras desnudas, vías, vegetación secundaria y cultivos.

En cuanto a las métricas de parche y clase, se consideraron únicamente las coberturas de bosque, tejido urbano y vegetación secundaria (Tabla 1), ya que estas coberturas han demostrado tener una influencia significativa en las comunidades de aves, particularmente en la presencia de especies sensibles a

Tabla 1

Métricas del paisaje utilizadas para evaluar la influencia de la estructura del paisaje sobre los ensamblajes de aves. Modificado de McGarigal y Marks (1995). / **Table 1.** Landscape metrics selected to assess the influence of landscape structure on bird assemblages. Modified from McGarigal and Marks (1995).

Nivel	Métricas del paisaje	Abreviación	Unidad	Interpretación
Parche	Área de los parches de bosque	AREB	Hectáreas	Tamaño del parche
	Área de los parches de tejido urbano	ARETU		
	Área de los parches de vegetación secundaria	AREVS		
	Perímetro de los parches de bosque	PERB	Metros	Longitud del borde
	Perímetro de los parches de tejido urbano	PERTU		
	Perímetro de los parches de vegetación secundaria	PERVS		
Clase	Porcentaje de bosque	PORB	Porcentaje	Porcentaje de representatividad de la clase en el paisaje
	Porcentaje de tejido urbano	PORTU		
	Porcentaje de vegetación secundaria	PORVS		
	Número de parches de bosque	NPB	-	Número de parches de la clase
	Número de parches de tejido urbano	NPTU		
	Número de parches de vegetación secundaria	NPVS		
	Índice de forma de los parches de bosque	FORB	-	Forma de los parches de la clase
	Índice de forma de los parches de tejido urbano	FORTU		
	Índice de forma de los parches de vegetación secundaria	FORVS		
Paisaje	Número de parches	NPPA	-	Número total de parches en el paisaje
	Diversidad de Shannon	DIVP	-	Diversidad del paisaje
	Uniformidad de Shannon	UNIF	-	Equitatividad del paisaje
	Riqueza del parche	RIQP	-	Número de clases en el paisaje



la fragmentación del paisaje (Salas-Correa & Mancera-Rodríguez, 2020; Santos et al., 2024).

Diversidad taxonómica: La diversidad alfa de los ensamblajes de aves se evaluó mediante los números de Hill, donde $q = 0$ representa la riqueza de especies, $q = 1$ corresponde al exponencial del índice de entropía de Shannon y $q = 2$ al inverso del índice de Simpson (Sarmiento-Garavito et al., 2022). Estos análisis se realizaron con los datos provenientes de los muestreos en campo y de los registros obtenidos de la plataforma eBird. Para representar estos valores se usaron curvas de interpolación y extrapolación (Chao et al., 2014), lo que permitió comparar las localidades evaluadas y detectar diferencias significativas entre ellas. Para este análisis, se empleó la función *iNEXT* (Hsieh et al., 2016) en el programa R versión 4.0 (R Core Team, 2023). Asimismo, se estimó la diversidad beta utilizando el índice de similitud de Jaccard para identificar posibles cambios en la composición de los ensamblajes. La diversidad beta taxonómica se analizó a través de los procesos de recambio y anidamiento (Baselga, 2010), ya que separar estos dos componentes es esencial para comprender cómo se distribuye la diversidad biológica dentro de una comunidad (Baselga & Gómez-Rodríguez, 2019). Para este análisis se empleó la librería *'adespatial'* (Dray et al., 2017) en R.

Para identificar especies indicadoras en cada localidad, se utilizó el Análisis Indicador de Especie, que se basa en el grado de fidelidad y frecuencia de aparición de una especie dentro de un hábitat particular (Martín-Regalado, 2019). Este análisis se llevó a cabo utilizando la librería *'labdsv'* (Roberts, 2019).

Efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad de aves: En cuanto a las variables del paisaje, con el fin de reducir la dimensionalidad y determinar las variables más relevantes, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis permitió identificar las variables que más contribuyeron a la variabilidad total de los datos, seleccionando aquellas con coeficientes de correlación

superiores a 0.5 (García-Álvarez & Fuente, 2011). El conjunto de datos inicial incluyó 19 variables del paisaje, muchas de las cuales presentaban alta colinealidad. Todas las variables fueron estandarizadas y transformadas antes del análisis (media = 0; desviación estándar = 1). Para realizar el ACP, se utilizaron las librerías *'factoextra'* (Kassambara & Mundt, 2020) y *'FactoMineR'* (Husson et al., 2013) en el programa R (R Core Team, 2023).

Se realizó un Modelo Lineal Generalizado (MLG), con el fin de identificar el efecto de una o varias variables independientes sobre la variable dependiente (Mesa-Fúquen et al., 2021). En estos modelos, se incluyeron como variable dependiente los índices de diversidad taxonómica. Por su parte, las variables del paisaje seleccionadas mediante el ACP se definieron como variables independientes. Se generaron varios modelos para cada orden de diversidad, realizando distintas combinaciones de las variables del paisaje.

En el ajuste del modelo, se utilizó la distribución de Poisson para las variables dependientes de valores enteros y la distribución gamma para las variables continuas (Arroyo et al., 2014). El mejor modelo fue escogido utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), indicador del ajuste del modelo a los datos, escogiendo aquellos que presentan el valor de AIC más cercano a cero (Villamizar-Soto et al., 2021). Para llevar a cabo el análisis, se utilizaron las librerías *'Metrics'* (Hamner & Frasco, 2018) y *'DescTools'* (Signorell et al., 2019) en el programa R (R Core Team, 2023).

Finalmente, para determinar si las métricas del paisaje influían en la distribución de la abundancia de los ensamblajes de aves, se empleó el Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). El ACC es un análisis multivariado de gradiente directo que permite establecer relaciones entre la composición de especies y su entorno (ter Braak & Verdonschot, 1995). En este análisis, las localidades y las especies se organizaron en un espacio multidimensional, donde los ejes de ordenación son combinaciones lineales de las variables del paisaje especificadas (ter Braak, 1986). Para estandarizar las

abundancias de las especies, se utilizó la transformación de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001). Se aplicaron factores de inflación de varianza (VIF) para identificar la multicolinealidad entre las variables explicativas y seleccionar las mejores variables para su inclusión en el modelo (Akinwande et al., 2015). Adicionalmente, se realizó una prueba de ANOVA (anova.cca) para determinar si las métricas del paisaje tenían un efecto significativo en los ensamblajes de aves. Este análisis se llevó a cabo utilizando el programa estadístico CANOCO 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2009) y el lenguaje de programación R, utilizando la librería ‘vegan’ (Oksanen et al., 2025).

RESULTADOS

Métricas del paisaje: Las áreas más fragmentadas se clasificaron principalmente según la proporción de cobertura urbana: baja fragmentación (< 1 % de cobertura urbana), fragmentación media (2-7 %) y alta fragmentación (> 7 %). Además, se consideraron otras características, como la proporción de bosque nativo (baja fragmentación: > 75 % de cobertura forestal; media: 30-75 %; alta: < 30 %) y el índice de heterogeneidad del paisaje asociado a la intervención humana (baja: < 0.70; media: 0.71-1.30; alta: > 1.30).

De las quince localidades evaluadas, Los Alpes, Unibague, Agua Fría, Potrerillo y Doima se destacaron por su alta fragmentación, lo que resultó en un incremento de la diversidad del paisaje debido a las modificaciones humanas, junto con un mayor porcentaje de área urbana y una menor cobertura de bosque (MST 4; MSF 5). En contraste, Bella Vista y El Palmar se caracterizaron como las reservas menos fragmentadas, ya que registraron un mayor porcentaje de área cubierta por bosques y un menor porcentaje de tejido urbano en el paisaje (MST 4; MSF 5).

Diversidad taxonómica: Se registró un total de 17 565 individuos, pertenecientes a 401 especies, 52 familias y 22 órdenes (MST 6). La especie más abundante fue *Ramphocelus*

dimidiatus (n = 464), seguida por *Turdus ignobilis* (n = 418) y *Thraupis episcopus* (n = 410). Las familias más abundantes fueron Thraupidae (27 %) y Tyrannidae (15 %), y el orden más representativo fue Passeriformes con 24 familias (45 %).

Con relación a la diversidad alfa, se observaron diferencias estadísticamente significativas en los diferentes órdenes de diversidad. Las reservas del Palmar y Bella Vista presentaron el mayor número efectivo de especies en los tres órdenes evaluados. Por el contrario, la menor diversidad fue registrada en Potrerillo y Unibague (Fig. 2).

En cuanto a la diversidad beta, la diversidad total explicó el 89 % de la variación en la composición de especies entre los ensamblajes de aves. Al considerar la presencia-ausencia de especies, el recambio fue el patrón dominante, representando el 83 % de la diversidad beta total. El 6 % restante correspondió al anidamiento.

Se detectaron seis especies indicadoras para las localidades más fragmentadas, destacando especies como *T. episcopus*, *Thraupis palmarum* y *Pyrocephalus rubinus*. En contraste, en las reservas más conservadas se identificaron ocho especies indicadoras, entre las que se encuentran *Scytalopus spillmanni*, *Tangara nigroviridis* y *Pseudocolaptes boissonneautii*.

Efecto de la estructura del paisaje sobre la diversidad de aves: A partir del ACP, se identificaron las variables del paisaje que explicaron una mayor proporción de la variación dentro del estudio. Se seleccionaron los dos primeros componentes principales, que explicaron el 61 % de la variación total (ACP1: 37.2 %; ACP2: 24 %) (MST 7). Del conjunto inicial, se seleccionaron diez variables que contribuyeron de manera significativa a la variabilidad observada, las cuales estuvieron relacionadas con el área y el perímetro de los parches de bosque y de vegetación secundaria, así como con la diversidad y equitatividad del paisaje (MSF 8).

Entre los índices de diversidad taxonómica ($q = 0$; $q = 1$; $q = 2$), únicamente la riqueza específica ($q = 0$) se relacionó significativamente

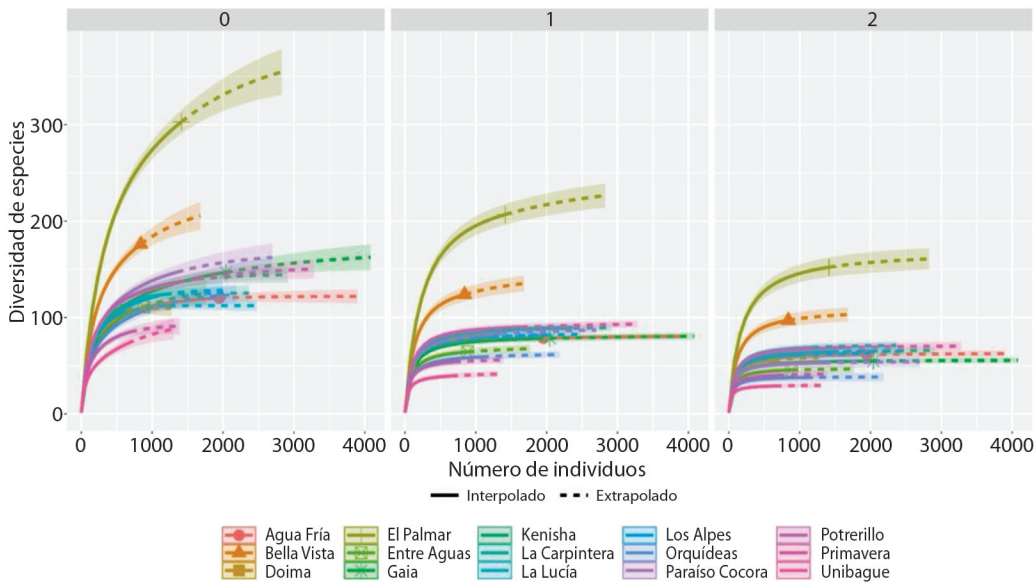


Fig. 2. Comparación de la diversidad de especies entre los diferentes ensamblajes de aves utilizando los Números de Hill ($q = 0$; $q = 1$; $q = 2$). / **Fig. 2.** Comparison of species diversity across bird assemblages using Hill Numbers ($q = 0$; $q = 1$; $q = 2$).

con las variables del paisaje. El modelo que mejor explicó la variabilidad en la riqueza de los ensamblajes de aves incluyó como variables la diversidad y uniformidad del paisaje, así como la representatividad y el perímetro de los parches de vegetación secundaria (Tabla 2; MST 9). Además, se observó que a medida que aumenta la diversidad del paisaje, la riqueza de especies tiende a disminuir (Tabla 2).

El ACC explicó alrededor del 90 % de la variabilidad de los datos en los dos primeros

ejes. Se encontró que únicamente la variable de diversidad del paisaje influyó significativamente en la composición de los ensamblajes de aves ($X^2 = 1.27$; $p = 0.02$). En relación con esta variable, se observó una asociación positiva entre la diversidad del paisaje y la presencia de las especies *Forpus conspicillatus* y *Sporophila intermedia* (Fig. 3), las cuales fueron registradas en las localidades de Doima y Paraíso Cocora. Aunque las demás variables no mostraron significancia estadística, se identificaron otras

Tabla 2
Modelo Lineal Generalizado de mejor ajuste seleccionado bajo el criterio de información de Akaike. / **Table 2.** Best-fit Generalized Linear Model selected based on Akaike information criterion.

Modelo	Variables del paisaje	Valor estimado	Valor p	AIC
$q = 0$	DIVP	-1.4e+03	2.2e-05	227.56
	UNIF	2.8e+03	3.4e-04	
	PORVS	-1.5e+01	1.7e-05	
	PERVS	8.3e-05	3.4e-03	
	PERTU	-2.2e-04	6.4e-11	

DIVP: diversidad de Shannon, UNIF: uniformidad de Shannon, PORVS: porcentaje de vegetación secundaria, PERVS: perímetro de los parches de vegetación secundaria, PERTU: perímetro de los parches de tejido urbano. / DIVP: shannon's diversity index, UNIF: shannon's evenness index, PORVS: percentage of secondary vegetation within landscapes, PERVS: perimeter of secondary vegetation patches, PERTU: perimeter of urban patches.

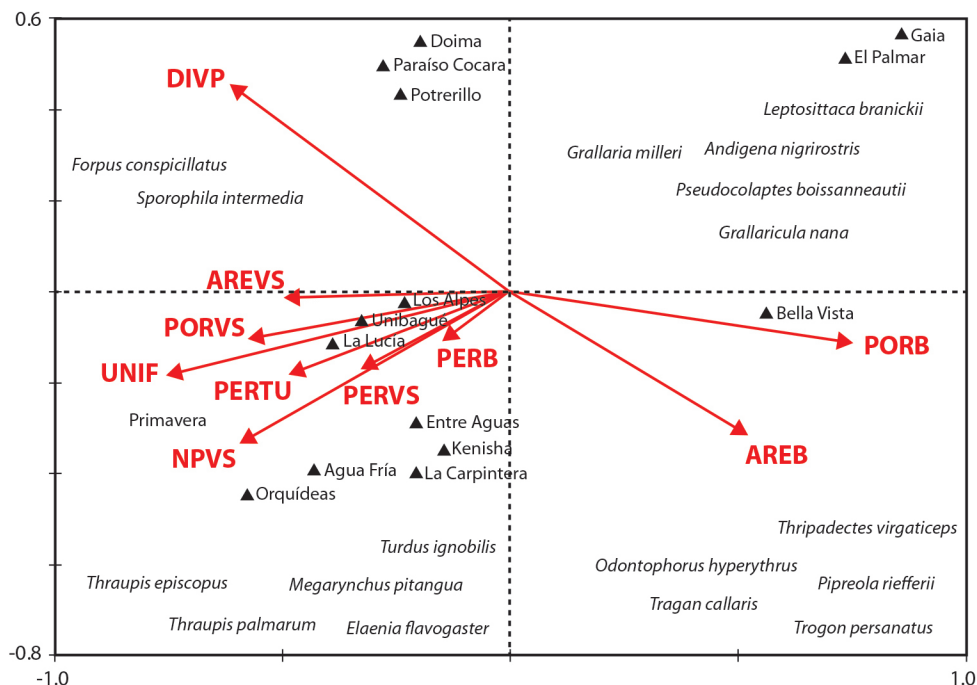


Fig. 3. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre las diferentes localidades, métricas del paisaje y los ensamblajes de aves evaluados en el Valle Alto del Magdalena. Variables del paisaje = DIVP: diversidad de Shannon, AREVS: área de los parches de vegetación secundaria, PORVS: porcentaje de vegetación secundaria, UNIF: uniformidad de Shannon, PERTU: perímetro de los parches de tejido urbano, NPVS: número de parches de vegetación secundaria, PERVS: perímetro de los parches de vegetación secundaria, PERB: perímetro de los parches de bosque, AREB: área de los parches de bosque, PORB: porcentaje de bosque. / **Fig. 3.** Canonical correspondence analysis (CCA) plots to determine the relationships among sites, landscape variables and total species in the Upper Magdalena River Valley. Landscape metrics abbreviations = DIVP: shannon's diversity index, AREVS: area of secondary vegetation patches, PORVS: percentage of secondary vegetation within landscapes, UNIF: shannon's evenness index, PERTU: perimeter of urban patches, NPVS: number of secondary vegetation patches, PERVS: perimeter of secondary vegetation patches, PERB: perimeter of forest patches, AREB: area of forest patches, PORB: percentage of forest cover within landscapes.

asociaciones. Por ejemplo, en Bella Vista, las especies *Trogon collaris*, *Trogon personatus* y *Odontophorus hyperythrus*, mostraron una relación positiva con la representatividad de la clase bosque en el paisaje y con el área del parche de bosque (Fig. 3).

Las especies *T. episcopus*, *T. ignobilis*, *Megarynchus pitangua* y *T. palmarum* se relacionaron positivamente con las demás variables del paisaje, principalmente aquellas asociadas a la cobertura de vegetación secundaria, como su área, la densidad de parches y el perímetro de estos. Además, el perímetro de los parches de bosque también mostró una relación positiva

con estas especies, lo que sugiere que un mayor perímetro de los parches favorece su presencia. En contraste, estas métricas se asociaron negativamente con las especies *Andigena nigrirostris*, *Grallaria milleri* y *Leptosittaca branickii*, registradas en la Reserva Natural El Palmar (Fig. 3).

DISCUSIÓN

En esta investigación se evaluó la relación e influencia de las métricas del paisaje sobre la diversidad taxonómica de ensamblajes de aves en el Valle Alto del Magdalena. Se propuso como hipótesis de trabajo que la fragmentación



del paisaje influye negativamente en la diversidad taxonómica de aves. Los resultados respaldan esta hipótesis, lo que sugiere que la fragmentación tiene un efecto significativo en la reducción de la diversidad. Paisajes con mayor fragmentación y pérdida de hábitat exhibieron una menor diversidad alfa. Investigaciones anteriores (Bar-Massada & Wood, 2014; Xu, Ling et al., 2024) sugieren que las alteraciones del paisaje pueden incrementar el aislamiento y reducir el tamaño de los parches, limitando el hábitat disponible para las especies y conduciendo a una disminución en su abundancia y riqueza (Acosta-Alamo et al., 2025).

En relación con el análisis del paisaje, se observó una notable fragmentación en localidades como Unibague, Los Alpes, Agua Fría, Potrerillo y Doima, en contraste con Bella Vista y El Palmar, caracterizadas por ser las reservas más conservadas. La distinción entre estas localidades se encuentra principalmente asociada con el tamaño reducido de los parches de bosque y la influencia de las actividades antropogénicas observadas en las localidades más fragmentadas. Además, esta fragmentación se refleja en la pérdida de hábitat debido a la deforestación, urbanización y expansión agrícola, lo que ha reducido significativamente el área forestal en estos entornos. En particular, Potrerillo y Doima exhibieron una intensa actividad ganadera, reduciendo los hábitats boscosos a pequeños parches aislados y áreas con poca vegetación. Estos cambios pueden causar erosión del suelo, daños en la vegetación y una disminución en la diversidad de especies vegetales, afectando a su vez la diversidad de los ensamblajes de aves (Hansen et al., 2019).

Los resultados de la investigación revelaron variaciones significativas en los índices de diversidad taxonómica alfa entre las localidades. En cuanto a la riqueza de especies ($q = 0$), se observó que, en las áreas con una mayor alteración del paisaje (definida por una cobertura forestal $< 30\%$ y una urbanización $> 7\%$), la diversidad de especies fue menor. Estos resultados coinciden con los de Araya-Céspedes & Carvajal-Sánchez (2019), quienes evaluaron la riqueza y composición de comunidades de

aves en distintos tipos de cobertura vegetal en San Ramón, Costa Rica. Sus hallazgos indican que, las áreas con mayor porcentaje de cobertura forestal registraron la mayor riqueza de especies, especialmente de aves frugívoras e insectívoras, a diferencia de las áreas más intervenidas, como los pastizales, donde la riqueza de especies fue menor. Diversos estudios han indicado que las comunidades de aves en entornos con mayor intervención humana tienden a albergar un menor número de especies (de Coster et al., 2015; Tu et al., 2020). En contraste, las localidades más conservadas exhibieron una mayor riqueza de especies.

Para el número efectivo de especies, teniendo en cuenta las especies frecuentes ($q = 1$), se observó un patrón similar, donde localidades más fragmentadas como Potrerillo y Unibague exhibieron la diversidad más baja, mientras que las localidades con menor alteración del paisaje registraron el mayor número de especies efectivas. En relación con las especies dominantes ($q = 2$), se identificó que las localidades más conservadas registraron la mayor diversidad de especies.

El patrón observado, donde las localidades más fragmentadas exhiben menor riqueza y diversidad de especies, podría estar influenciado por la estructura y composición del paisaje de cada lugar evaluado (Sarmiento-Garavito et al., 2022). Estos hallazgos sugieren una posible relación directa entre la matriz del paisaje y el conjunto de especies presentes, donde la fragmentación del paisaje puede conducir a diversos cambios bióticos, como la extinción local de algunas especies y la alteración en sus interacciones tróficas (Noh et al., 2022). En este sentido, las localidades más intervenidas como Unibague, Los Alpes, Agua Fría, Potrerillo y Doima, podrían actuar como áreas de sumidero, representando hábitats de baja calidad para la comunidad; limitando los recursos disponibles, como alimento, refugio y sitios de nidificación para las aves. Esta reducción en la calidad del hábitat puede generar una mayor presión sobre las especies con requerimientos más específicos (Vaccaro & Bellocq, 2019).

Por otro lado, la diversidad beta taxonómica identificó una alta variación en la composición de los ensamblajes entre las localidades, atribuible principalmente a un proceso de recambio de especies, indicativo de diferentes conjuntos de especies en las áreas estudiadas. Las localidades con abundante vegetación ofrecen una variedad de hábitats y nichos ecológicos particulares que tienden a favorecer a aves especialistas (dos Anjos et al., 2019; Remeš et al., 2021). Por el contrario, en áreas con menor cobertura boscosa y mayor heterogeneidad de hábitat debido a cambios en el uso del suelo, predominan las especies generalistas que se adaptan fácilmente a estos cambios del entorno (Carrara et al., 2015; Katayama et al., 2014). Estas diferencias en las condiciones del paisaje contribuyen significativamente al recambio de especies observado en los paisajes estudiados.

En este contexto, se identificaron ensamblajes distintivos entre las áreas altamente fragmentadas y las más conservadas. Por ejemplo, en las localidades con mayor intervención se observó un gran número de especies generalistas, con mayor adaptabilidad a entornos abiertos. Entre estas especies, se destacan *T. episcopus* y *T. palmarum*, catalogadas como especies de áreas abiertas y hábitats modificados, que a lo largo de los años han expandido su rango geográfico y se han adaptado exitosamente a zonas más altas (Blancas-Calva et al., 2017; Cueva et al., 2022; Osorio-Méndez & Marín-Gómez, 2016).

En contraste, en las áreas menos intervenidas predominaron especies con una distribución más restringida, como *A. nigrirostris*, *G. milleri* y *L. branickii*, asociadas a interior de bosque y más comunes en altitudes superiores a los 1 800 m.s.n.m. Los resultados de Li et al. (2022) sugieren que el recambio de especies entre comunidades es el resultado de la calidad y las condiciones del paisaje estudiado, donde los elementos del entorno desempeñan un papel clave al favorecer la presencia de especies de aves características de cada área (Carranza-Quiceno et al., 2018). En este contexto, los cambios en el uso del suelo tienen un impacto directo en la diferenciación de especies, ya

que factores como el porcentaje de cobertura vegetal de un paisaje, puede actuar como filtros selectivos para las especies de la comunidad (Sarmiento-Garavito et al., 2022).

Los resultados indicaron que la diversidad del paisaje y el perímetro de los parches pueden afectar negativamente la abundancia y riqueza de las aves. Estudios previos (Sanz-Pérez et al., 2019; Xu, Wu et al., 2024) han demostrado que la irregularidad de los parches de hábitat puede estar correlacionada negativamente con la diversidad, ya que los parches con formas irregulares ofrecen menos área disponible, lo que incrementa el riesgo de depredación y la exposición a perturbaciones de origen antrópico. Además, una mayor heterogeneidad del paisaje podría disminuir la disponibilidad de recursos alimenticios, afectando la abundancia de las especies (Xu, Wu et al., 2024).

Según el ACC (Fig. 3), se observó que las especies *T. episcopus*, *M. pitangua*, *T. palmarum* y *T. ignobilis* mostraron una asociación positiva con métricas del paisaje relacionadas con la transformación del hábitat, como el aumento en el número de parches con perímetros irregulares y el incremento en la diversidad del paisaje. Esto sugiere que la presencia de estas especies estuvo fuertemente influenciada por valores elevados en estas variables dentro del área de estudio. Diversos estudios (Jackson & Fahrig, 2013; Xu, Ling et al., 2024; Yan et al., 2021) sugieren que un incremento en la pérdida de cobertura conduce a la transformación de hábitats continuos en parches más pequeños e irregulares, siendo un indicador clave de la fragmentación del paisaje. De acuerdo con Osorio-Méndez & Marín-Gómez (2016) y Salas-Correa & Mancera-Rodríguez (2020), estas especies se caracterizan por su comportamiento generalista, debido a su amplia distribución y preferencia por entornos abiertos, lo que las hace altamente adaptables a paisajes intervenidos.

En contraste, *G. milleri*, *A. nigrirostris*, *L. branickii* y *P. boissonneauitii* se asociaron a paisajes poco intervenidos con una baja diversidad y número de parches con perímetros reducidos. Estas especies en particular se encuentran distribuidas en rangos altitudinales entre los 1



800 y 3 000 m.s.n.m. (Kattan & Beltran, 1999; Montes & Verhelst, 2011). Su hábitat principal comprende tanto bosques montanos primarios como secundarios (Kattan & Beltran, 1999; Losada-Prado et al., 2005), especialmente para *G. milleri*, una especie endémica de la cordillera Central de Colombia, que habita en grandes extensiones de bosque continuo (Kattan et al., 2014). Sin embargo, debido a la pérdida y fragmentación del hábitat, se estima que alrededor del 90 % del bosque montano en Colombia se ha reducido (Montes & Verhelst, 2011). Como consecuencia de este fenómeno, las poblaciones de estas especies han disminuido considerablemente, llegando al punto en el que la población del perico paramuno (*Leptosittaca branickii*) ha sido clasificado como Vulnerable (VU) según la Lista Roja de la UICN (Rengifo & Amaya-Villarreal, 2017).

Asimismo, se identificó que las especies *T. collaris*, *T. personatus*, *Pipreola riefferii* y *O. hyperythrus* mostraron una correlación positiva con métricas a nivel de parche y clase, como la presencia de parches de bosque más extensos y una alta representatividad de esta clase en el paisaje. La presencia de estas especies en este tipo de áreas específicas subraya la importancia de la conservación de hábitats forestales extensos. Es notable la diversidad de especies que estas zonas albergan, siendo el hábitat de un gran número de aves especialistas que están fuertemente asociadas al interior del bosque y que ocupan nichos ecológicos muy específicos (Anderle et al., 2022; Carranza-Quiceno et al., 2018).

Por último, la pérdida y fragmentación del hábitat asociados a la expansión humana redujeron el tamaño y la calidad de los fragmentos boscosos, junto con un incremento en el porcentaje de tejido urbano en las localidades más fragmentadas. Estos cambios están relacionados con procesos como la urbanización, expansión agrícola e intensificación de la ganadería. La alteración del paisaje afectó de forma negativa la estructura y composición de los ensamblajes de aves, disminuyendo la riqueza y diversidad de especies, y favoreció la presencia de especies dominantes con hábitos

generalistas, entre las que se destacan las especies *T. episcopus* y *T. palmarum*. En particular, las áreas más fragmentadas albergaron especies de aves propias de zonas abiertas y bordes, mientras que las localidades más conservadas se asociaron con un alto porcentaje de cobertura boscosa y con especies que prefieren coberturas más continuas.

Declaración de ética: Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

Ver material suplementario
a68v73n1-suppl. 1

AGRADECIMIENTOS

A Miguel Moreno Palacios, Yair Guillermo Molina, Juan Felipe Castillo Téllez y Marlon Díaz Varón por proporcionar parte de la información para poder llevar a cabo la presente investigación.

REFERENCIAS

- Acosta-Alamo, M., & Manne, L. L. (2025). Rapid rates of change in multiple biodiversity measures in breeding avian assemblages. *Diversity*, 17(2), 127. <https://doi.org/10.3390/d17020127>
- Akinwande, M. O., Dikko, H. G., & Samson, A. (2015). Variance inflation factor: As a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis. *Open Journal of Statistics*, 5(7), 754–767. <https://doi.org/10.4236/ojs.2015.57075>
- Anderle, M., Panizza, C., Brambilla, M., Hilpold, A., Volani, S., Tasser, E., Seeber, J., & Tappeiner, U. (2022). The contribution of landscape features, climate and topography in shaping taxonomical and functional diversity of avian communities in a heterogeneous

- Alpine region. *Oecologia*, 199(3), 499–512. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05134-7>
- Araya-Céspedes, O., & Carvajal-Sánchez, J. (2019). Composición y riqueza de avifauna en cuatro tipos de cobertura vegetal de San Ramón, Costa Rica. *UNED Research Journal*, 11(2), 154–161. <http://dx.doi.org/10.22458/urj.v11i2.2177>
- Arroyo, I., Bravo, L. C. M., Llinás-Solano, H., & Muñoz, F. L. (2014). Distribuciones Poisson y Gamma: Una discreta y continua relación. *Prospectiva*, 12(1), 99–107. <https://doi.org/10.15665/rp.v12i1.156>
- Ayerbe-Quiñones, F. (2018). *Guía ilustrada de la avifauna colombiana* (1a ed.). Wildlife Conservation Society Colombia.
- Bar-Massada, A., & Wood, E. M. (2014). The richness-heterogeneity relationship differs between heterogeneity measures within and among habitats. *Ecography*, 37(6), 528–535. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00590.x>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., & Gómez-Rodríguez, C. (2019). Diversidad alfa, beta y gamma: ¿Cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 26, 39–45.
- Baude, M., & Meyer, B. C. (2023). Changes in landscape structure and ecosystem services since 1850 analyzed using landscape metrics in two German municipalities. *Ecological Indicators*, 152, 110365. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110365>
- Belcik, M., Lenda, M., Amano, T., & Skórka, P. (2020). Different response of the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of birds to forest fragmentation. *Scientific Reports*, 10(1), 20320. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76917-2>
- Blancas-Calva, E., Blancas-Hernández, J. C., Castro-Torresblanca, M., & Cano-Nava, G. A. (2017). La tángara azul gris (*Thraupis episcopus*) en el estado de Guerrero, México. *Huitzil*, 18(2), 232–237. <https://doi.org/10.28947/hrmo.2017.18.2.283>
- Carranza-Quiceno, J. A., Henao-Isaza, J. R., & Castaño, J. H. (2018). Avifauna de un paisaje rural heterogéneo en Risaralda, cordillera Central de Colombia. *Biota Colombiana*, 19(2), 92–104. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n02a08>
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, México. *Biological Conservation*, 184, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.BIOCON.2015.01.014>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Correa-Ayram, C. A., Etter, A., Díaz-Timoté, J., Rodríguez-Buritica, S., Ramírez, W., & Corzo, G. (2020). Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators*, 117, 106630. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>
- Cueva, D., Bravo, G. A., & Silveira, L. F. (2022). Systematics of *Thraupis* (Aves, Passeriformes) reveals an extensive hybrid zone between *T. episcopus* (Blue-gray tanager) and *T. sayaca* (sayaca tanager). *PLOS ONE*, 17(10), e0270892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270892>
- de Coster, G., Banks-Leite, C., & Metzger, J. P. (2015). Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1811), 20142844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2844>
- de Oliveira-Silva, A. E., Piratelli, A. J., Zurell, D., & Rodrigues da Silva, F. (2022). Vegetation cover restricts habitat suitability predictions of endemic Brazilian Atlantic Forest birds. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 20(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.09.002>
- de Souza-Leite, M., Boesing, A. L., Metzger, J. P., & Prado, P. I. (2022). Matrix quality determines the strength of habitat loss filtering on bird communities at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 59(11), 2790–2802. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14275>
- del Castillo-Téllez, J. F., & Díaz-Varón, M. (2019). *Diversidad funcional del ensamblaje de aves y su relación con variables del paisaje de seis reservas naturales en Ibagué-Tolima* [Tesis de pregrado, Universidad de Ibagué]. Repositorio Institucional Universidad de Ibagué. <https://hdl.handle.net/20.500.12313/1977>
- Dertien, J. S., & Baldwin, R. F. (2022). Importance of private working lands for the conservation of Neotropical birds on an urban–wilderness gradient. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02200. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02200>
- dos Anjos, L., Menezes-Bochio, G., Reis-Medeiros, H., de Arruda-Almeida B., Arakaki-Lindsey, B. R., Corsini-Calsavara, L., Ribeiro, M. C., & Domingues-Torezan, J. M. (2019). Insights on the functional composition of specialist and generalist birds throughout continuous and fragmented forests. *Ecology and Evolution*, 9(11), 6318–6328. <https://doi.org/10.1002/ece3.5204>



- Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guénard, G., Jombart, T., Legendre, P., & Wagner, H. (2017). *Adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis*. Lyon: R package (Version 0.0-9) [Software]. R Package Documentation. <https://rdrr.io/cran/adespatial/>
- eBird. (2023). *eBird: An online database of bird distribution and abundance* [Web application]. Cornell Lab of Ornithology. <https://www.ebird.org>
- Escobar, M. A. H., Muñoz-Pacheco, C., & Villaseñor, N. R. (2022). Antropización del paisaje y diversidad de especies de aves: el caso de los valles-oasis del Desierto de Atacama. *Idesia (Arica)*, 40(1), 49–57. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292022000100049>
- Esri. (2020). *ArcGIS Desktop* (Version 10.8) [Computer software]. Environmental Systems Research Institute. <https://www.esri.com>
- García-Álvarez, D., & Fuente, M. J. (2011). Estudio comparativo de técnicas de detección de fallos basadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA). *Revista Iberoamericana de Automática e Informática Industrial*, 8(3), 182–195. <https://doi.org/10.1016/j.riai.2011.06.006>
- Hamner, B., & Frasco, M. (2018). *Metrics: Evaluation metrics for machine learning* (Version 0.1.4) [R package]. <https://cran.r-project.org/package=Metrics>
- Hansen, B. D., Fraser, H. S., & Jones, C. S. (2019). Livestock grazing effects on riparian bird breeding behaviour in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 270–271, 93–102. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.016>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A. M., Seabloom, E. W., Van de Waal, D. B., & Ryabov, A. B. (2017). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hilty, S. L., & Brown, W. L. (1986). *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press.
- 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. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Husson, F., Josse, J., Le, S., & Mazet, J. (2013). *FactoMineR: Multivariate exploratory data analysis and data mining with R* (Versión 1.25) [Software]. R package. <https://cran.r-project.org/package=FactoMineR>
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2013). Habitat Loss and fragmentation. In S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2a ed., pp. 50–58). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00399-3>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2020). *factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses* (Versión 1.0.7) [Software]. R package. <https://cran.r-project.org/package=factoextra>
- Katayama, N., Amano, T., Naoe, S., Yamakita, T., Komatsu, I., Takagawa, S., Sato, N., Ueta, M., & Miyashita, T. (2014). Landscape heterogeneity-biodiversity relationship: Effect of range size. *PLoS One*, 9(3), e93359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093359>
- Kattan, G., & Beltran, W. (1999). Altitudinal distribution, habitat use, and abundance of *Grallaria antipittas* in the Central Andes of Colombia. *Bird Conservation International*, 9(3), 271–281. <https://doi.org/10.1017/S0959270900003452>
- Kattan, G., Cadena, G., & Ocampo-Peñuela, N. (2014). *Grallaria milleri*. En L. M. Renjifo, M. F. Gómez, J. Velásquez-Tibatá, A. M. Amaya-Villarreal, G. H. Kattan, J. D. Amaya-Espinel, & J. Burbano-Girón (Eds.), *Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica* (pp. 226–230). Editorial Pontificia Universidad Javeriana; Instituto Alexander von Humboldt.
- Lee, M. B., & Martin, J. A. (2017). Avian species and functional diversity in agricultural landscapes: Does landscape heterogeneity matter? *PLoS ONE*, 12(1), e0170540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170540>
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Li, L., Tietze, D. T., Fritz, A., Basile, M., Lü, Z., & Storch, I. (2022). Beta diversities of grassland birds indicate the importance of pastoralism for nature conservation of the Qinghai–Tibetan plateau. *Frontiers in Conservation Science*, 3, 902887. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2022.902887>
- Losada-Prado, S., Carvajal-Lozano, A., & Molina-Martínez, Y. (2005). Listado de especies de aves de la cuenca del río Coello (Tolima, Colombia). *Biota Colombiana*, 6(1), 101–116.
- Martín-Regalado, C. N. (2019). Detección de especies indicadoras de condiciones de hábitats. En C. E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 223–235). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo; Libermex.
- Maure, L. A., Rodrigues, R. C., Alcântara, Â. V., Adorno, B. F. C. B., Santos, D. L., Abreu, E. L., Tanaka, R. M., Gonçalves, R. M., & Hasui, E. (2018). Functional redundancy in bird community decreases with riparian forest width reduction. *Ecology and Evolution*, 8(21), 10395–10408. <https://doi.org/10.1002/ece3.4448>

- McGarigal, K., & Marks, B. (1995). *FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. <https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-351>
- McGarigal, K., Cushman, S. A., & Ene, E. (2012). *FRAGSTATS v4: Spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps* (Versión 4.2) [Software]. University of Massachusetts. <https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Melo, M. A., da Silva, M. A. G., & Piratelli, A. J. (2020). Improvement of vegetation structure enhances bird functional traits and habitat resilience in an area of ongoing restoration in the Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92(Suppl. 2), e20191241. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020191241>
- Mesa-Fúquen, E., Hernández-Hernández, J. S., & Camperos, J. E. (2021). Uso de modelos lineales generalizados en el conteo de *Leptophasa gibbicarina* (Hemiptera: Tingidae) en palma de aceite. *Revista Colombiana de Entomología*, 47(1), 2–5. <https://doi.org/10.25100/socolen.v47i1.7661>
- Michel, N. L., Whelan, C. J., & Verutes, G. M. (2020). Ecosystem services provided by Neotropical birds. *The Condor: Ornithological Applications*, 122(3), 1–21. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa022>
- Molina-Martínez, Y. G., & Moreno-Palacios, M. (2018). *Estudio técnico y participativo de la biodiversidad aviar del municipio de Ibagué-Tolima, como estrategia para la consolidación del ecoturismo de aves, la conservación de sus hábitats y el desarrollo de procesos de educación ambiental* [Informe final]. Universidad de Ibagué, Colciencias. https://ipt.biodiversidad.co/sib/resource?r=uibague_monitoreoaves
- Molina-Martínez, Y. G., & Moreno-Palacios, M. (2021). *Ibagué, entre alas, colores y cantos. Guía de las aves más buscadas*. Ediciones Unibagué.
- Montes, M. A., & Verhelst, J. C. (2011). Tamaño poblacional y uso de hábitat del perico paramuno (*Leptosittaca branickii*) en la Reserva Natural El Mirador, Génova, Quindío. *Conservación Colombiana*, 14, 38–48.
- Montes-Rojas, A., Delgado-Morales, N. A. J., Escucha, R. S., Siabatto, L. C., & Link, A. (2024). Recovering connectivity through restoration corridors in a fragmented landscape in the magdalena river's valley in Colombia. *Biodiversity and Conservation*, 33, 3171–3185. <https://doi.org/10.1007/s10531-024-02907-9>
- Morelli, F., Benedetti, Y., & Šimová, P. (2018). Landscape metrics as indicators of avian diversity and community measures. *Ecological Indicators*, 90, 132–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.011>
- Moreno-Palacios, M. (2025). *Climatic asynchrony and speciation: the evolution of breeding cycles and its role on population differentiation in neotropical birds* [Tesis de doctorado, Universidad de los Andes]. Repositorio Institucional Universidad de los Andes. <https://repositorio.uniandes.edu.co/entities/publication/80cd0639-2a97-4391-a279-733bfb1bc3557>
- Noh, J. K., Echeverría, C., Gaona, G., Kleemann, J., Koo, H., Fürst, C., & Cuenca, P. (2022). Forest ecosystem fragmentation in Ecuador: Challenges for sustainable land use in the Tropical Andean. *Land*, 11(2), 287. <https://doi.org/10.3390/land11020287>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., ... Weedon, J. (2025). *vegan: Community ecology package* (Versión 2.8-0) [Paquete de software]. CRAN. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Osorio-Méndez, J., & Marín-Gómez, O. (2016). Comportamiento de forrajeo del Azulejo Común (*Thraupis episcopus*) y el Azulejo Palmero (*T. palmarum*) en un área urbana en la Cordillera Central de Colombia. *Boletín SAO*, 25(1–2), 12–16.
- Otavo, S., & Echeverría, C. (2017). Fragmentación progresiva y pérdida de hábitat de bosques naturales en uno de los hotspot mundiales de biodiversidad. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(4), 924–935. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.041>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing* [Computer Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Remeš, V., Remešová, E., Friedman, N. R., Matysioková, B., & Rubáčová, L. (2021). Functional diversity of avian communities increases with canopy height: From individual behavior to continental-scale patterns. *Ecology and Evolution*, 11(17), 11839. <https://doi.org/10.1002/ece3.7952>
- Rengifo, L. M., & Amaya-Villarreal, A. M. (2018). Evolución del riesgo de extinción y estado actual de conservación de las aves de Colombia. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 41(161), 490–510. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.461>
- Restrepo-Angel, J. D., Cárdenas-Rozo, A., Paniagua-Arroyave, J. F., & Jiménez-Segura, L. (2020). Aspectos físicos de la cuenca del río Magdalena, Colombia: geología, hidrología, sedimentos, conectividad, ecosistemas acuáticos e implicaciones para la biota. En L. Jiménez-Segura, & C. A. Lasso (Eds.), *XIX. Peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia: diversidad, conservación y uso sostenible* (pp. 41–83). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.



- Roberts, D. W. (2019). *Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology* (Version 2.0-1) [Software]. R Package. <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- Roncancio-Duque, N. (2021). Effect of landscape modification on primate assemblages of the Magdalena River Valley, Colombia. *Caldasia*, 43(2), 261–273. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v43n2.84845>
- Salas-Correa, A. D., & Mancera-Rodríguez, N. J. (2020). Aves como indicadoras ecológicas de etapas sucesionales en un bosque secundario, Antioquia, Colombia. *Revista Biología Tropical*, 68(1), 23–39. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i1.34913>
- Sánchez-Guzmán, J. N., & Losada-Prado, S. (2019). Condición corporal en aves en dos paisajes del alto valle del Magdalena, Colombia. *Revista de Ciencias*, 23(1). <https://doi.org/10.25100/rc.v23i1.8620>
- Santos, B. A., Alvarado, F., & Morante-Filho, J. C. (2024). Impacts of urbanization on multiple dimensions of bird diversity in Atlantic forest landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 54, e03078. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03078>
- Sanz-Pérez, A., Giral, D., Robleño, I., Bota, G., Milleret, C., Mañosa, S., & Sardà-Palamera, F. (2019). Fallow management increases habitat suitability for endangered steppe bird species through changes in vegetation structure. *Journal of Applied Ecology*, 56(9), 2166–2175. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13450>
- Sarmiento-Garavito, L. P., García-Monroy, J. S., & Carvajal-Cogollo, J. E. (2022). Taxonomic and functional diversity of birds in a rural landscape of high Andean forest, Colombia. *Neotropical Biology and Conservation*, 17(1), 39–57. <https://doi.org/10.3897/neotropical.17.e66096>
- Signorell, A., Aho, K., Alfons, A., Anderegg, N., Aragon, T., Arppe, A., Baddeley, A., Barton, K., Bolker, B., & Borchers, H. W. (2019). *DescTools: Tools for descriptive statistics* (Version 0.99) [Software]. R Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/DescTools/index.html>
- Suárez-Castro, A. F., Oh, R. R. Y., Tulloch, A. I. T., Bonn, A., Fuller, R. A., & Rhodes, J. R. (2024). Landscape structure influences the spatial distribution of urban bird attractiveness. *Landscape Ecology*, 39(8), 149. <https://doi.org/10.1007/s10980-024-01950-9>
- Suárez-Parra, K. V., Cély-Reyes, G. E., & Forero-Ulloa, F. E. (2016). Validación de la metodología Corine Land Cover (CLC) para determinación espacio-temporal de coberturas: caso microcuenca de la quebrada Mecha (Cómbita, Boyacá), Colombia. *Biota Colombiana*, 17(1), 1–15. <https://doi.org/10.21068/c2016v17r01a01>
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167–1179. <https://doi.org/10.2307/1938672>
- ter Braak, C. J. F., & Smilauer, P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination* (Version 4.5). Biometris, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F., & Verdonschot, P. F. M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Science*, 57(3), 255–289. <https://doi.org/10.1007/BF00877430>
- Tu, H. M., Fan, M. W., & Ko, J. C. J. (2020). Different habitat types affect bird richness and evenness. *Scientific Reports*, 10, 1221. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58202-4>
- Vaccaro, A. S., & Bellocq, M. I. (2019). Diversidad taxonómica y funcional de aves: Diferencias entre hábitats antrópicos en un bosque subtropical. *Ecología Austral*, 29(3), 391–404. <https://doi.org/10.25260/ea.19.29.3.0.873>
- Villamizar-Soto, D., López-Delgado, E. O., & Losada-Prado, S. (2021). Variación del canto de *Myiothlypis fulvicauda* (Parulidae) en ambientes naturales de Ibagué (Tolima, Colombia). *Revista Mutis*, 11(2), 22–32. <https://doi.org/10.21789/22561498.1733>
- Wenny, D. G., DeVault, T. L., Johnson, M. D., Kelly, D., Sekercioglu, C. H., Tomback, D. F., & Whelan, C. J. (2011). The need to quantify ecosystem services provided by birds. *The Auk*, 128(1), 1–14. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10248>
- Wu, Z., Zhang, S., Liu, M., Wu, Z., Hu, X., & Lin, S. (2024). Impact of forest landscape patterns on ecological quality in coastal cities of Fujian, China, from 2000 to 2020. *Forests*, 15(11), 1925. <https://doi.org/10.3390/f15111925>
- Xu, J., Ling, Y., Sun, Y., Jiang, Y., Shen, R., & Wang, Y. (2024). How do different processes of habitat fragmentation affect habitat quality? – Evidence from China. *Ecological Indicators*, 160, 111880. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111880>
- Xu, Y., Wu, Z., Liu, X., Han, Q., Liu, P., Wang, D., & Wang, J. (2024). Patch shape, connectivity and functional groups moderate the responses of bird diversity to agricultural diversification — A meta-analysis. *Global Ecology and Conservation*, 55, e03204. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03204>
- Yan, Y., Jarvie, S., Zhang, Q., Zhang, S., Han, P., Liu, Q., & Liu, P. (2021). Small patches are hotspots for biodiversity conservation in fragmented landscapes. *Ecological Indicators*, 130, 108086. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108086>
- Yu, J., Yan, Y., Wang, G., & Zhang, Q. (2024). Habitat fragmentation reduced plant functional diversity in the agro-pastoral ecotone of Inner Mongolia. *Ecological Indicators*, 169, 112975. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112975>