

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

ESCUELA DE POSGRADO

**Diversidad funcional y filogenética de las aves en un gradiente de intensificación de
usos de suelo predominantes en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca,
Costa Rica**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la Escuela de Posgrado
como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Yennifer Lorena Hoyos Cazulú

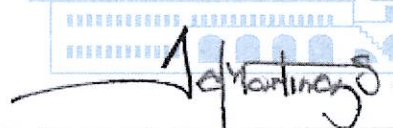
Turrialba, Costa Rica

2025

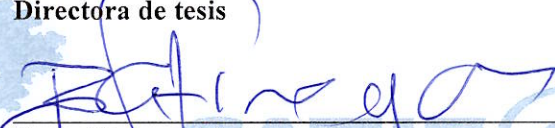
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



Alejandra Martínez – Salinas, Ph.D.
Directora de tesis



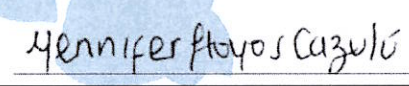
Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Sergio Vilchez Mendoza, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Alfredo Zamarripa Colmenero, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado



Yennifer Lorena Hoyos Cazulú
Candidata

DEDICATORIA

Para todos los soles del hogar:

Dalia, Juan Pablo, Luz Victoria y Lorena.

A mi más amado presente.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco haber vivido el sueño de formarme en el Catie y haberlo logrado junto a mi familia. Los diferentes retos académicos y las noches largas de crianza se vieron compensados por su amor, las palabras constantes de motivación y el esfuerzo colectivo para lograrlo.

Agradezco a la Red Latinoamericana de Bosques Modelo, presidida por Roger Villalobos, quien me dio la oportunidad de realizar esta maestría, al otorgar una de las becas del proyecto Climate-IMFN, con fondos provenientes de Recursos Naturales Canadá.

Agradezco a la Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos y la Escuela de Posgrado por liberarme de las preocupaciones económicas en la etapa final de mi tesis.

Gracias al Programa Monitoreo de Aves, a sus múltiples donantes y colaboradores. La información generada a partir de su gran esfuerzo permitió la realización esta investigación.

Agradezco especialmente a mi directora de tesis, Alejandra Martínez-Salinas, por la confianza depositada en mí desde el primer momento, por toda su comprensión y humanidad, por los abrazos y las palabras de motivación en cada encuentro y por dedicar un tiempo considerable durante su acompañamiento. Su integridad es inspiradora y por eso le guardo gran admiración y cariño.

Agradezco a los demás miembros de mi comité, Sergio Vélchez-Mendoza y Bryan Finegan, quienes también orientaron mi proceso de investigación con su conocimiento, ideas y las inquietudes planteadas para profundizar. Gracias a Sergio por su acompañamiento durante la fase de procesamiento y análisis de la información y por su motivación durante esta etapa.

Con cariño, agradezco a Mónica Arias, quien, sin ser parte formal de mi comité, aportó con su conocimiento y experiencia a esta investigación. Gracias por estar siempre tan pendiente, por todo el tiempo dedicado para comprender y analizar los resultados y por las discusiones generadas a partir de ello. Gracias por su amistad incondicional.

Agradezco a la familia Carrera Rengifo. Gracias por recibirnos como en casa en cuanto llegamos al Catie, por su cercanía y amistad.

Gracias a la comunidad que nos cobijó a lo largo de estos dos años. El tiempo compartido con “los niños del *play*” y sus familias nos mostraron este balance entre la vida académica/científica y personal. Estuvimos rodeados de familias muy lindas que dedican tiempo de calidad a sus hijos en una crianza compartida por papás y mamás. Gracias por ser también un referente de crianza para nuestra Dalita. Especialmente agradezco a Tea, Sam y Nora y a Mónica, Charles, Sofía y Valentín. Gracias por buscar siempre la manera de compartir, por estar tan pendientes de nosotros y por su incondicionalidad. Esperamos que la vida nos vuelva a reunir.

Gracias a mis compañeros de la promoción 2024-2025 por compartir un pedazo de su corazón con la riqueza de su cultura. Aún nos estamos secando las lágrimas al recordar el primer cumpleaños de Dalita. Finalmente, agradezco al personal del Catie en sus múltiples dependencias. Estar inmersos en este maravilloso lugar y, además, rodeados de sus caras amables en la cotidianidad nos han regalado una gran experiencia en Costa Rica.

ÍNDICE DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
METODOLOGÍA	4
Área de estudio	4
Descripción usos de suelo	4
Colecta de datos	5
Diversidad funcional	6
<i>Determinación de grupos funcionales</i>	8
<i>Índices de diversidad funcional</i>	8
Diversidad filogenética	8
<i>Tamaño del efecto estandarizado y modelos nulos</i>	9
Análisis exploratorios	9
Análisis estadísticos	10
RESULTADOS	11
Caracterización de la comunidad de aves	11
Comparaciones generales entre usos de suelo	14
Patrones intra e interanuales de la diversidad funcional y filogenética	19
<i>Diversidad funcional</i>	19
- <i>Abundancias de grupos funcionales</i>	19
- <i>Medias ponderadas de la comunidad (CWM)</i>	22
- <i>Índices multirasgo multidimensionales</i>	27
<i>Diversidad filogenética</i>	30
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIONES	40
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
ANEXOS	51
Análisis exploratorios	51

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Rasgos funcionales empleados en la estimación de la diversidad funcional. Cada rasgo incluye su descripción y la relación ecológica y/o ecosistémica	7
Cuadro 2. Porcentaje de especies compartidas entre usos de suelo.....	11
Cuadro 3. Grupos funcionales identificados con base en los valores de los 13 rasgos funcionales considerados (cuadro 1). En la descripción se incluyen las características distintivas de cada grupo, así como detalles ecológicos tomados de Tobias et al. (2022)	12
Cuadro 4. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo en la abundancia intraanual de cada grupo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional	20
Cuadro 5. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo en la abundancia interanual de cada grupo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal.....	22
Cuadro 6. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de las medias ponderadas intraanuales por cada rasgo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional.....	25
Cuadro 7. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de las medias ponderadas interanuales por cada rasgo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal	27
Cuadro 8. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los índices de diversidad funcional intraanuales. FRic: riqueza funcional, FEve: equidad funcional, FDis: dispersión funcional y FDiv: divergencia funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional.....	28
Cuadro 9. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los índices de diversidad funcional interanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal.....	29
Cuadro 10. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética intraanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional.....	31
Cuadro 11. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética interanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal.....	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del campus y finca del Catie (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)	4
Figura 2. Usos de suelo evaluados: (a) fragmento de bosque (BOSQ), (b) café agroforestal multiestrato (CAAB), (c) cacao agroforestal multiestrato (CAOR), (d) plantación de teca (TECA), (e) plantación de especies mixtas (NRDC), (f) café agroforestal simplificado (CAPO), (g) pasturas con cercas vivas (ESCV) y (h) caña de azúcar (CAAZ).....	5
Figura 3. Ubicación de las 226 especies en el espacio funcional, con base en los valores de los 13 rasgos funcionales considerados (cuadro 1). Los diferentes colores indican diferentes grupos funcionales de aves (GFA) cuyas características son mostradas en el cuadro 2. Los círculos identifican especies migratorias neotropicales, mientras que los asteriscos identifican especies residentes	12
Figura 4. Matriz de correlación que muestra las relaciones entre 24 variables. Del total, 13 corresponden a las medias ponderadas de los rasgos funcionales, 4 a los índices de diversidad funcional, 6 a las métricas de diversidad filogenética (tres observadas y tres de modelos nulos) y 1 a la riqueza de especies. Se muestra únicamente la parte triangular superior de la matriz de correlación. Las correlaciones positivas se muestran en color rojo y las correlaciones negativas en color azul. La intensidad del color es proporcional a los coeficientes de correlación	14
Figura 5. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para las medias ponderadas de la comunidad por cada rasgo funcional (a-m). Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar.....	15
Figura 6. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para las medias ponderadas de la comunidad por cada rasgo funcional (a-m). Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar.....	16
Figura 7. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los índices de diversidad funcional. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar.....	17
Figura 8. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los índices de diversidad funcional. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la	

media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar..... 18

Figura 9. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética. (a) SES.PD: diversidad filogenética, (b) SES.MPD: distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) SES.MNTD: distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar 18

Figura 10. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética. (a) SES.PD: diversidad filogenética, (b) SES.MPD: distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) SES.MNTD: distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar..... 19

Figura 11. Medias marginales de la abundancia intraanual por cada grupo funcional. (a) Reinitas, (b) colibríes y golondrinas, (c) aves tropicales locales y (d) mosqueros. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 4..... 20

Figura 12. Medias marginales de la abundancia interanual por cada grupo funcional. (a) Reinitas, (b) colibríes y golondrinas, (c) aves tropicales y (d) mosqueros. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 5 21

Figura 13. Medias marginales de las medias ponderadas intraanuales de la comunidad de los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 6..... 24

Figura 14. Medias marginales de las medias ponderadas interanuales de la comunidad de los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café

agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 7 26

Figura 15. Medias marginales de los índices de diversidad funcional intraanuales. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 8 28

Figura 16. Medias marginales de los índices de diversidad funcional interanuales. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 8 29

Figura 17. Medias marginales de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética intraanuales. (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 10 30

Figura 18. Medias marginales de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética interanuales. (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 11 32

ÍNDICE DE ACRÓNIMOS

Catie: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

CBVCT: Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca

CWM: medias ponderadas de la comunidad

FDiv: divergencia funcional

FDisp: dispersión funcional

FEve: equidad funcional

FRic: riqueza funcional

GAM: modelos aditivos generalizados

Manova: análisis de varianza multivariado

MNTD: distancia filogenética media entre los taxones más cercanos

MPD: distancia filogenética media entre pares de taxones

PMA: Programa Monitoreo de Aves

SES: tamaño del efecto estandarizado

Diversidad funcional y filogenética de las aves en un gradiente de intensificación de usos de suelo predominantes en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca, Costa Rica

Yennifer Lorena Hoyos Cazulú¹, Sergio Vilchez-Mendoza¹, Bryan Finegan¹, Mónica Arias², Alejandra Martínez-Salinas¹

¹Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (Catie), Turrialba, Costa Rica.

²UMR PHIM, CIRAD, INRAE, Institut Agro, IRD, Université Montpellier, Montpellier, France

RESUMEN

En la actualidad, el cambio en el uso del suelo se considera el principal motor de pérdida de la biodiversidad. Esta tendencia ha suscitado un interés creciente por entender las respuestas de diferentes grupos taxonómicos a la heterogeneidad del paisaje en diferentes escalas, principalmente espaciales. Investigaciones enmarcadas en este tópico han resaltado la importancia de considerar las diferentes dimensiones de la diversidad (taxonómica, funcional y filogenética) como enfoques complementarios que permitan entender los distintos mecanismos que afectan al ensamblaje de las comunidades desde su funcionalidad e historia evolutiva.

A partir de registros de aves de un programa de monitoreo a largo plazo (11 años) establecido en usos de la tierra predominantes del Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVCT), se analizaron los patrones temporales de las comunidades de aves en cuanto a la diversidad funcional y filogenética en un gradiente de intensificación de usos de suelo. Los resultados ratificaron la relevancia de las aproximaciones multifacéticas de la diversidad para comprender la dinámica de las comunidades de aves a través de paisajes heterogéneos puesto que, a pesar de la estabilidad taxonómica previamente encontrada para la mayoría de los usos de suelo evaluados, su funcionalidad e historia filogenética mostraron tendencias intra e interanuales (cambios entre meses y entre años).

Sin embargo, a pesar de las tendencias identificadas, no se encontraron diferencias entre usos de suelo con respecto a las métricas funcionales y filogenéticas analizadas. Esto pudo deberse a que la mayoría de los usos evaluados compartieron especies, lo cual, a su vez, puede ser un reflejo de la conectividad que aún persiste en este paisaje productivo. Finalmente, el análisis de la estructura filogenética mostró una tendencia general hacia el agrupamiento filogenético a partir del cual se infiere que el posible mecanismo operante sobre la mayoría de estas comunidades son los filtros ambientales, tal y como ha sido descrito previamente en comunidades de aves asociadas a paisajes productivos.

Los esfuerzos del monitoreo a largo plazo y sus resultados demuestran que dentro del CBVCT hay espacios, como el campus del Catie y su finca comercial, que permiten conectar hábitats para las aves y que requieren de políticas locales que promuevan la presencia y permanencia de sistemas diversificados dentro del paisaje para garantizar dicha conectividad. Además, es necesario continuar con el monitoreo de las aves para medir la efectividad de las herramientas implementadas y esta evaluación debería integrar indicadores funcionales y filogenéticos que favorezcan medir la funcionalidad y el mantenimiento de opciones a través de la conservación de la historia evolutiva.

PALABRAS CLAVE: paisaje productivo, monitoreo biológico, intensificación agrícola, Centroamérica, filtro ambiental.

ABSTRACT

Currently, land-use change is considered the main driver of biodiversity loss. This trend has generated growing interest in understanding how different taxonomic groups respond to landscape heterogeneity across multiple—primarily spatial—scales. Research framed within this topic has highlighted the importance of considering different dimensions of diversity (taxonomic, functional, and phylogenetic) as complementary approaches that help elucidate the mechanisms shaping community assembly through their functionality and evolutionary history. Using bird records from a long-term monitoring program (11 years) established in the predominant land uses of the Central Talamanca Volcanic Biological Corridor (CBVCT), we analyzed the temporal patterns of bird communities in terms of functional and phylogenetic diversity along a gradient of land-use intensification. The results reaffirmed the importance of multifaceted approaches to diversity for understanding bird community dynamics across heterogeneous landscapes. Despite the previously documented taxonomic stability in most of the evaluated land uses, their functionality and phylogenetic history exhibited both intra-annual and interannual trends (changes across months and years). However, despite the identified trends, no differences were found among land uses in the functional and phylogenetic metrics analyzed. This may be due to most land uses sharing species, which could reflect the connectivity that still persists within this productive landscape. Finally, the analysis of phylogenetic structure showed a general trend toward phylogenetic clustering, from which we infer that environmental filtering is the likely mechanism shaping most of these communities, as previously documented in bird communities associated with productive landscapes. The long-term monitoring efforts and their results demonstrate that within the CBVCT there are areas—such as the Catie campus and its commercial farm—that help connect bird habitats. Local policies should therefore promote the presence and persistence of diversified systems within the landscape to maintain this connectivity. Additionally, continuing bird monitoring is essential to evaluate the effectiveness of implemented measures, and such evaluation should incorporate functional and phylogenetic indicators that enable the assessment of ecosystem functionality and the maintenance of options through the conservation of evolutionary history.

KEY WORDS: productive landscape, biological monitoring, agricultural intensification, Central America, environmental filter.

INTRODUCCIÓN

Los trópicos son considerados de gran importancia por la diversidad biológica que albergan (Harvey *et al.* 2020; OIMT 2021). Las áreas tropicales incluyen países megadiversos, como Brasil, Colombia e Indonesia (Mittermeier *et al.* 1997), que ocupan los primeros lugares con base en el número de especies de grupos de plantas, anfibios, aves y mamíferos (Ceballos y Ehrlich 2006; Brito *et al.* 2009; Zappi *et al.* 2015; Vélez *et al.* 2021). Además, albergan 16 de los 25 *hotspots* de la biodiversidad a nivel global, definidos con base en múltiples criterios, incluido el número de especies endémicas (Myers *et al.* 2000). Las áreas tropicales albergan una alta complejidad de formas de vida, que interactúan directa e indirectamente entre sí y con su entorno (Andresen *et al.* 2018). Dada la complejidad en estas interacciones, conocer la relación entre las especies que ahí habitan, los procesos evolutivos y el funcionamiento de los ecosistemas resulta de gran interés para su conservación a largo plazo (Srivastava *et al.* 2012).

Los patrones de pérdida de la biodiversidad persisten en áreas tropicales del mundo (Dirzo y Raven 2003). En particular, grupos como aves y mamíferos presentan declives en la riqueza de especies en comparación con otras regiones (Dirzo *et al.* 2014). Los principales factores que contribuyen con la permanencia de estos patrones negativos son la sobreexplotación de recursos (Rosser y Mainka 2002), la contaminación del aire, agua y los suelos (Singh *et al.* 2023), el cambio climático (Habibullah *et al.* 2022) y los cambios en el uso del suelo (Foley *et al.* 2005). Investigaciones recientes indican que en la actualidad el principal motor de pérdida de la biodiversidad es el cambio en el uso de suelo (Jaureguiberry *et al.* 2022; Isbell *et al.* 2023), por lo cual hay quienes lo consideran como una problemática que debe ser atendida con mayor urgencia que el cambio climático (Caro *et al.* 2022).

El aumento en la intensidad del uso de la tierra tiene efectos negativos sobre la riqueza y abundancia de diferentes grupos taxonómicos (Zechmeister y Moser 2001; Verhulst *et al.* 2004; Helsen *et al.* 2011; Msuha *et al.* 2012). Sin embargo, cuando los efectos de cambios en el uso del suelo se han evaluado en la estructura funcional y filogenética de las comunidades biológicas las respuestas encontradas han sido variables (Devictor *et al.* 2010; Matuoka *et al.* 2020). Flynn *et al.* (2009) encontraron una disminución significativa en la diversidad funcional de aves y mamíferos con una intensidad creciente del uso de la tierra, pero no fue significativa para las plantas. Del mismo modo, Liu *et al.* (2016) compararon la respuesta taxonómica, funcional y filogenética de las hormigas en dos tipos de hábitat (bosque y plantaciones de caucho). Los autores hallaron una fuerte disminución en la riqueza de especies en las plantaciones en comparación con el bosque, así como comunidades funcionalmente distintas para cada tipo de hábitat; sin embargo, no hubo diferencias significativas entre hábitats a nivel filogenético. A partir de estos resultados, los autores interpretaron que de la reducción de diversidad no necesariamente implica una erosión profunda de la historia evolutiva, sino más bien una homogeneización funcional (en el caso de las plantaciones); es decir, que las especies que sobreviven comparten rasgos similares. Estos resultados demuestran la importancia de considerar las diferentes dimensiones de la diversidad como enfoques complementarios para entender los procesos y dinámicas que reconfiguran las comunidades de plantas y animales a lo largo del tiempo o como respuesta a una perturbación (Van Meerbeek *et al.* 2014).

La degradación de los ecosistemas y la pérdida de la biodiversidad han despertado el interés por entender no solo los patrones de riqueza y abundancia, sino también otras dimensiones de la biodiversidad (Andresen *et al.* 2018). Además, ha llevado a reconocer que no solo las especies son diferentes entre sí, sino que la magnitud de estas diferencias varía dependiendo del conjunto de especies y de los procesos que se busca comprender (Vellend *et al.* 2010). En los últimos 30

años, ha habido un cambio de paradigma y un enfoque más allá de la diversidad taxonómica (Faith 1992; Rodrigues y Gaston 2002; Schleuter *et al.* 2010) en la búsqueda por comprender cómo la aplicación de nuevas métricas de diversidad funcional y filogenética podrían reflejar los distintos mecanismos que afectan al ensamblaje de las comunidades desde su funcionalidad e historia evolutiva, respectivamente (Pavoine y Bonsall 2011).

Incluir otras dimensiones como parte de las estimaciones de la biodiversidad es un enfoque relativamente reciente (Schleuter *et al.* 2010). La diversidad funcional evalúa las funciones que realizan las diferentes especies en los ecosistemas (Tilman 2001) con base en sus rasgos funcionales (Mouchet *et al.* 2010). Un rasgo funcional es cada una de las características morfológicas, fisiológicas, de comportamiento (entre otras), que es posible medir a nivel individual y que se considera están relacionadas con la función que desempeñan las especies en los ecosistemas y la respuesta que pueden tener ante cambios en las condiciones ambientales (Violle *et al.* 2007; Salgado-Negret 2015). De esta manera, la diversidad funcional busca medir el valor, rango y distribución de los rasgos presentes en una comunidad (Tilman 2001). La diversidad filogenética, por otro lado, resalta, a partir de su historia evolutiva, la relevancia de la singularidad taxonómica de las especies dentro de una comunidad (Voskamp *et al.* 2017), centrándose en evaluar la variedad de características que las especies han adquirido a lo largo del tiempo. En ese sentido, cuantifica el grado de diferenciación entre dos o más especies a partir de sus relaciones filogenéticas (Faith 1992). La diversidad filogenética emplea árboles filogenéticos a partir de los cuales se extraen unidades, como longitudes de rama, distancias filogenéticas por pares entre taxones, medidas de aislamiento filogenético o evolutivo u otras medidas de la topología del árbol (Tucker *et al.* 2017). A partir de lo anterior, es posible evaluar las relaciones evolutivas de las especies que integran las comunidades.

Las aves son uno de los grupos taxonómicos más utilizados para entender el efecto de la transformación del paisaje sobre la biodiversidad (Martínez-Salinas y Declerck 2010). Su amplia distribución, gran diversidad, características morfológicas y comportamiento permite una variedad de funciones y la prestación de diversos servicios ecosistémicos, como dispersión de semillas, polinización, depósito de nutrientes, ingeniería de ecosistemas, control biológico de plagas, etc. (Sekercioglu 2006; Whelan *et al.* 2008; Wenny *et al.* 2011); esto despierta el interés por su conservación más allá de su carisma. Los efectos de la conversión de hábitats naturales a antrópicos sobre las aves pueden ser diversos (Luck y Daily 2003; Sekercioglu 2012). Algunos estudios han destacado la reducción en la riqueza de especies a medida que se intensifican las prácticas agrícolas (Gibson *et al.* 2011; Karp *et al.* 2011; Frishkoff *et al.* 2014), lo que puede estar relacionado con una menor disponibilidad de recursos alimenticios consecuencia de la degradación y fragmentación del hábitat y cambios en el uso de la tierra (Newbold *et al.* 2013). Además, se ha encontrado un incremento en la presencia y abundancia de especies asociadas con hábitats abiertos (Frishkoff *et al.* 2019) o comunidades que resultan inalteradas cuando hay una diversificación en los cultivos que les proporciona disponibilidad de alimento (Frishkoff *et al.* 2019; Rocha *et al.* 2019). Esta amalgama de respuestas ante la transformación del paisaje resulta de interés para alternativas que buscan un equilibrio entre la producción de alimentos de manera sostenible y la conservación de la biodiversidad (DeClerck *et al.* 2010).

Recientemente, estudios que han evaluado la respuesta de las comunidades de aves ante cambios en el uso del suelo, además de entender la estructura de las comunidades, han aplicado los enfoques funcionales y filogenéticos (Frishkoff *et al.* 2014; Chapman *et al.* 2018; Sreekar *et al.* 2021; Rurangwa *et al.* 2021; Monge *et al.* 2022). Como principales resultados, se ha encontrado que la estructura funcional y filogenética de las comunidades de aves varía en respuesta al uso

de suelo (Chapman *et al.* 2018) y esta respuesta puede estar relacionada con la estructura vegetal presente en el tipo de cultivo y depender del contexto ambiental (Monge *et al.* 2022; Rurangwa *et al.* 2021). Asimismo, a pesar de que la riqueza de especies puede ser la misma entre diferentes usos de suelo agrícolas, existe un cambio en la composición de la comunidad y se muestra en la disminución de la diversidad filogenética a medida que se intensifican las prácticas (Frishkoff *et al.* 2014). Estos hallazgos resaltan la importancia de abordar las diferentes dimensiones de la diversidad de forma integral para entender la respuesta de las comunidades de aves a los cambios de uso del suelo.

Para comprender mejor la dinámica y tendencias que siguen las comunidades de aves ante cambios naturales y antropogénicos, resulta crucial considerar tanto la escala espacial como temporal, puesto que se ha demostrado que ambas dimensiones tienen un efecto sobre las métricas de diversidad (Leroy *et al.* 2023). Si bien se han llevado a cabo estudios que evalúan el estado de las comunidades de aves con respecto al uso del suelo desde su funcionalidad e historia evolutiva (Chapman *et al.* 2018; Sreekar *et al.* 2021; Rurangwa *et al.* 2021; Monge *et al.* 2022), poco se ha centrado la atención en comprender en ese sentido los patrones que siguen las aves a través del tiempo. Frishkoff *et al.* (2014) buscaron comprender cómo afecta la conversión del hábitat a la dinámica temporal de las aves en Costa Rica desde un enfoque filogenético y revelaron que las aves se enfrentarán a retos a la hora de mantener sus poblaciones en sistemas agropecuarios especialmente en los de mayor intensificación (p. ej., monocultivos), puesto que experimentaron las mayores tasas de extirpación (probabilidad de que una especie no persista de un año al otro en determinado uso de suelo) en sistemas agrícolas diversificados y monocultivos intensivos con respecto a las reservas forestales. Por su parte, estudios temporales intraanuales como el de Jarzyna y Stagge (2023), si bien no se centraron en el nexo comunidades de aves-uso de suelo, encontraron un desacoplamiento estacional en las métricas de diversidad taxonómica y funcional, el cual relacionan con la migración estacional de aves, que genera una redistribución en la ocurrencia y abundancia de especies (Ng *et al.* 2022). Asimismo, Oliveira *et al.* (2023), interesados en conocer el efecto de las aves migratorias sobre la diversidad funcional en el centro-oeste de Brasil, hallaron que las aves migratorias añaden nuevos rasgos funcionales a grupos acuáticos de aves al compararlos con grupos forestales y no forestales, los cuales presentaron una mayor redundancia funcional entre especies migratorias y residentes. Dicho esto, es fundamental conocer los cambios inter e intraanuales de las comunidades de aves, en torno al uso de suelo y desde diferentes enfoques de la diversidad, para informar estrategias de conservación en paisajes productivos.

El presente estudio evalúa la diversidad funcional y filogenética de las comunidades de aves monitoreadas durante 11 años por el Programa Monitoreo de Aves (2008-2018), en un gradiente de usos de suelo en el Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca de Costa Rica. Para ello, se plantean las siguientes preguntas de investigación: ¿Cómo difieren los patrones inter e intraanuales de la diversidad funcional y filogenética de las comunidades de aves? ¿Estas diferencias dependen del tipo de uso de suelo?

METODOLOGÍA

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo con base en los registros de aves tomados por el Programa Monitoreo de Aves (PMA), entre los años 2008 y 2018, en el campus y finca del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (Catie). El Catie se ubica en el cantón de Turrialba, provincia de Cartago, Costa Rica; en las coordenadas 9° 53' 29" N y 83° 39' 11" O (figura 1). Cuenta con un área de 1036 ha y se encuentra a 610 m s. n. m. De acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1978), la finca del Catie corresponde a un bosque muy húmedo premontano. Los registros de la estación meteorológica del Catie (no publicados) indican que la temperatura promedio anual es de 22 °C y la humedad relativa corresponde al 87 %. La precipitación media anual es de 2,639 mm y es de tipo unimodal, con una época seca hacia los meses de febrero, marzo y abril y una época lluviosa entre mayo y enero.

El Catie se encuentra ubicado dentro del Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVCT) y su paisaje integra doce usos de suelo, entre los cuales destacan los bosques, plantaciones forestales, pasturas, café y caña de azúcar, que a su vez son representativos de los usos de suelo del corredor (Amante 2020).

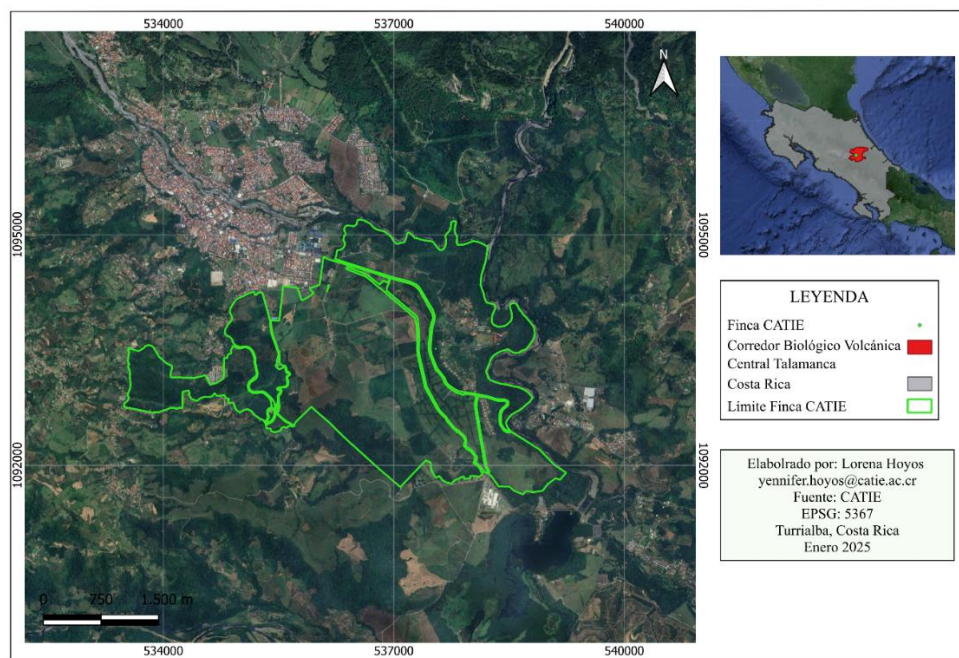


Figura 1. Ubicación del campus y finca del Catie (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)

Descripción usos de suelo

Los registros de aves tomados por el PMA son resultado del monitoreo en ocho diferentes usos de suelo ubicados a lo largo de un gradiente de complejidad estructural, desde un fragmento de bosque secundario maduro hasta un monocultivo simplificado (figura 2). Estos usos del suelo incluyen: (1) bosque secundario maduro bien conservado (BOSQ); (2) un sistema agroforestal de café de múltiples estratos asociado con poró (*Erythrina poeppigiana*) y laurel (*Cordia alliodora*) (CAAB); (3) un café agroforestal simplificado exclusivamente asociado con poró

(CAPO); (4) un sistema agroforestal de cacao (*Theobroma cacao*) de múltiples estratos asociado con laurel y plátano (*Musaceae sp.*) (CAOR); (5) tierras de pastoreo rodeadas de cercas vivas que incluían 300 m lineales de *Inga spp.* y dos especies de poró (*E. poeppigiana* y *E. fusca*) (ESCV); (6) caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) (CAAZ); (7) una plantación forestal de especies mixtas que incluye *Vochysia ferruginea*, *Eucalyptus sp.*, *Cedrela sp.* (NRDC); y (8) una plantación pura de teca (*Tectona grandis*) (TECA).

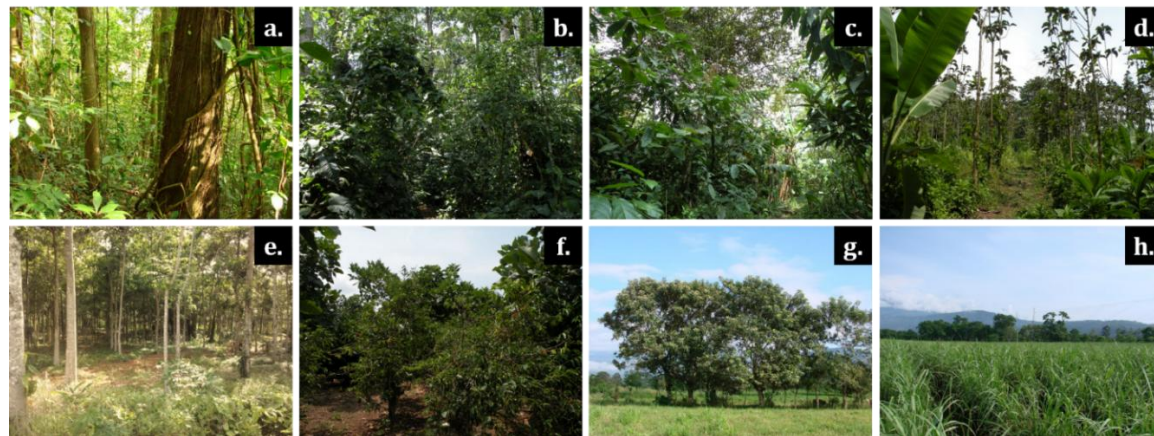


Figura 2. Usos de suelo evaluados: (a) fragmento de bosque (BOSQ), (b) café agroforestal multiestrato (CAAB), (c) cacao agroforestal multiestrato (CAOR), (d) plantación de teca (TECA), (e) plantación de especies mixtas (NRDC), (f) café agroforestal simplificado (CAPO), (g) pasturas con cercas vivas (ESCV) y (h) caña de azúcar (CAAZ)

Colecta de datos

Los registros de aves fueron tomados entre los años 2008 al 2018 en estaciones permanentes de captura con redes de niebla, las cuales se establecieron desde enero del 2008 en todos los usos de suelo, excepto en NRDC y TECA, donde se establecieron en 2011. En cada uso de suelo, se utilizaron 10 redes de niebla, que siguieron protocolos y dimensiones estándar para aves passeriformes (Ralph *et al.* 1993). Según el uso de suelo, la distancia entre redes varió entre 5 y 20 m.

El funcionamiento de las estaciones se mantuvo entre las 05:00 y las 09:00 horas, con revisiones de las redes cada 40 minutos. Las horas de apertura y cierre variaron ± 30 minutos en función de las condiciones meteorológicas y de la estación; todas las variaciones relativas al esfuerzo de muestreo fueron registradas.

Durante cada ronda de revisión de las redes, las aves capturadas se extrajeron de las redes y se colocaron en bolsas de tela individuales para reducir el estrés debido a la manipulación. Posteriormente, se llevaron a las estaciones de procesamiento. Todas las aves capturadas excepto los colibríes y las especies grandes, para las que no se disponía de tamaños de anillo apropiados, fueron anilladas utilizando anillos de aluminio numerados. Para las aves residentes, se emplearon anillos de la Asociación Ornitológica de Costa Rica (AOCR) y, para las migratorias, anillos del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS).

Los procedimientos de captura y manejo cumplieron con las normas y regulaciones nacionales (pasaporte científico de Costa Rica #04541) e internacionales (protocolo IACUC #2012-20). Los registros tomados de capturas y recapturas fueron incluidos en una base de datos, la cual relaciona a las especies y sus abundancias, por uso de suelo, mes a mes, a lo largo de los once años.

Diversidad funcional

Para las 226 especies registradas, se compiló una matriz de 13 rasgos funcionales (cuadro 1). Los rasgos morfométricos se extrajeron de la base de datos AVONET y son considerados relevantes por su relación bien establecida con la dieta, dispersión y locomoción de las aves (Tobias *et al.* 2022).

Los rasgos ecológicos, asociados con la sensibilidad a la temperatura, fueron obtenidos de la siguiente manera. Inicialmente, se descargaron todos los registros de ocurrencia de cada una de las 226 especies para la región mesoamericana, a partir del portal de GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*). Los registros se obtuvieron entre el 20 y 24 de junio del 2025, utilizando el programa *R* y el paquete “*rgbif*” (Chamberlain y Boettiger, 2017). Se aplicaron los siguientes filtros para su descarga: únicamente registros con coordenadas, sin ocurrencias duplicadas, sin errores de georreferenciación y/o proyección, únicamente observaciones humanas, únicamente registros de presencia, observaciones entre el 2008 y 2018 y restringidos a Costa Rica, Nicaragua, Honduras, México, El Salvador, Belice, Guatemala y Panamá.

Además, se obtuvo una capa ráster de la temperatura media anual (TMA, °C) de Chelsa (Chelsa-Bio1), que tiene una resolución espacial de aproximadamente 1 km en el ecuador (Karger *et al.*, 2017). Posteriormente, se obtuvo la TMA de cada ocurrencia a partir de la superposición de las ocurrencias de GBIF y la capa ráster de TMA. La amplitud del nicho térmico de cada especie correspondió a la diferencia entre la TMA mínima y máxima de sus registros de ocurrencia, mientras que el óptimo térmico correspondió al valor medio de la TMA para cada especie. En ambos casos, se consideró solo el cuantil central del 95 % de los datos para así excluir los valores climáticos extremos.

Cuadro 1. Rasgos funcionales empleados en la estimación de la diversidad funcional. Cada rasgo incluye su descripción y la relación ecológica y/o ecosistémica

Tipo de rasgo	Rasgo funcional	Descripción	Relación ecológica y/o ecosistémica
Morfométrico	Índice de Kipp	Longitud desde la pluma primaria más larga hasta la pluma secundaria más larga.	Los rasgos del complejo vuelo relacionan las dimensiones de las plumas con la aerodinámica, eficiencia de vuelo, capacidad de dispersión y el comportamiento migratorio de las aves. Estas medidas a su vez pueden llegar a predecir el sustrato de alimentación, la estrategia de caza y el tipo hábitat empleado por las aves.
	Secundaria1	Longitud desde la articulación carpal (pliegue del ala) hasta la punta de la primera secundaria, es decir, la secundaria más externa adyacente a la pluma primaria más interna. Equivale aproximadamente a la longitud del ala menos el índice de Kipp (medida en un ala completamente plegada y plana).	
	Hand Wing Index (HWI)	$100 \cdot DK/Lw$, donde DK es el índice de Kipp y Lw es la longitud del ala (es decir, el índice de Kipp corregido por el tamaño del ala).	
	Longitud de la cola	Distancia entre la punta de la rectriz más larga y el punto en el que las dos rectrices centrales sobresalen de la piel, medida normalmente con una regla insertada entre las dos rectrices centrales.	
	Longitud del ala	Longitud desde la articulación carpal (pliegue del ala) hasta la punta de la primaria más larga del ala no aplanada.	
	Longitud del pico (culmen)	Longitud desde la punta del pico hasta la base del cráneo.	Los rasgos del complejo pico (longitud, alto y ancho) están relacionados con la selección de alimentos por tamaño y tipo, lo que a su vez podría sugerir el posible rol de las especies en procesos ecológicos clave, como dispersión de semillas, polinización, control de plagas y depredación de invertebrados.
	Longitud del pico (narinas)	Longitud desde el borde anterior de las narinas hasta la punta del pico.	
	Ancho del pico	Anchura del pico en el borde anterior de las narinas.	
	Alto del pico	Altura del pico en el borde anterior de las narinas.	
	Longitud del tarso	Longitud del tarso desde la hendidura posterior entre la tibia y el tarso, hasta el final de la última escama del acrotarsio (en el pliegue de la pata).	Se relaciona con el estrato de alimentación y a su vez es un indicador del tamaño corporal de las aves.
	Masa corporal	Masa corporal media de la especie (incorporando la de machos y hembras).	Influencia el flujo de energía en el ecosistema, la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo, longevidad y el tamaño del área de acción.
Ecológico	Óptimo térmico	Temperatura media anual de ocurrencia de una especie.	Potencial indicador de los efectos del aumento de la temperatura.
	Amplitud del nicho térmico	Diferencia entre la temperatura media anual de ocurrencia de una especie mínima y máxima.	

*Elaboración con base en Luck *et al.* (2012), Salgado-Negret (2015), Tobias *et al.* (2022) y Finegan *et al.* (2024).

Determinación de grupos funcionales

Los análisis para la identificación de grupos funcionales se llevaron a cabo en el *programa R*. De acuerdo con las diferentes escalas y unidades de medida de los rasgos, la matriz de rasgos funcionales fue normalizada mediante un escalamiento mínimo-máximo, que transforma los valores a un rango entre 0 y 1, lo cual les otorga la misma importancia. Tras la estandarización de los rasgos, se construyó un dendrograma mediante un análisis de conglomerados jerárquicos. Se empleó el método de Ward como criterio de encadenamiento y la distancia Euclídea como medida de distancia. La función para realizar la agrupación fue “hclust” (paquete “stats”) (R Core Team 2024).

Tras la identificación de los grupos funcionales, se aplicó un análisis de varianza multivariado (Manova) y la prueba múltiple de diferencias de medias entre grupos de Hotelling-Lawley, para evidenciar diferencias significativas a partir de los valores promedio de los rasgos de cada grupo funcional (Casanoves *et al.* 2011). Estas comparaciones se realizaron mediante los paquetes “emmeans” (Lenth 2024) y “car” (Fox y Weisberg 2019). La caracterización de grupos funcionales incluyó, además, un análisis de componentes principales (PCA), para visualizar la ubicación de las especies en el espacio funcional de acuerdo con los valores de sus rasgos. La función para realizar el PCA fue “prcomp” (paquete “stats”) (R Core Team 2024).

Finalmente, se estimaron las abundancias de cada grupo funcional. Para ello, únicamente se consideraron los individuos nuevos; es decir, los registros de recaptura fueron excluidos de los análisis. Este tratamiento de los datos se aplicó de manera consistente en todos los análisis presentados a continuación.

Índices de diversidad funcional

A partir de la matriz de rasgos funcionales y junto a la matriz de especies y abundancias, generada a partir de los registros de capturas, se determinaron cuatro índices multirasgo multidimensionales: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv), y la dispersión funcional (FDisp). Además, se calculó la media ponderada de la comunidad (CWM) para cada rasgo funcional.

Con respecto a los índices, FRic mide la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad (Mason *et al.* 2005); FEve y FDiv toman en cuenta las abundancias relativas de las especies (Villéger *et al.* 2008), la primera refleja la distribución de estas en el espacio funcional y la segunda es una medida de similitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad (Mason *et al.* 2005); mientras que FDisp es la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio funcional (Lalibertée y Legendre 2010).

Finalmente, la media ponderada de la comunidad considera la abundancia relativa de las especies para representar el valor esperado de un rasgo en una muestra (Garnier *et al.* 2004). Todos los índices fueron calculados para cada una de las comunidades de aves, que constituyeron una combinación del uso de suelo, mes y año, utilizando el *programa R* mediante el paquete “FD” (Lalibertée *et al.* 2014).

Diversidad filogenética

Se obtuvieron 1000 árboles filogenéticos de BirdTree (<http://birdtree.org/>) (Jetz *et al.*, 2012), basados en la filogenia de Ericson (Ericson *et al.* 2006), para el subconjunto de las 226 especies registradas en este estudio. La decisión respecto al número de árboles, además de considerar otros estudios que han aplicado la misma metodología (Rurangwa *et al.* 2021), siguió las recomendaciones de Rubolini *et al.* (2015), quienes demostraron que la precisión de los modelos

que incorporan corrección por relaciones filogenéticas (p. ej., PGLS) mejora al incorporar un mayor número de árboles alternativos, pero que, a partir de aproximadamente 1000 árboles, el aumento en precisión es mínimo. Aunado a esto, estudios previos han demostrado que las topologías de que Hackett y Ericson están altamente correlacionadas (Rabosky *et al.* 2015; McClure *et al.* 2023), por lo que pueden usarse indistintamente.

Posteriormente, mediante el *programa Geneious Prime*, los 1000 árboles fueron reducidos a un único árbol con el mayor soporte filogenético posible (árbol consenso). A partir del árbol consenso, se calculó el índice filogenético PD de Faith, la distancia filogenética media entre pares de taxones (MPD) y la distancia filogenética media entre los taxones más cercanos (MNTD).

La primera de estas métricas cuantifica la diversidad filogenética total presente en un ensamblaje (i.e. riqueza filogenética), mientras que las dos últimas corresponden a métricas de divergencia filogenética. Por lo tanto, determinan cuán diferentes, en promedio, son los taxones en un ensamblaje (Tucker *et al.* 2017). Tucker *et al.* (2017) sugieren seleccionar estas métricas dada su facilidad de interpretación y su precedencia en la bibliografía (Frishkoff *et al.* 2014; Chapman *et al.* 2018; Sreekar *et al.* 2021; Rurangwa *et al.* 2021; Monge *et al.* 2022). Estos índices fueron calculados en el *programa R* mediante el paquete “picante” (Kembel *et al.* 2010) para cada una de las comunidades de aves, que constituyeron una combinación del uso de suelo, mes y año.

Tamaño del efecto estandarizado y modelos nulos

Debido a que la riqueza de especies puede influir en las métricas de diversidad filogenética, se aplicó un enfoque basado en modelos nulos para evaluar si las comunidades de aves presentaban un patrón de agrupamiento o sobredispersión filogenética (Webb *et al.* 2002; Van Meerbeek, 2014). Para ello, se generaron 999 comunidades aleatorias (Sreekar *et al.* 2021) mediante el reordenamiento aleatorio de las especies y manteniendo a su vez la estructura del árbol. A partir de estas comunidades nulas, se calcularon los valores esperados para cada métrica de diversidad filogenética (PD, MPD y MNTD) y su desviación estándar.

Posteriormente, se determinó el tamaño del efecto estandarizado (SES) para las tres métricas de diversidad filogenética calculando la diferencia entre el valor observado y el valor medio de las comunidades nulas y dividiendo el valor obtenido por la desviación estándar de las comunidades nulas (paquete “picante”, Kembel *et al.* 2010). Valores SES positivos indican que la comunidad de aves está filogenéticamente dispersa, mientras que los valores negativos indican que está filogenéticamente agrupada, en relación con las comunidades aleatorias. Valores entre -1,96 y 1,96 indican que la estructura filogenética de la comunidad observada no difiere significativamente de la de las comunidades aleatorias (Webb *et al.*, 2002). Este enfoque permite evaluar si las comunidades están estructuradas por procesos ecológicos como la competencia o el filtrado ambiental, más allá del simple efecto de la riqueza de especies.

Análisis exploratorios

Todas las variables fueron graficadas para visualizar las tendencias por uso de suelo a través de los meses y los años. Tras su visualización, se observó que algunas variables presentaron tendencias similares, por lo que se evaluó su relación mediante el coeficiente de correlación de Pearson. Los resultados se representaron a través de una matriz de correlación, haciendo uso del paquete “corrplot” (Wei *et al.* 2024) del *programa R*.

Análisis estadísticos

Para evaluar los patrones intra e interanuales de la diversidad funcional y filogenética (abundancias por grupo funcional, CWM, FRic, FEve, FDiv, FDisp, SES.PD, SES.MPD, SES.MNTD) e identificar tendencias entre usos de suelo, se ajustaron modelos aditivos generalizados (GAM) declarando como efecto aleatorio los usos de suelo, para controlar la correlación entre ellos, y esfuerzo de muestreo, mes y año como efectos fijos. Para modelar los efectos no lineales del mes y año y la correlación temporal con estacionalidad, se incluyeron suavizados (P-splines) por cada uso de suelo, mientras que el esfuerzo de muestreo fue incluido como una covariable lineal. Los efectos se consideraron significativos cuando $P < 0.05$. Los análisis se realizaron en el *programa R* mediante el paquete ‘mgcv’ (Wood *et al.* 2016). Para visualizar la tendencia estacional y temporal ajustada de las variables respuesta en cada uso de suelo, se determinaron las medias marginales, fijando un esfuerzo de muestreo de 4 horas (en promedio el esfuerzo fue de 3.4 horas).

RESULTADOS

Caracterización de la comunidad de aves

La comunidad de aves estuvo constituida por 226 especies, distribuidas en 33 familias y 150 géneros. Las familias *Tyrannidae* (36), *Parulidae* (28) y *Thraupidae* (22) aglutinaron el mayor número de especies; mientras que los géneros *Amazilia* (*Trochilidae*), *Volatinia* y *Sporophila* (*Thraupidae*) fueron dominantes con 1526, 992 y 949 registros, respectivamente. El 81 % de las especies capturadas correspondió a residentes, mientras que el 19 % restante fueron migratorias neotropicales. A nivel de uso de suelo, las familias dominantes fueron Trochilidae en BOSQ (47.3 %), CAOR (44.3 %), TECA (43 %), NRDC (35.8 %) y CAAB (26.8 %) y Thraupidae en CAAZ (50 %), ESCV (45.8 %) y CAPO (28.1 %).

Todos los usos de suelo compartieron especies (cuadro 2) y en los usos de suelo agroforestales hubo el mayor traslape. Entre CAAB y CAOR y entre CAOR y CAPO, se registraron 82 especies en común (55.78 y 51.25 %, respectivamente). Los usos de suelo CAPO y ESCV compartieron 79 especies (50 %), mientras que en los usos de suelo con la estructura vertical más simple (ESCV y CAAZ) hubo un traslape de 54 especies (44.26 %). A su vez, estos usos de suelo presentaron el menor porcentaje de especies en común al contrastarlos con el uso de suelo BOSQ (15.86 y 11.11 %, respectivamente).

Cuadro 2. Porcentaje de especies compartidas entre usos de suelo

	BOSQ	CAAB	CAOR	TECA	NRDC	CAPO	ESCV	CAAZ
BOSQ								
CAAB	37.98							
CAOR	35.16	55.78						
TECA	31.18	40.16	41.80					
NRDC	24.27	38.35	39.84	39.13				
CAPO	23.23	48.80	51.25	35.46	38.73			
ESCV	15.86	34.13	36.88	25.37	35.94	50.00		
CAAZ	11.11	25.68	23.13	26.21	27.10	34.46	44.26	

Con base en los 13 rasgos seleccionados (cuadro 1) se identificaron cinco grupos funcionales que aglutinan especies con características similares (figura 3, cuadro 3).

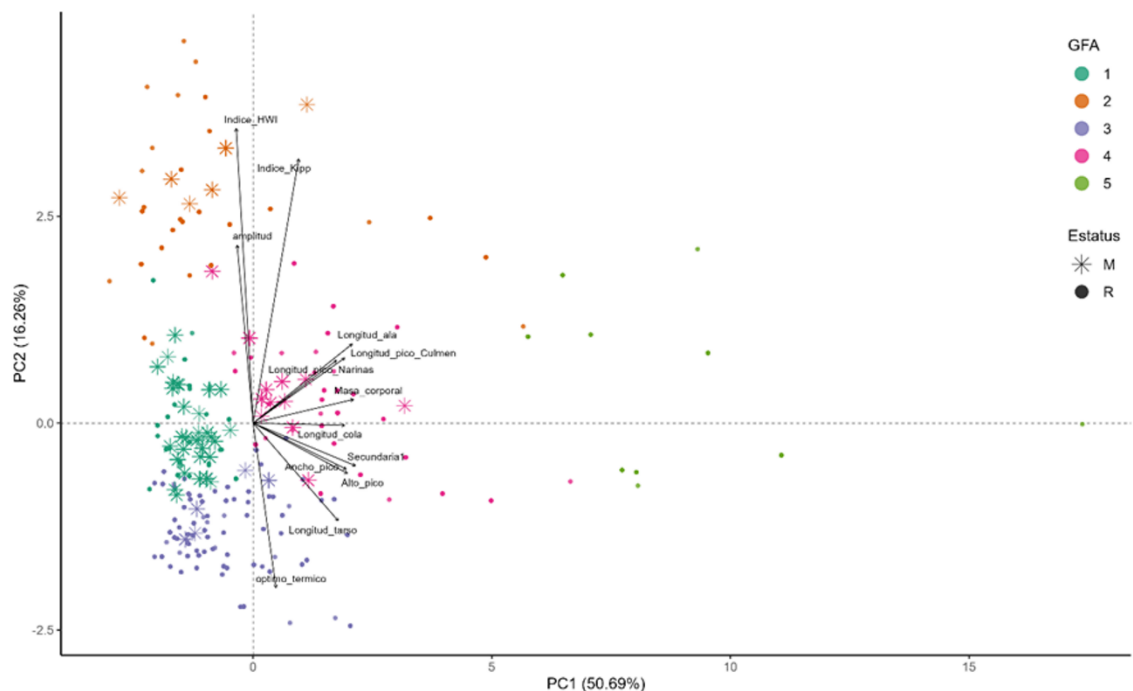







Figura 3. Ubicación de las 226 especies en el espacio funcional, con base en los valores de los 13 rasgos funcionales considerados (cuadro 1). Los diferentes colores indican diferentes grupos funcionales de aves (GFA) cuyas características son mostradas en el cuadro 2. Los círculos identifican especies migratorias neotropicales, mientras que los asteriscos identifican especies residentes

Cuadro 3. Grupos funcionales identificados con base en los valores de los 13 rasgos funcionales considerados (cuadro 1). En la descripción se incluyen las características distintivas de cada grupo, así como detalles ecológicos tomados de Tobias et al. (2022)

GRUPO FUNCIONAL	NOMBRE ASIGNADO	DESCRIPCIÓN
GF1 	Reinitas	Aves pequeñas de pico corto, con mayor amplitud del nicho térmico: Menor longitud de pico, alas, cola, masa corporal y mayor amplitud del nicho térmico. La mayoría de sus integrantes pertenecen a las familias Parulidae (40 %) y Tyrannidae (26 %). Incluye invertívoros (77 %), granívoros (9 %) y frugívoros (9%). Son en su mayoría especies migratorias (61 %), de hábitat denso (56 %) y pertenecientes al bosque (68 %).
GF2 	Colibríes y golondrinas	Aves pequeñas de pico largo y delgado, adaptadas para el vuelo sostenido: Menores dimensiones del ancho y alto de pico, longitud tarso y secundaria I. Mayor HWI, alto índice de Kipp. La mayoría de sus integrantes pertenecen a las familias Trochilidae (62 %) e Hirundinidae (23 %). Incluye nectarívoros (62 %) e invertívoros (29 %). Son en su mayoría especies sedentarias (73 %), de hábitat denso (47 %), pertenecientes al bosque (59 %) y de un estilo de vida aéreo (82 %).
GF3 	Aves tropicales locales	Aves pequeñas de pico robusto, con menor capacidad de vuelo: Dentro de las aves pequeñas, este grupo tiene el pico más ancho y alto. Tienen el menor HWI e índice de Kipp. Un alto óptimo térmico y la menor amplitud del nicho térmico. La mayoría de sus integrantes pertenecen a las familias Thraupidae (20 %), Tyrannidae (13 %) y Troglodytidae (11 %). Incluye invertívoros (66 %), frugívoros (12 %) y granívoros (11 %). Son en su mayoría especies sedentarias (88 %), de hábitat semiabierto (50 %) y pertenecientes al bosque (67 %).
GF4 	Mosqueros	Aves de tamaño medio: Segundo grupo con valores más altos de longitud pico culmen, ancho pico, alto pico, longitud tarso, longitud ala, secundaria I, HWI, longitud cola y masa corporal. La mayoría de sus integrantes pertenecen a las familias Tyrannidae (21 %), Turdidae (14 %) y Fumariidae (12 %). Son en su mayoría especies de bosque (63 %), de hábitat denso (56 %), sedentarias (63 %) e incluyen invertívoros (63 %) y omnívoros (21 %).
GF5 	Aves grandes	Aves grandes con mayor óptimo térmico: Mayores dimensiones de pico, alas, patas, cola y masa corporal. Mayor óptimo térmico y baja amplitud del nicho térmico. La mayoría de sus integrantes pertenecen a las familias Ramphastidae (20 %), Ardeidae (20 %) e Icteridae (20 %). Incluyen omnívoros (50 %) y frugívoros (30 %). Son en su mayoría especies sedentarias (90 %), de hábitat denso (50 %) y abierto (40 %) y al menos la mitad pertenecen al bosque (50 %).

Los resultados de los análisis exploratorios intra e interanuales de las variables respuesta permitieron observar posibles diferenciaciones entre usos de suelo, patrones estacionales y tendencias temporales. Estos reflejaron que un grupo de métricas (las variables de CWM longitud pico-culmen, longitud pico-narinas, índice de Kipp y Hand-Wing Index) están asociadas con valores altos en usos de suelo como BOSQ, CAAB y CAOR y valores bajos en ESCV y CAAZ y, por el contrario, otro grupo de métricas (las variables de CWM ancho pico, alto pico, longitud tarso y secundaria 1) tiende a presentar valores altos en ESCV y CAAZ y valores por debajo del promedio en BOSQ, NRDC y CAPO.

Se determinó el grado de correlación existente entre ellas mediante una matriz de correlación (figura 4). Las variables de CWM longitud pico-culmen, longitud pico-narinas, índice de Kipp, Hand-Wing Index, así como FDis, SES.PD, SES.MPD y SES.MNTD se correlacionaron positivamente entre ellas (r entre 0.3 y 1.0), así como las variables de CWM ancho pico, alto pico, longitud tarso, longitud ala, secundaria1, longitud cola y masa corporal (r entre 0.3 y 0.8). Por otra parte, FEve y FDiv presentaron correlaciones tanto positivas como negativas débiles respecto a todas las demás variables (r entre -0.3 y 0.2), mientras que las variables de CWM óptimo térmico y amplitud del nicho térmico mostraron una correlación negativa moderada entre ellas ($r = -0.6$).

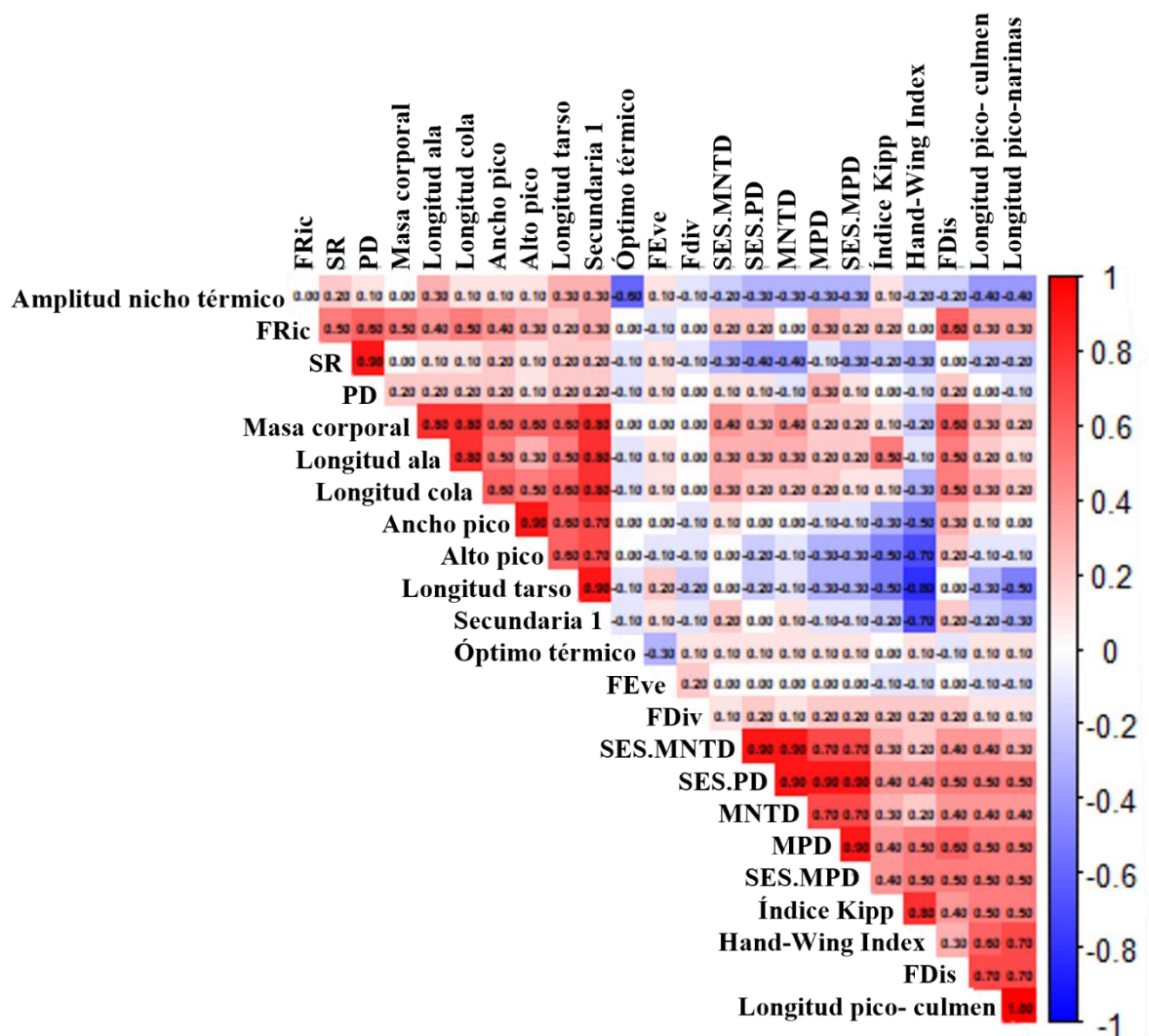


Figura 4. Matriz de correlación que muestra las relaciones entre 24 variables. Del total, 13 corresponden a las medias ponderadas de los rasgos funcionales, 4 a los índices de diversidad funcional, 6 a las métricas de diversidad filogenética (tres observadas y tres de modelos nulos) y 1 a la riqueza de especies. Se muestra únicamente la parte triangular superior de la matriz de correlación. Las correlaciones positivas se muestran en color rojo y las correlaciones negativas en color azul. La intensidad del color es proporcional a los coeficientes de correlación

Comparaciones generales entre usos de suelo

La utilización de modelos GAM permitió que cada uso de suelo tuviera su propio ajuste estacional y temporal, en cada una de las métricas analizadas. De esta manera, se capturaron los patrones inter e intraanuales de ambas dimensiones de la diversidad en los diferentes usos de suelo. Asimismo, se corrigieron por el esfuerzo de muestreo asociado a cada uso de suelo durante las observaciones en campo.

El gradiente de intensificación de usos de suelo evaluado desde los enfoques funcional y filogenético no mostró una diferenciación entre usos de suelo. Al considerar los coeficientes de los efectos aleatorios de cada una de las métricas analizadas, ningún uso de suelo se mantuvo por encima o por debajo del promedio a través del tiempo, lo que no permitió su diferenciación de los demás (figura 5-10).

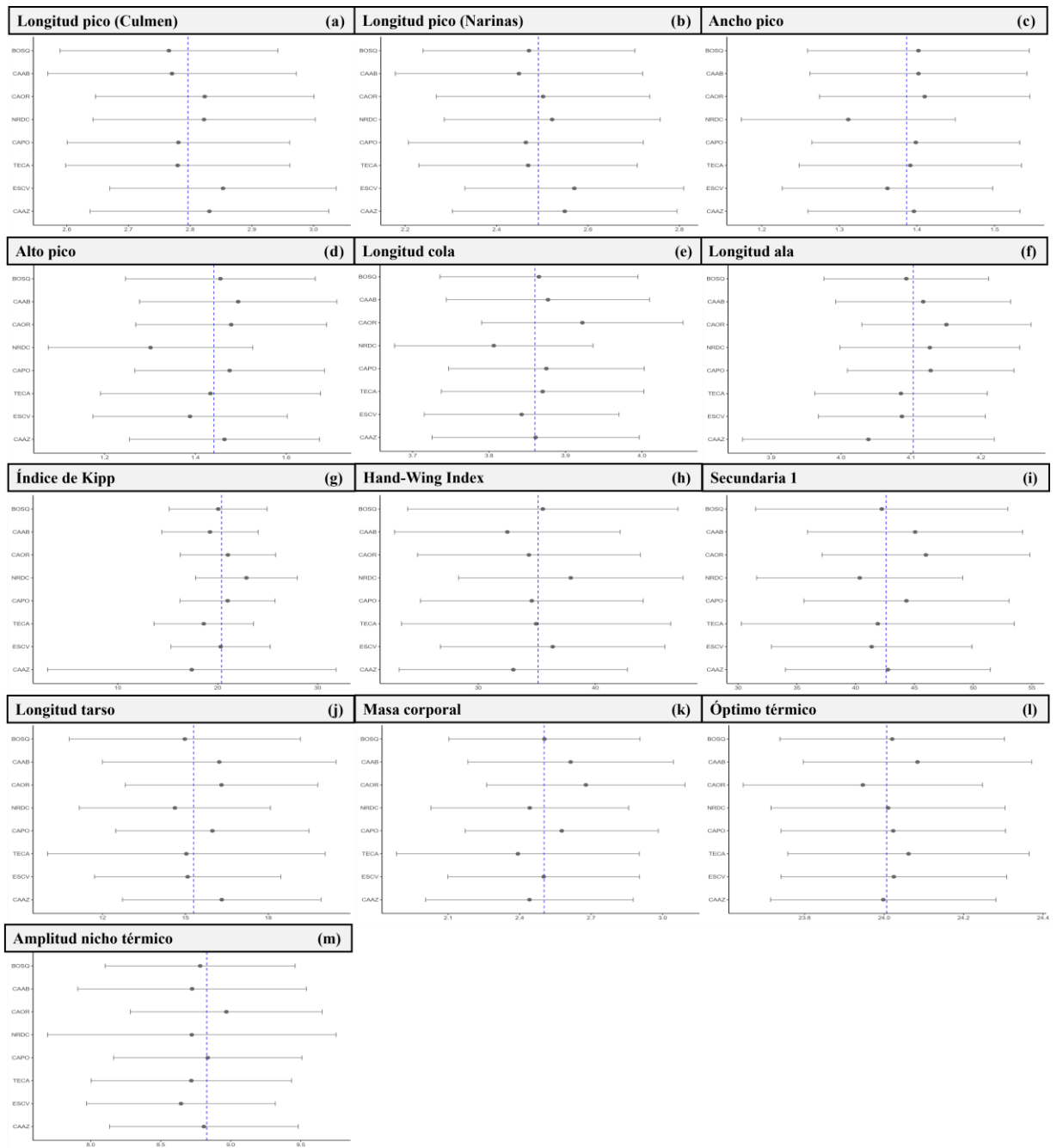


Figura 5. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para las medias ponderadas de la comunidad por cada rasgo funcional (a-m). Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar

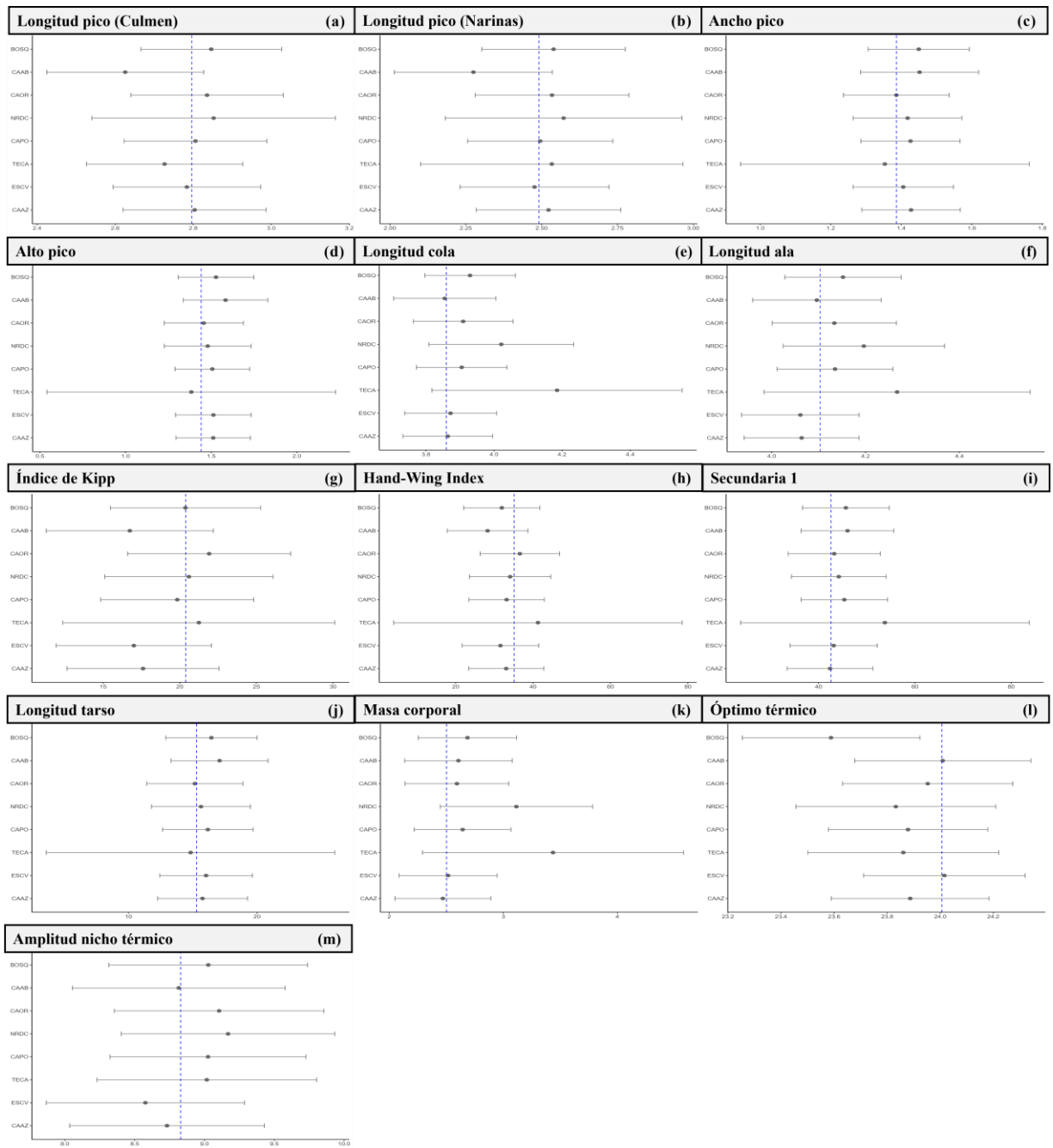


Figura 6. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para las medias ponderadas de la comunidad por cada rasgo funcional (a-m). Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar

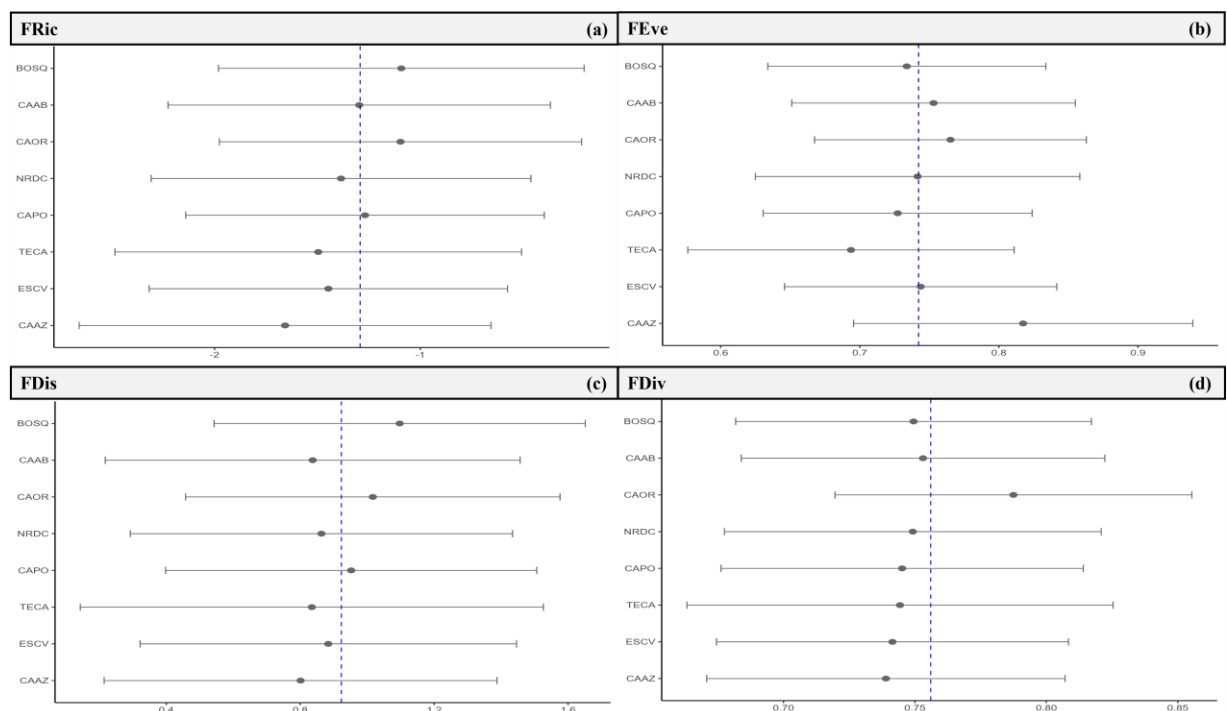


Figura 7. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los índices de diversidad funcional. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar

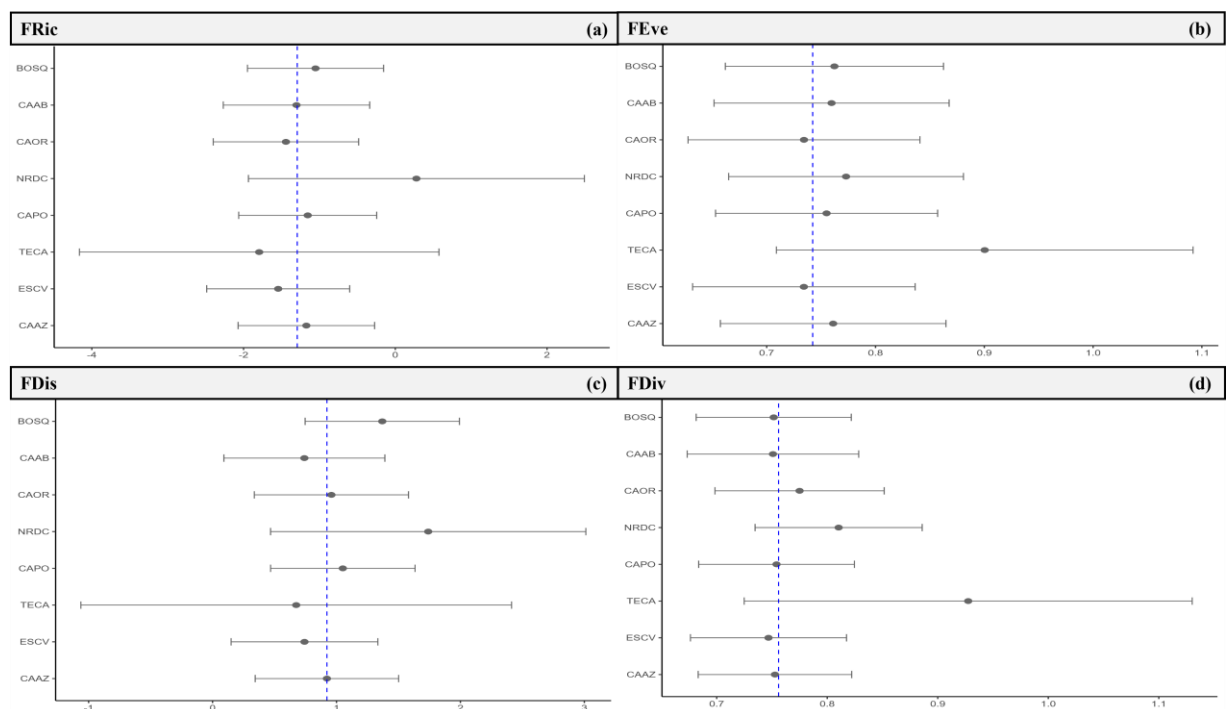


Figura 8. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los índices de diversidad funcional. (a) *FRic*: riqueza funcional, (b) *FEve*: equidad funcional, (c) *FDis*: dispersión funcional y (d) *FDiv*: divergencia funcional. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: *BOSQ*: fragmento de bosque, *CAAB*: café agroforestal multiestrato, *CAOR*: cacao agroforestal multiestrato, *TECA*: plantación de teca, *NRDC*: plantación de especies mixtas, *CAPO*: café agroforestal simplificado, *ESCV*: pasturas con cercas vivas y *CAAZ*: caña de azúcar

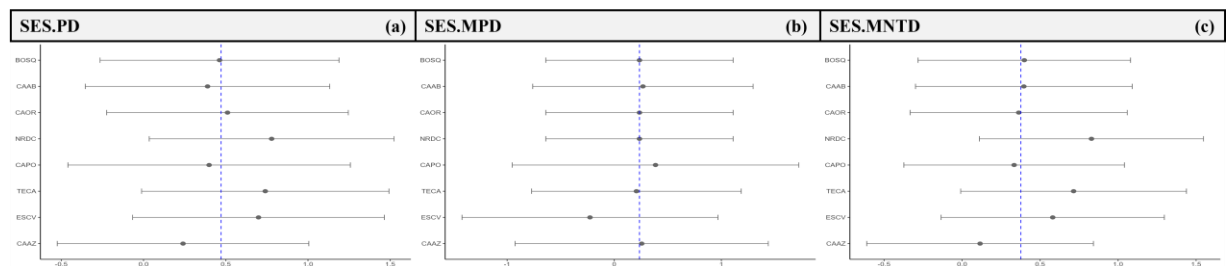


Figura 9. Efectos aleatorios intraanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética. (a) *SES.PD*: diversidad filogenética, (b) *SES.MPD*: distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) *SES.MNTD*: distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: *BOSQ*: fragmento de bosque, *CAAB*: café agroforestal multiestrato, *CAOR*: cacao agroforestal multiestrato, *TECA*: plantación de teca, *NRDC*: plantación de especies mixtas, *CAPO*: café agroforestal simplificado, *ESCV*: pasturas con cercas vivas y *CAAZ*: caña de azúcar

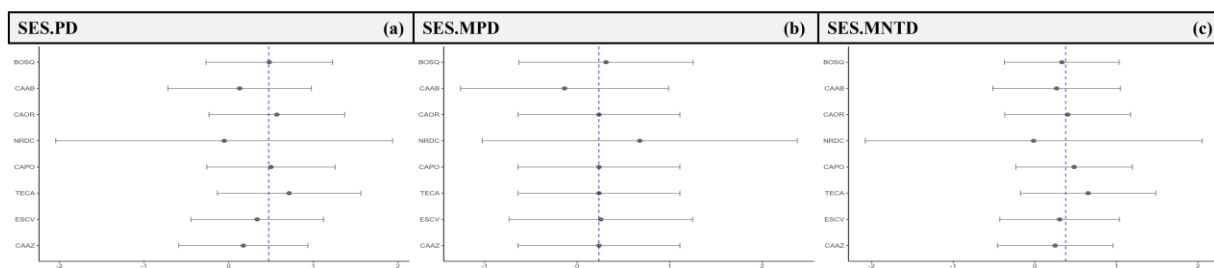


Figura 10. Efectos aleatorios interanuales por tipo de uso de suelo de los modelos GAM ajustados para los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética. (a) SES.PD: diversidad filogenética, (b) SES.MPD: distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) SES.MNTD: distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Las líneas horizontales representan el intervalo de confianza al 0.95; la línea discontinua azul indica la media entre los diferentes usos del suelo. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar

Patrones intra e interanuales de la diversidad funcional y filogenética

Diversidad funcional

- Abundancias de grupos funcionales

El grupo funcional de las “reinitas” mostró un efecto estacional no lineal significativo en la mayoría de los usos de suelo, con excepción de BOSQ y CAAZ (cuadro 4), con una distribución bimodal de la abundancia que muestra incrementos en los periodos de enero-abril y octubre-diciembre (figura 11a). Los “colibríes y golondrinas” mostraron un efecto estacional significativo en BOSQ y además el efecto no fue lineal en CAAZ, CAPO y TECA (cuadro 4).

En BOSQ, la abundancia de este grupo tendió a disminuir con el paso de los meses; CAAZ presentó un aumento notable de su abundancia a partir de abril y alcanzó la máxima abundancia en junio; la abundancia en CAPO incrementó entre enero y junio y luego descendió hasta diciembre; TECA tendió a aumentar con el paso de los meses (figura 11b). La abundancia del grupo “aves tropicales locales” tuvo un efecto estacional no lineal significativo en BOSQ, CAPO, ESCV y CAAZ (cuadro 4). La abundancia en BOSQ incrementó entre enero y marzo, luego descendió en octubre y tendió a aumentar hacia diciembre. CAPO aumentó la abundancia entre febrero y mayo, luego disminuyó hasta septiembre, aumentó hasta noviembre y descendió hasta diciembre.

En ESCV y CAAZ, la abundancia incrementó entre enero y junio-julio y luego descendió hasta diciembre (figura 11c). El grupo de los “mosqueros” presentó las abundancias más bajas en comparación con el resto de grupos, estas abundancias presentaron un efecto estacional significativo en TECA e incrementaron entre enero y diciembre. Además, el efecto no fue lineal en CAAB, CAOR y CAPO (cuadro 4) y mostró una distribución bimodal de la abundancia para estos usos de suelo, con un incremento entre enero y marzo-abril, luego un descenso hasta junio-julio, nuevamente un aumento hasta octubre y una disminución hasta diciembre (figura 11d). El grupo funcional de “aves grandes” no estuvo presente en todos los usos de suelo a través de la serie de tiempo evaluada; estuvo totalmente ausente en BOSQ y, cuando estuvo presente, sus abundancias representaban a un único individuo la mayoría de las veces, por lo que no se consideró incluir a este grupo en los análisis.

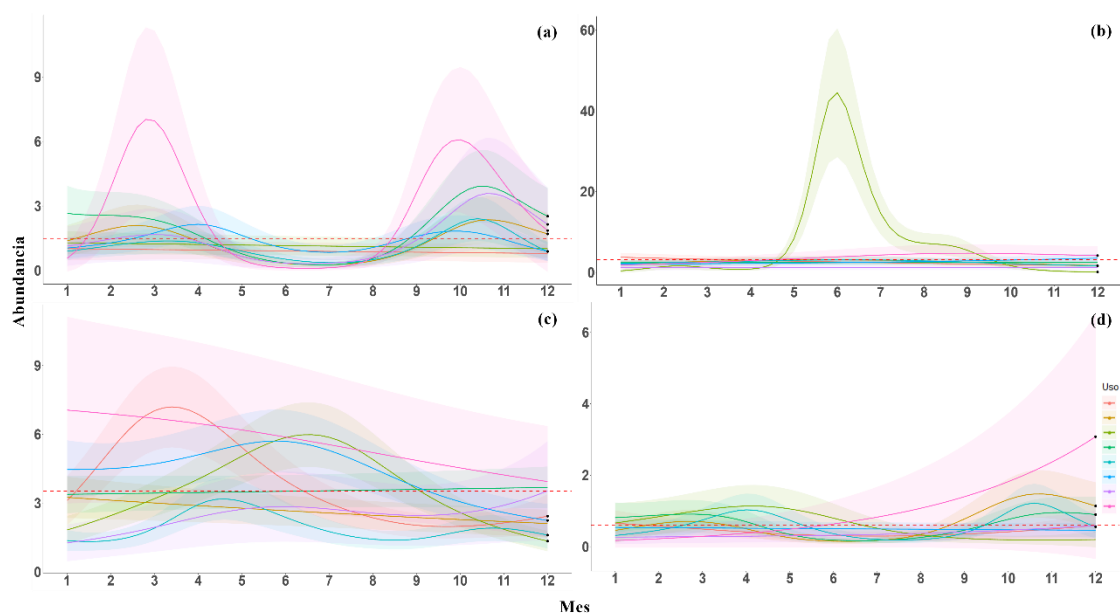


Figura 11. Medias marginales de la abundancia intraanual por cada grupo funcional. (a) Reinitas, (b) colibríes y golondrinas, (c) aves tropicales locales y (d) mosqueros. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 4

Cuadro 4. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo en la abundancia intraanual de cada grupo funciona. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
Abundancia reinitas	s(Mes):CAAB	4.941	5.755	35.904	0.000
	s(Mes):CAOR	5.309	6.118	45.941	0.000
	s(Mes):CAPO	5.743	6.543	63.650	0.000
	s(Mes):ESCV	5.009	5.830	16.787	0.007
	s(Mes):NRDC	4.811	5.625	28.504	0.000
	s(Mes):TECA	5.139	5.946	17.963	0.006
Abundancia colibríes y golondrinas	s(Mes):BOSQ	1.001	1.002	9.941	0.002
	s(Mes):CAAZ	6.574	7.180	139.078	0.000
	s(Mes):CAPO	2.481	3.040	8.786	0.034
	s(Mes):TECA	1.916	2.382	6.629	0.044
Abundancia aves tropicales locales	s(Mes):BOSQ	3.797	4.552	32.481	0.000
	s(Mes):CAAZ	3.298	3.990	35.893	0.000
	s(Mes):CAPO	5.016	5.837	19.133	0.003
	s(Mes):ESCV	2.879	3.510	14.915	0.004
Abundancia mosqueros	s(Mes):CAAB	4.576	5.382	28.453	0.000
	s(Mes):CAOR	4.512	5.309	22.296	0.001
	s(Mes):CAPO	5.341	6.164	26.770	0.000
	s(Mes):TECA	1.000	1.000	7.978	0.005

En cuanto a las tendencias temporales, las abundancias de todos los grupos funcionales en CAAZ mostraron un efecto significativo (cuadro 5), con una tendencia a disminuir a través de los años en los grupos “reinitas”, “aves tropicales locales” y “mosqueros” (Figura 12 a, c, d) y una tendencia a aumentar en “colibríes y golondrinas” (Figura 12b). La abundancia de “reinitas” presentó un efecto no lineal significativo en BOSQ, con una tendencia a disminuir a través de los años. Asimismo, la abundancia de “reinitas” y “aves tropicales locales” tuvo un efecto no lineal significativo en CAAB, con una tendencia a disminuir, y en CAPO con altas abundancias en 2008, 2011 y 2015 intercaladas con abundancias más bajas en 2009, 2013 y 2017.

La abundancia del grupo “mosqueros” también tuvo un efecto significativo en CAPO, con una tendencia a disminuir a través de los años. La abundancia de todos los grupos funcionales, excepto “mosqueros”, tuvo un efecto no lineal significativo en NRDC (cuadro 5) y mostró una tendencia similar entre ellos de disminución hasta el 2016 y, a partir de allí, un aumento hasta el 2018. En cuanto al grupo de “aves tropicales locales” y “mosqueros”, ambos mostraron un efecto no lineal significativo en TECA, con un aumento entre 2012 y 2014 y entre 2012 y 2015, respectivamente, y luego un descenso hasta el 2018.

Por su parte, el grupo de “colibríes y golondrinas” presentó un efecto significativo en ESCV, con una tendencia a aumentar a través del tiempo, mientras que en las “aves tropicales locales” el efecto no fue lineal y tendió a disminuir con el tiempo. Este último grupo funcional fue el único que mostró un efecto significativo en CAOR, que tendió a aumentar a través de los años.

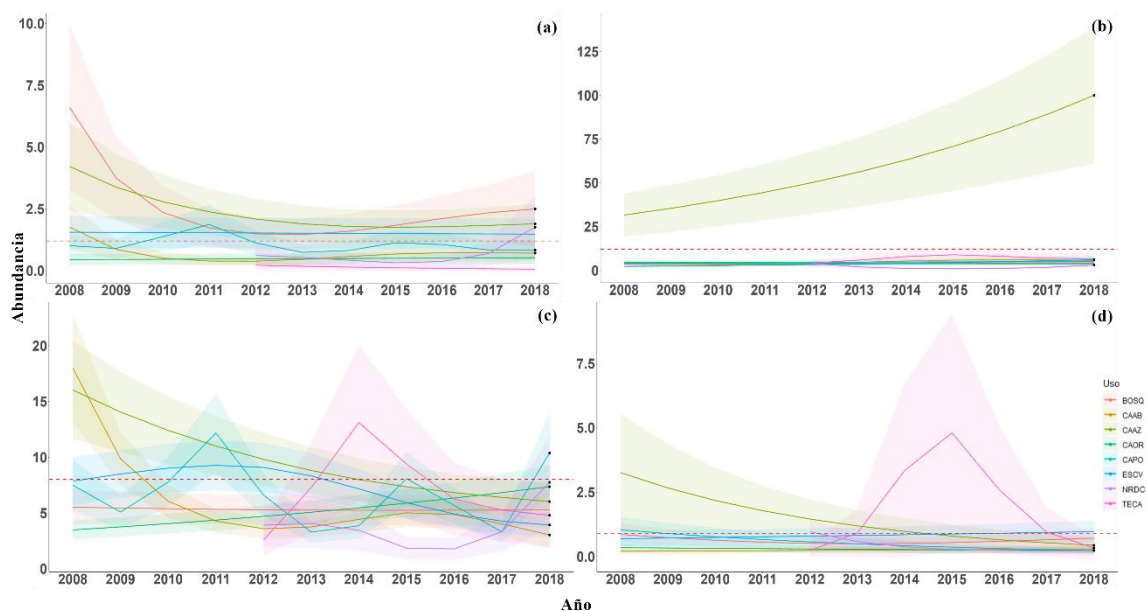


Figura 12. Medias marginales de la abundancia interanual por cada grupo funcional. (a) Reinitas, (b) colibríes y golondrinas, (c) aves tropicales y (d) mosqueros. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor *p* se indica en el cuadro 5

Cuadro 5. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo en la abundancia interanual de cada grupo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
Abundancia reinitas	s(Año):BOSQ	2.411	2.935	10.918	0.014
	s(Año):CAAB	3.275	3.944	25.045	0.000
	s(Año):CAAZ	2.113	2.594	13.916	0.003
	s(Año):CAPO	5.741	6.513	20.706	0.005
	s(Año):NRDC	2.954	3.423	18.437	0.001
Abundancia colibríes y golondrinas	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	11.688	0.001
	s(Año):ESCV	1.000	1.000	13.748	0.000
	s(Año):NRDC	2.815	3.268	19.905	0.000
Abundancia aves tropicales locales	s(Año):CAAB	3.528	4.233	47.069	0.000
	s(Año):CAAZ	1.477	1.800	19.752	0.000
	s(Año):CAOR	1.002	1.003	6.923	0.009
	s(Año):CAPO	6.897	7.509	40.881	0.000
	s(Año):ESCV	2.614	3.181	17.485	0.001
	s(Año):NRDC	4.036	4.526	17.029	0.006
	s(Año):TECA	4.108	4.627	19.147	0.009
Abundancia mosqueros	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	4.231	0.040
	s(Año):CAPO	1.000	1.001	14.277	0.000
	s(Año):TECA	3.391	3.942	12.287	0.009

- *Medias ponderadas de la comunidad (CWM)*

Las CWM correlacionadas presentaron patrones similares estacionales en algunos usos de suelo en los que hubo un efecto significativo del mes (cuadro 6). Longitud del pico-culmen y longitud del pico-narinas mostraron un descenso entre enero y julio en ESCV, mientras que el índice de Kipp disminuyó entre enero y mayo; luego, las tres CWM aumentaron hasta diciembre (figura 13a-b, d). Longitud del pico-culmen, longitud del pico-narinas, índice de Kipp y longitud del ala presentaron un efecto no lineal en CAAZ (figura 13a-b, d-e).

Las dos primeras CWM aumentaron ligeramente entre enero y marzo, luego disminuyeron hasta agosto y aumentaron nuevamente hasta diciembre. El índice de Kipp y la longitud del ala aumentaron notablemente entre marzo y junio y luego disminuyeron hasta octubre. Longitud del pico-narinas y longitud del ala tuvieron un efecto no lineal estacional en CAAB (figura 13b, e). La primera CWM aumentó entre enero y junio, luego disminuyó hasta octubre y aumentó hasta diciembre; mientras que la segunda descendió entre enero y junio y luego aumentó hasta diciembre. Longitud del pico-narinas y longitud ala presentaron un efecto estacional no lineal en CAPO y CAOR, respectivamente.

La primera CWM aumentó entre marzo y julio y luego disminuyó hasta noviembre; mientras que la segunda disminuyó entre enero y junio y luego aumentó hasta diciembre. Hand-Wing Index tuvo un efecto significativo del mes en NRDC, que disminuyó con el paso de los meses. A su vez, hubo un efecto no lineal de la CWM de este índice en BOSQ, en el que disminuyó

entre enero y marzo, luego aumentó hasta julio, disminuyó hasta octubre y, finalmente, aumentó hasta diciembre (figura 13c).

Alto pico, ancho pico, longitud cola, longitud tarso, secundaria 1 y masa corporal mostraron un efecto estacional no lineal significativo en CAAB, cuyos valores descendieron entre enero y julio y luego aumentaron hasta diciembre (figura 13f-k). Ancho pico y longitud cola aumentaron con el paso de los meses en NRDC, mientras que alto pico aumentó entre enero y agosto y luego descendió hasta diciembre en este uso de suelo (figura 13f-h). Longitud cola, longitud tarso, secundaria 1 y masa corporal presentaron un efecto estacional no lineal en CAOR (figura 13h-k), cuyos valores disminuyeron entre enero y julio y luego aumentaron hasta diciembre.

Del mismo modo, la longitud de tarso descendió entre enero y julio y luego aumentó hasta diciembre en CAPO, mientras que en BOSQ aumentó entre enero y marzo, luego disminuyó hasta junio, volvió a incrementar hasta octubre y, finalmente, disminuyó hasta diciembre (figura 13i). El óptimo térmico no mostró un efecto significativo del mes en ninguna estación (figura 13l). La amplitud del nicho térmico tuvo un efecto estacional en ESCV, que aumentó entre enero y diciembre. Además, el efecto no fue lineal en CAAB y NRDC, las cuales presentaron una distribución bimodal que incrementó entre enero y marzo, luego disminuyó hasta junio, volvió a aumentar hasta octubre y descendió hasta diciembre (figura 13m).

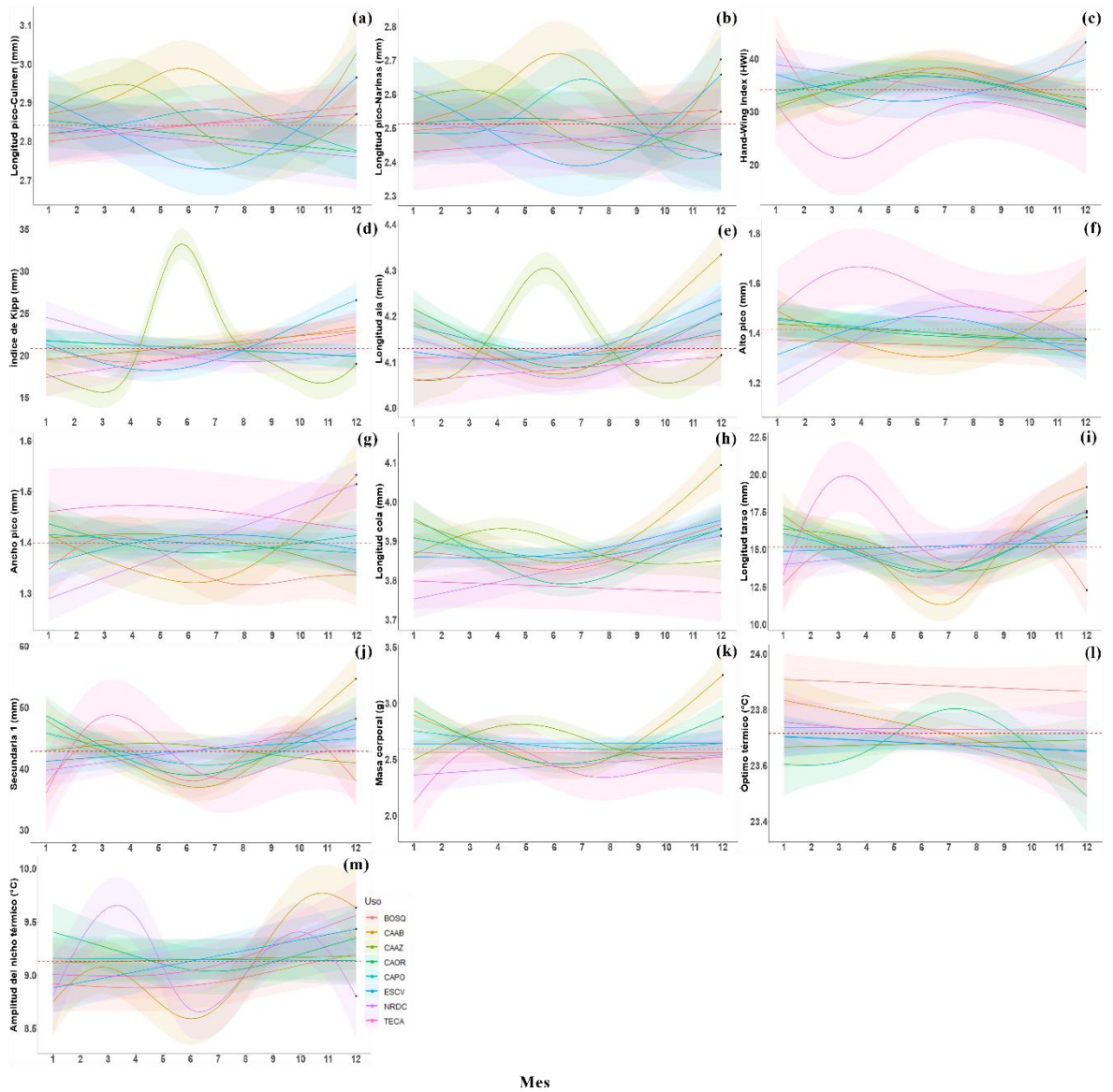


Figura 13. Medias marginales de las medias ponderadas intraanuales de la comunidad de los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor *p* se indica en el cuadro 6

Cuadro 6. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de las medias ponderadas intraanuales por cada rasgo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
Longitud pico (culmen)	s(Mes):CAAZ	3.344	4.033	3.456	0.008
	s(Mes):ESCV	2.780	3.394	4.223	0.005
Longitud pico (narinas)	s(Mes):CAAB	4.150	4.929	2.586	0.020
	s(Mes):CAAZ	2.951	3.585	2.874	0.044
	s(Mes):CAPO	3.840	4.590	2.494	0.022
	s(Mes):ESCV	2.718	3.322	3.924	0.007
	s(Mes):NRDC	1.001	1.001	3.911	0.048
Índice de Kipp	s(Mes):CAAZ	6.426	7.137	10.963	0.000
	s(Mes):ESCV	2.542	3.115	5.409	0.001
Longitud del ala	s(Mes):CAAB	2.844	3.465	5.672	0.000
	s(Mes):CAAZ	4.719	5.531	5.399	0.000
	s(Mes):CAOR	2.441	2.994	2.668	0.047
Alto pico	s(Mes):CAAB	2.571	3.147	3.040	0.026
	s(Mes):NRDC	2.309	2.832	3.614	0.013
Ancho pico	s(Mes):CAAB	2.565	3.139	3.592	0.012
	s(Mes):NRDC	1.000	1.000	10.461	0.001
Longitud cola	s(Mes):CAAB	2.692	3.288	4.623	0.003
	s(Mes):CAOR	2.680	3.274	3.316	0.016
	s(Mes):NRDC	1.000	1.000	5.338	0.021
Longitud tarso	s(Mes):BOSQ	4.287	5.082	2.266	0.045
	s(Mes):CAAB	4.244	5.031	6.555	0.000
	s(Mes):CAOR	2.597	3.177	2.826	0.035
	s(Mes):CAPO	2.663	3.250	3.032	0.029
	s(Mes):TECA	4.197	4.979	2.980	0.013
Secundaria 1	s(Mes):CAAB	3.035	3.686	5.513	0.000
	s(Mes):CAOR	2.594	3.174	3.108	0.023
Masa corporal	s(Mes):CAAB	2.895	3.523	4.630	0.002
	s(Mes):CAOR	2.449	3.003	2.917	0.033
Amplitud del nicho térmico	s(Mes):CAAB	4.097	4.871	5.161	0.000
	s(Mes):ESCV	1.001	1.002	4.108	0.043
	s(Mes):NRDC	4.558	5.362	2.202	0.049

Las variables CWM correlacionadas presentaron patrones similares temporales en los diferentes usos de suelo en los que hubo un efecto significativo del año (cuadro 7). La longitud del pico-culmen, longitud del pico-narinas, Hand-Wing Index e índice de Kipp tendieron a aumentar con el paso de los años en CAAB (figura 14a-d). Del mismo modo, Hand-Wing Index, índice de Kipp y longitud del ala tendieron a aumentar en ESCV entre 2008 y 2018. La longitud del pico-culmen y el índice de Kipp disminuyeron con el paso del tiempo en BOSQ y CAOR, respectivamente. El índice de Kipp y la longitud del ala aumentaron entre 2008 y 2018 en CAAZ y sus valores se encontraron muy por encima de la media en este uso de suelo.

Por otra parte, alto del pico, longitud tarso y longitud ala disminuyeron entre 2008 y 2018 en CAAB. Alto y ancho del pico, longitud cola, secundaria 1 y masa corporal disminuyeron con el

paso de los años en CAPO (figura 14e-k). Asimismo, alto y ancho del pico disminuyeron en CAAZ y alto del pico disminuyó en ESCV. Ancho del pico y longitud cola mostraron un efecto significativo del año en BOSQ; ancho del pico disminuyó entre 2008 y 2013 y luego aumentó hasta el 2018, mientras que longitud cola disminuyó entre 2008 y 2018. Por su parte, alto del pico, longitud cola, secundaria 1 y masa corporal tuvieron un comportamiento no lineal en TECA que aumentó entre 2012 y 2014-2015 y, luego, disminuyó hasta el 2018.

En cuanto a las variables CWM de las características térmicas de las especies, el óptimo térmico tendió a aumentar en CAAZ, CAPO y BOSQ. CAAZ y CAPO mostraron un aumento lineal entre 2008 y 2018, mientras que BOSQ tuvo un comportamiento no lineal en el que aumentó entre 2008 y 2013 y, luego, disminuyó hasta el 2018 (figura 14l). La amplitud del nicho térmico disminuyó entre 2008 y 2018 en CAOR y CAPO, mientras que de manera inversa aumentó en ESCV (figura 14m).

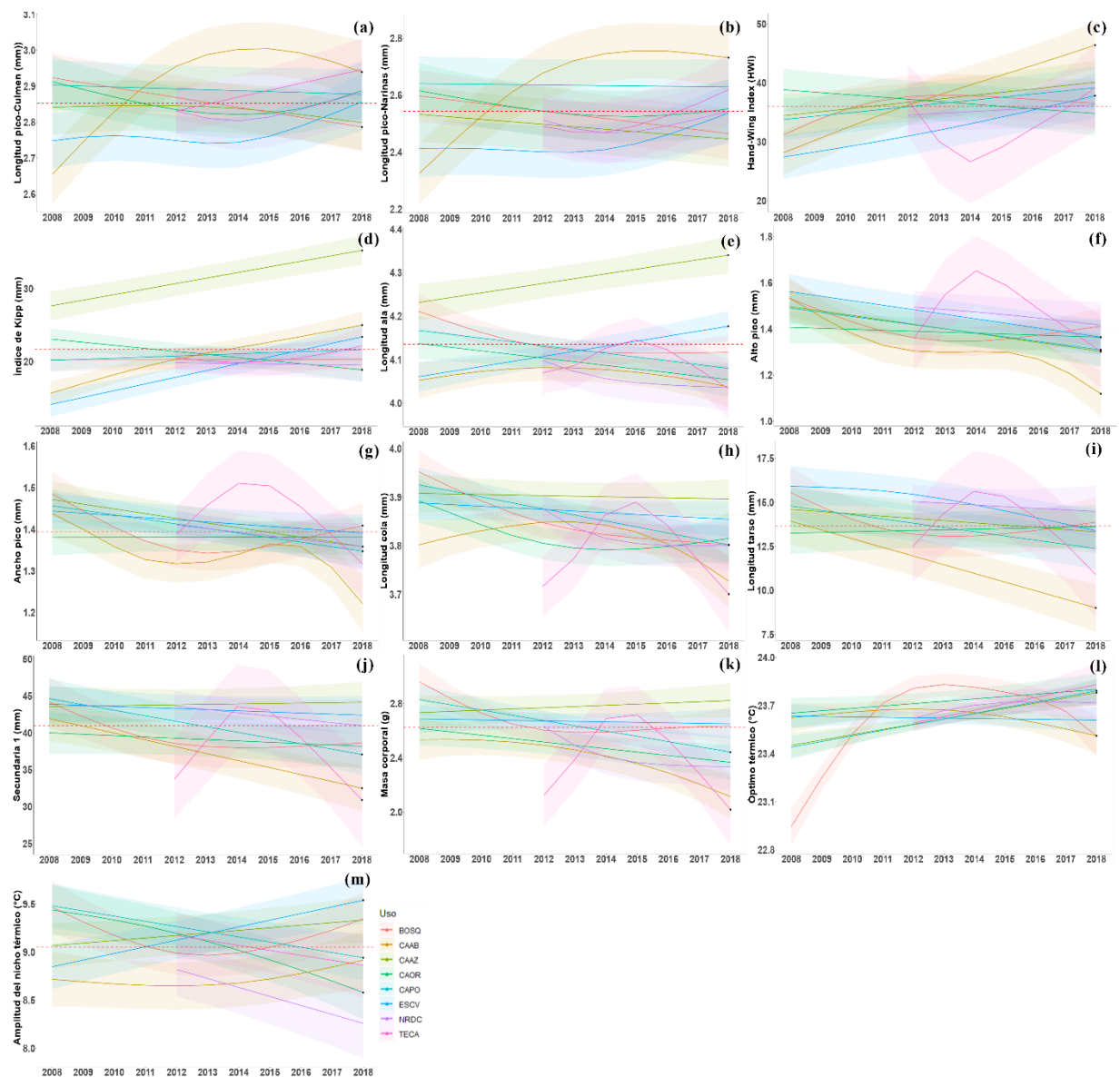


Figura 14. Medias marginales de las medias ponderadas interanuales de la comunidad de los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR:

cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 7

Cuadro 7. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de las medias ponderadas interanuales por cada rasgo funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
Longitud pico (culmen)	s(Año):BOSQ	1.000	1.000	5.839	0.016
	s(Año):CAAB	2.640	3.217	10.889	0.000
Longitud pico (narinas)	s(Año):CAAB	2.458	3.005	11.733	0.000
Hand-Wing Index	s(Año):CAAB	1.328	1.581	16.683	0.000
	s(Año):ESCV	1.222	1.408	6.247	0.005
Índice de Kipp	s(Año):CAAB	1.552	1.907	10.377	0.000
	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	14.782	0.000
	s(Año):CAOR	1.000	1.000	3.945	0.047
	s(Año):ESCV	1.000	1.001	21.943	0.000
Longitud del ala	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	4.369	0.037
	s(Año):ESCV	1.000	1.000	5.007	0.026
Alto pico	s(Año):CAAB	2.824	3.432	4.479	0.002
	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	5.833	0.016
	s(Año):CAPO	1.000	1.000	5.543	0.019
	s(Año):ESCV	1.000	1.000	6.015	0.014
	s(Año):TECA	3.485	3.984	2.984	0.015
Ancho pico	s(Año):BOSQ	2.351	2.873	3.007	0.042
	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	4.266	0.039
	s(Año):CAPO	1.000	1.000	4.380	0.037
Longitud cola	s(Año):BOSQ	1.781	2.197	4.448	0.012
	s(Año):CAPO	1.000	1.000	5.597	0.018
	s(Año):TECA	3.699	4.248	3.289	0.010
Longitud tarso	s(Año):CAAB	1.001	1.001	11.589	0.001
Secundaria 1	s(Año):CAAB	1.004	1.009	5.975	0.014
	s(Año):CAPO	1.000	1.001	5.104	0.024
	s(Año):TECA	3.448	3.964	2.360	0.039
Masa corporal	s(Año):CAPO	1.000	1.000	5.147	0.024
	s(Año):TECA	3.766	4.317	3.659	0.006
Óptimo térmico	s(Año):BOSQ	3.342	4.023	10.774	0.000
	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	5.453	0.020
	s(Año):CAPO	1.000	1.000	6.914	0.009
Amplitud del nicho térmico	s(Año):CAOR	1.427	1.730	4.658	0.009
	s(Año):CAPO	1.000	1.000	4.786	0.029
	s(Año):ESCV	1.000	1.000	7.196	0.007

- Índices multirasgo multidimensionales

Todas las métricas de diversidad funcional, excepto FDiv, presentaron un efecto significativo del mes en al menos un uso de suelo (cuadro 8). FRic mostró un efecto estacional no lineal significativo únicamente en CAAZ, con un incremento entre enero y junio y, luego, un descenso hasta diciembre (figura 15a). FEve tuvo un efecto estacional no lineal significativo en CAAZ,

que descendió entre enero y junio y, luego, aumentó hasta diciembre, y TECA, que tendió a incrementar a través de los meses (figura 15b). FDis únicamente tuvo un efecto estacional significativo en BOSQ, que disminuyó con el paso de los meses (figura 15c).

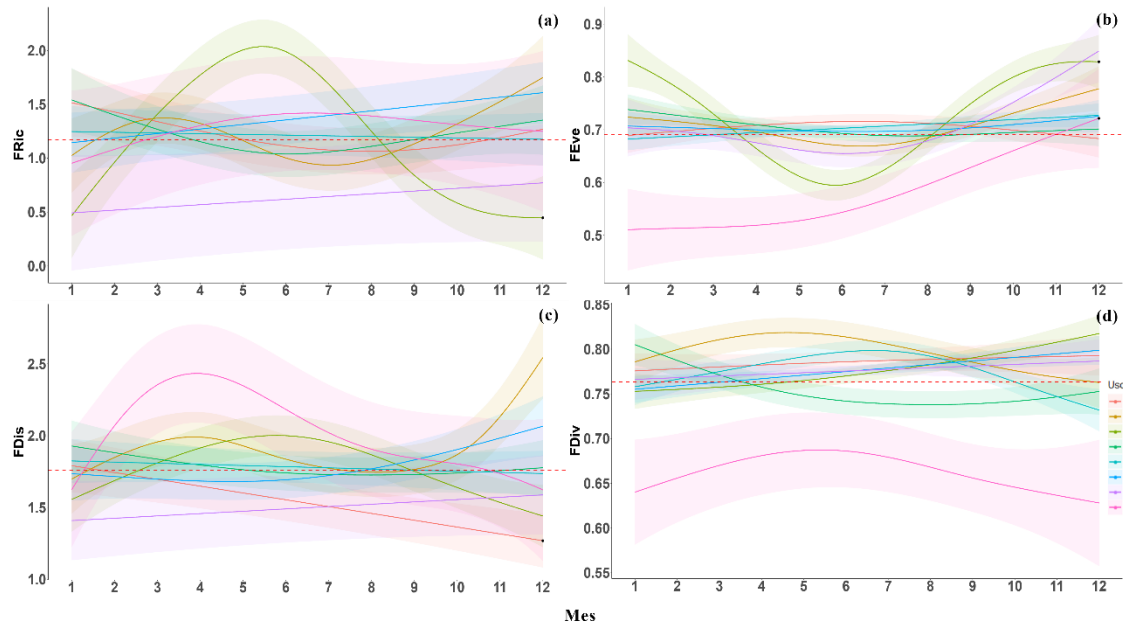


Figura 15. Medias marginales de los índices de diversidad funcional intraanuales. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 8

Cuadro 8. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los índices de diversidad funcional intraanuales. FRic: riqueza funcional, FEve: equidad funcional, FDis: dispersión funcional y FDiv: divergencia funcional. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
FRic	s(Mes):CAAZ	3.571	4.290	7.060	0.000
FEve	s(Mes):CAAZ	3.786	4.524	8.309	0.000
	s(Mes):TECA	1.640	2.005	3.143	0.044
FDis	s(Mes):BOSQ	1.000	1.001	5.325	0.021

Todas las métricas de diversidad funcional presentaron un efecto significativo del año en al menos un uso de suelo (cuadro 9). FRic tuvo un comportamiento inverso entre TECA y NRDC, mientras que TECA tuvo un aumento entre 2012 y 2015, seguido de un descenso hasta el 2018. NRDC tuvo un comportamiento opuesto que coincidió en los mismos años (figura 16a). FRic y FDis disminuyeron con el paso de los años en BOSQ. FDis aumentó con el paso de los años en

ESCV (figura 16a, c). FEve y FDiv tendieron a aumentar con el tiempo en TECA, mientras que FDiv disminuyó a través de los años en NRDC (figura 16b, d).

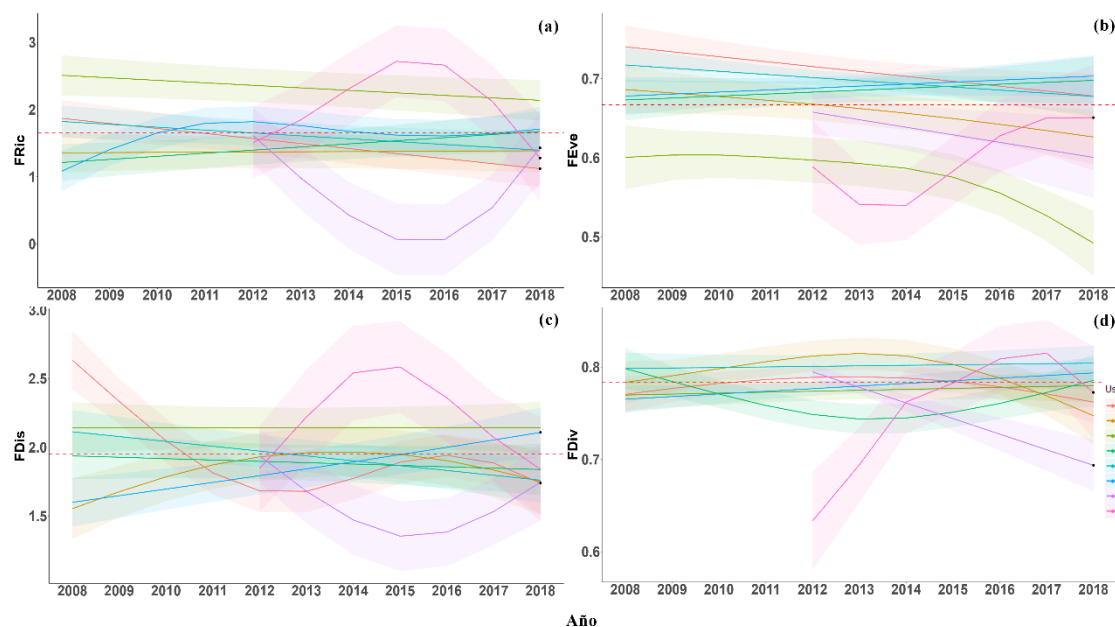


Figura 16. Medias marginales de los índices de diversidad funcional interanuales. (a) FRic: riqueza funcional, (b) FEve: equidad funcional, (c) FDis: dispersión funcional y (d) FDiv: divergencia funcional. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor p se indica en el cuadro 8

Cuadro 9. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los índices de diversidad funcional interanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
FRic	s(Año):BOSQ	1.000	1.000	4.752	0.030
	s(Año):NRDC	2.892	3.332	3.442	0.010
	s(Año):TECA	2.899	3.412	2.546	0.042
FEve	s(Año):TECA	2.761	3.285	3.816	0.007
FDis	s(Año):BOSQ	3.196	3.857	4.698	0.001
	s(Año):ESCV	1.057	1.111	4.162	0.033
FDiv	s(Año):NRDC	1.000	1.000	9.660	0.002
	s(Año):TECA	3.936	4.516	2.767	0.035

Diversidad filogenética

Todos los valores estandarizados (SES) de las métricas de diversidad filogenética presentaron un efecto significativo del mes en algunos usos de suelo (cuadro 10). Los SES de las tres métricas descendieron entre enero y junio y, luego, aumentaron hasta diciembre en ESCV y disminuyeron entre enero y diciembre en NRDC (Figura 17a-c). SES.PD y SES.MPD aumentaron entre marzo y julio y, luego, descendieron hasta noviembre en CAPO. SES.MPD y SES.MNTD aumentaron entre enero y junio y, luego, disminuyeron hasta diciembre en CAAZ, mientras que SES.MNTD disminuyó entre enero y diciembre en TECA.

Todas las métricas filogenéticas sugieren que las comunidades tienden al agrupamiento al agrupamiento de especies en la mayoría de los usos de suelo, con excepción de NRDC, ESCV y CAPO. Estos usos de suelo tendieron a la sobredispersión de las tres métricas entre enero y febrero; a la sobredispersión de PD y MPD en diciembre; y a la sobredispersión de MPD en junio, respectivamente.

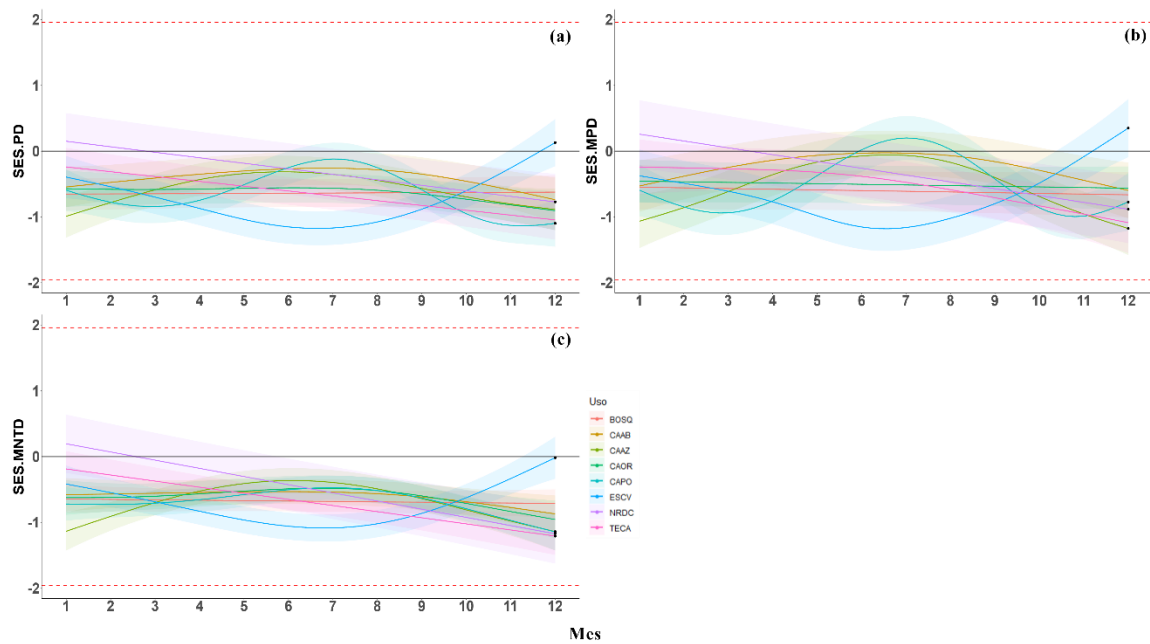


Figura 17. Medias marginales de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética intraanuales. (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto estacional significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor *p* se indica en el cuadro 10

Cuadro 10. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética intraanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto estacional

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
SES.PD	s(Mes):CAPO	4.053	4.823	3.447	0.004
	s(Mes):ESCV	2.870	3.498	4.950	0.001
	s(Mes):NRDC	1.000	1.000	6.790	0.009
SES.MPD	s(Mes):CAAZ	2.972	3.705	4.191	0.003
	s(Mes):CAPO	4.737	5.810	4.054	0.001
	s(Mes):ESCV	3.179	3.963	4.358	0.002
	s(Mes):NRDC	1.000	1.000	6.121	0.014
SES.MNTD	s(Mes):CAAZ	2.522	3.085	3.219	0.021
	s(Mes):ESCV	2.694	3.294	3.762	0.009
	s(Mes):NRDC	1.000	1.000	10.831	0.001
	s(Mes):TECA	1.000	1.000	4.992	0.026

Todos los SES de las métricas de diversidad filogenética presentaron un efecto significativo del año en al menos un uso de suelo (cuadro 11). SES.PD y SES.MPD fueron similares en sus tendencias en CAAZ, que aumentó con el paso de los años y, CAAB, que aumentó entre 2008 y 2013 y, luego, disminuyó hasta el 2018 (Figura 18a-b). A su vez, SES.PD y SES.MNTD mostraron una tendencia similar en NRDC, con un aumento entre 2012 y 2015 y, luego, una reducción hasta 2018. SES.MPD aumentó con el paso de los años en ESCV.

Todas las métricas filogenéticas sugieren que las comunidades tienden al agrupamiento en todos los usos de suelo, con excepción de CAAZ, que tendió a la sobredispersión de MPD entre el 2016 y 2018 (Figura 18b).

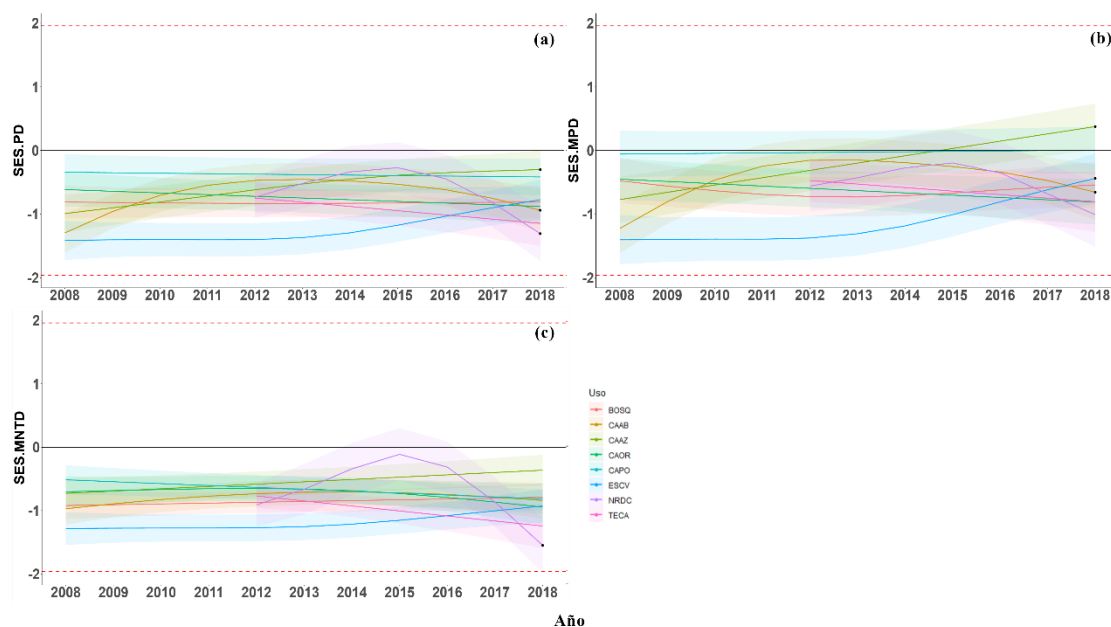


Figura 18. Medias marginales de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética interanuales. (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: BOSQ: fragmento de bosque, CAAB: café agroforestal multiestrato, CAOR: cacao agroforestal multiestrato, TECA: plantación de teca, NRDC: plantación de especies mixtas, CAPO: café agroforestal simplificado, ESCV: pasturas con cercas vivas y CAAZ: caña de azúcar. Los usos de suelo con un efecto temporal significativo muestran un punto negro al final de la línea de tendencia, el valor *p* se indica en el cuadro 11

Cuadro 11. Significancia de los efectos de suavizado por tipo de uso de suelo de los modelos nulos (SES) de los índices de diversidad filogenética interanuales. Únicamente se muestran los valores significativos, que indican que el uso de suelo presentó un efecto temporal

Variable respuesta	Predictor suavizado	Grados de libertad estimados	Grados de libertad refinados	Chi-cuadrado	Valor p
SES.PD	s(Año):CAAB	2.636	3.215	3.119	0.026
	s(Año):CAAZ	1.552	1.905	4.229	0.026
	s(Año):NRDC	2.468	2.892	2.713	0.026
SES.MPD	s(Año):CAAB	2.785	3.469	3.486	0.010
	s(Año):CAAZ	1.000	1.000	13.480	0.000
	s(Año):ESCV	2.127	2.651	4.575	0.006
SES.MNTD	s(Año):NRDC	3.036	3.501	3.859	0.006

DISCUSIÓN

Análisis previos de los patrones temporales de la riqueza y la abundancia de las comunidades de aves aquí evaluadas mostraron ausencia de cambios interanuales, en la mayoría de los usos de suelo, lo cual indica que se trata de comunidades estables (Martínez-Salinas 2016). A su vez, el análisis de similitud demostró una agrupación de las comunidades de aves a lo largo del gradiente de intensificación en la gestión del uso de suelo. El bosque (BOSQ) albergó a una comunidad de aves única respecto a los demás usos de suelo; los sistemas agroforestales de café multiestrato (CAAB), cacao multiestrato (CAOR) y café simplificado (CAPO) fueron similares entre ellos y, a su vez, compartieron muchas especies con el uso de suelo BOSQ; mientras que los usos de suelo más simples con respecto a su estructura vertical, como pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ), albergaron especies de aves típicas de áreas abiertas. El uso de suelo ESCV también albergó especies con cierto grado de dependencia del bosque, que aduce la existencia de conectividad en el paisaje (Estrada-Carmona *et al.* 2019).

Los grupos funcionales identificados y su distribución a través de los diferentes usos de suelo coincide con hallazgos previos (Sekercioglu 2012). Las “reinitas”, los “colibríes y golondrinas” y las “aves tropicales locales” se encontraron en todos los usos de suelo a través de los años. El grupo de las “reinitas” estuvo constituido principalmente por especies migratorias y tuvo la mayor amplitud del nicho térmico en promedio. Otros estudios respaldan esta relación (Gómez *et al.* 2016; Rodrigues y Botero 2025), que ocurre como resultado de cambios drásticos en el clima que obligan a las especies migratorias a moverse en busca de condiciones más favorables, mientras que las especies residentes tienen nichos más estrechos en respuesta a una mayor estabilidad en temperaturas tropicales (Gómez *et al.* 2016). Previamente se ha registrado la presencia de aves migratorias de larga distancia en sistemas agrícolas, agroforestales y bosques (Sekercioglu 2012), como en este caso.

El grupo de “colibríes y golondrinas” agrupó a especies con el valor más alto en promedio del Hand-Wing Index (HWI). Este índice, vinculado con la eficiencia de vuelo y la habilidad de dispersión, por lo general se asocia con la migración. Sin embargo, se ha encontrado que especies con un estilo de vida aéreo, como colibríes y golondrinas, tienen un alto HWI por su adaptación a un vuelo frecuente (Sheard *et al.* 2019; Sheard *et al.* 2020; Tobias *et al.* 2022). Las aves nectarívoras se han registrado en diferentes hábitats, con una mayor proporción en sistemas agroforestales, los cuales les proporcionan los recursos alimentarios necesarios (Sekercioglu 2012; Xu *et al.* 2024). La familia *Trochilidae* fue dominante en usos de suelo de mayor complejidad estructural; sin embargo, en los usos de suelo BOSQ y CAOR representó más del 40 % de los registros.

El grupo de “aves tropicales locales” incluyó a especies pequeñas de pico robusto, que se alimentan de invertebrados, frutos y semillas. Este grupo se encontró con mayor frecuencia en usos de suelo más simples en su estructura (CAPO, ESCV y CAAZ), en los cuales dominó la familia *Thraupidae*. Al igual que en este estudio, Xu *et al.* (2023) encontraron que las especies que vivían en hábitats abiertos tenían picos más cortos, pero tarsos más largos que aquellas en hábitats de vegetación densa. Otros estudios han indicado que los sistemas silvopastoriles pueden proporcionar recursos alimentarios para granívoros y frugívoros (Xu *et al.* 2024) y que la proporción de granívoros puede ser mayor en sistemas agrícolas con baja cobertura arbórea (Sekercioglu 2012).

Los grupos funcionales de los “mosqueros”, que agrupó a las aves de tamaño medio, y las “aves grandes” estuvieron presentes a lo largo del gradiente de intensificación al igual que lo reportaron Sekercioglu (2012) y Rurangwa *et al.* (2021), aunque previamente se ha indicado una disminución del tamaño de las aves en áreas cultivadas (Thiollay 2006). Si bien se encontraron “aves grandes” en la mayoría de los usos de suelo, estos registros fueron ocasionales y no se logró registrar a este grupo en el uso de suelo BOSQ, lo cual se atribuye al sesgo inducido por el método empleado, puesto que las redes de niebla no permiten el monitoreo de los estratos superiores, dejando por fuera a aves del dosel. Develey y Martensen (2006) indican que en bosques tropicales al menos el 60 % de la avifauna local puede ser detectada por puntos de conteo y tan solo el 30 % por redes de niebla.

El gradiente de intensificación en la gestión del uso de suelo evaluado desde los enfoques funcional y filogenético no mostró una diferenciación clara entre los usos de suelo, aunque sí se observaron patrones estacionales (intraanuales: entre meses) y temporales (interanuales: entre años) en cada una de las métricas analizadas. La falta de diferenciación funcional y filogenética entre los usos de suelo puede deberse al hecho de que todos los usos de suelo compartieron especies en mayor o menor grado a través del tiempo, lo cual implica que las comunidades de los diferentes usos de suelo mantuvieron rasgos funcionales y distancias evolutivas similares en diferentes momentos del periodo evaluado. Además, la presencia de todos los grupos funcionales en la mayoría de los usos de suelo (excepto BOSQ) proporciona un soporte adicional para esta interpretación. Estos resultados son coherentes con la estabilidad general del paisaje del CBVCT, donde la cobertura forestal se mantuvo prácticamente constante durante más de dos décadas (Brenes, 2009). Además, coinciden con la evidencia de que el campus y la finca del Catie mantienen conectividad para diversas especies de aves (Estrada-Carmona *et al.*, 2019). En conjunto, esto sugiere que los usos de suelo evaluados albergan elementos que favorecen el movimiento y persistencia de las aves dentro del paisaje productivo del CBVCT.

Los resultados de la aplicación de los enfoques de diversidad funcional y filogenética evidenciaron la falta de estabilidad temporal de las comunidades de aves en los usos de suelo evaluados. Todas las métricas detectaron cambios intra e interanuales en al menos un uso de suelo. De manera que los diferentes usos de suelo experimentaron cambios en sus rasgos funcionales y/o en los índices de diversidad funcional y/o en los índices de diversidad filogenética. Estudios previos que han evaluado la respuesta de las comunidades de aves ante cambios en el uso del suelo (Chapman *et al.* 2018; Sreekar *et al.* 2021; Rurangwa *et al.* 2021; Monge *et al.* 2022), también demuestran la importancia del estudio integral de los diferentes enfoques de la diversidad, puesto que permite capturar información no necesariamente concordante entre ellos. Por ejemplo, Rurangwa *et al.* (2021) evaluaron los efectos de la modificación del bosque primario hacia otros tipos de uso del suelo sobre las comunidades de aves y encontraron que incluso niveles bajos de transformación del uso del suelo, en comparación con el bosque primario, cambiaron la composición de especies y redujeron la diversidad taxonómica. A su vez, la diversidad funcional (FDis) y la diversidad filogenética (SES.MNTD) fueron similares entre los diferentes usos de suelo y mostraron un alto agrupamiento filogenético. Sin embargo, al analizar ejes de rasgos específicos, encontraron que los rasgos tróficos y de tamaño disminuyeron en áreas restauradas, así como los rasgos locomotores se redujeron en áreas cultivadas y algunas plantaciones no nativas. Lo anterior implica que, si bien la diversidad taxonómica puede ser útil como un sistema de alerta temprana

para la conservación, incluir enfoques complementarios basados en rasgos funcionales y filogenias aportan a la preservación de funciones ecosistémicas y el mantenimiento de comunidades más resilientes.

Diferentes usos de suelo mostraron tendencias estacionales en la diversidad funcional o filogenética o en ambas. Los patrones mensuales hallados no precisamente estuvieron relacionados con los eventos migratorios anuales. Si bien hay un aumento en la riqueza y abundancia de especies con la llegada de las aves migratorias neotropicales, sus rasgos no expanden el espacio funcional ocupado por las especies residentes, de modo que no hay un incremento significativo en métricas como la riqueza, dispersión y divergencia funcional. Otros estudios que han considerado la migración anual para explicar los patrones de diversidad taxonómica y funcional coinciden en que también puede ocurrir que, a pesar del aumento en el número de especies, las especies migratorias pueden tener rasgos redundantes y aportar a la regularidad en la distribución de abundancias en el espacio funcional más que a su expansión (Jarzyna y Stagge 2023). Esto fue confirmado por Oliveira *et al.* (2023), quienes, tras contrastar el efecto de las aves migratorias sobre la diversidad funcional en hábitats acuáticos, forestales y no forestales, registraron una superposición del volumen funcional entre especies migratorias y residentes en los hábitats forestales y no forestales, mientras que las aves migratorias sí añadieron nuevos rasgos funcionales a grupos acuáticos de aves, por lo que ampliaron el volumen funcional con su presencia. Al visualizar la ubicación de las especies en el espacio funcional, las especies migratorias no se situaron en regiones particulares en comparación con las especies residentes y no hubo grupos funcionales que estuvieran constituidos únicamente por especies migratorias. El grado de contribución del fenómeno de la migración a la riqueza del ensamblaje aumenta con la latitud (Somveille *et al.* 2013) y, en este caso, no fueron considerados hábitats acuáticos, por lo que es posible inferir que los patrones de diversidad funcional no se vieron afectados en este caso por la presencia de especies migratorias.

La variabilidad estacional evidenciada en algunos casos puede estar ligada al ciclo del cultivo y al manejo que se le da al uso de suelo. Tal es el caso para CAAZ, que presentó una alta variabilidad estacional probablemente introducida por la gestión agrícola del cultivo, que durante junio coincide con la cosecha de la caña. Las diferentes etapas del cultivo de la caña de azúcar crean variabilidad espacial y temporal en el paisaje agrícola, lo cual incide sobre la dinámica de las comunidades de aves (Lukhele *et al.* 2021). El aumento en la abundancia del grupo de colibríes y golondrinas fue mediado en este caso por las golondrinas. En la descripción del hábitat que Hilty (2003) hace sobre *Hirundo rustica*, indica que la especie se siente atraída por los campos de caña de azúcar que han sido quemados o cosechados recientemente. Por consiguiente, también se evidencia un aumento en rasgos como el índice de Kipp y la longitud del ala, puesto que las golondrinas se caracterizan por su cuerpo aerodinámico y alas largas, lo que les permite un vuelo ágil y acrobático (Huber *et al.* 2016).

Los patrones temporales de disminución en la riqueza funcional en el uso de suelo NRDC fueron congruentes con la riqueza y abundancia de especies y pudieron estar relacionados con cambios en el uso del suelo cercano a este sitio, donde plantaciones de café con sombra y abandonadas fueron completamente eliminadas, de forma que se dejaron áreas a pleno sol para sustituir el cultivo. A pesar de la posterior recuperación de la riqueza y abundancia de especies en este uso de suelo, las especies que conformaron a estas comunidades fueron mucho más similares entre

sí, lo que llevó a la disminución de la divergencia funcional. En ESCV, FDis tendió a aumentar con el paso de los años, lo cual pudo relacionarse con la incorporación de nuevas especies como *Quiscalus mexicanus* (en 2011) *Rupornis magnirostris* (en 2016), *Cyanocorax morio* y *Butorides virescens* (en 2018), las cuales constituyeron el grupo funcional de aves grandes en este uso de suelo. Las tres primeras especies son típicas de áreas abiertas, mientras que *B. virescens* está asociada a humedales y anida en hábitats con árboles y cuerpos de agua cercanos. Por lo tanto, en el momento de su captura, pudo estar empleando este lugar como sitio de anidamiento (Cornell Lab of Ornithology 2025). En BOSQ, FRic y FDis disminuyeron entre el inicio y final del monitoreo. Además, las medias ponderadas de rasgos como longitud pico culmen, ancho pico y longitud cola también mostraron una tendencia a disminuir con el paso de los años. Algunas de las especies con mayores dimensiones morfométricas registradas en este uso de suelo solo se capturaron durante los primeros años de monitoreo, como especies de las familias *Momotidae*, *Furnariidae* y *Turdidae*, lo cual pudo reducir la diversidad funcional.

En la plantación de teca (TECA) los índices multidimensionales de la diversidad funcional mostraron variaciones temporales que reflejaron el desarrollo de la plantación. La riqueza funcional mostró un aumento en los primeros años y, luego, disminuyó. Este patrón coincidió con el previamente descrito por Martínez-Salinas (2016) para la riqueza y abundancia de especies de la comunidad residente. Por el contrario, la equidad funcional mostró una disminución en los primeros años y un posterior aumento, mientras que la divergencia funcional aumentó con el paso de los años. Martínez-Salinas (2016) sugirió que con el desarrollo de la plantación hubo un crecimiento progresivo del sotobosque, que pudo favorecer el desplazamiento de las aves en los niveles bajos y medios en donde se ubicaban las redes de niebla y, luego, con el crecimiento de los árboles, las aves probablemente tendían a volar hacia el dosel. A su vez, es probable que el mayor desarrollo del sotobosque en los primeros años generara una estructura vegetal más compleja y, por lo tanto, una mayor cantidad de microhábitats que favorecieron la coexistencia de especies con diferentes rasgos. Lo anterior se traduce en un mayor espacio funcional ocupado por la comunidad. Posteriormente, con el crecimiento de las copas y el cierre del dosel, también pudo generarse una simplificación en la estructura de la plantación que condujo al aumento de la equidad funcional con el paso del tiempo. Betancurt-Grisales *et al.* (2021) argumentaron que los altos valores de equidad funcional en plantaciones de eucalipto pueden deberse a que con la simplificación de la estructura del hábitat existen menos nichos y, a su vez, estos son ocupados de manera uniforme. Es decir que, con la reducción en el número de especies hacia los últimos años del monitoreo, las pocas especies presentes se distribuyeron uniformemente en un espacio funcional reducido.

En cuanto a la diversidad filogenética, NRDC y CAAB mostraron una tendencia a aumentar inicialmente y una posterior disminución, ESCV se mantuvo estable en los primeros años y, luego, aumentó, mientras que CAAZ aumentó linealmente entre el inicio y el final del monitoreo. Dichas tendencias de aumento en la diversidad filogenética en los diferentes usos de suelo, en distintos momentos del monitoreo, pueden atribuirse a la captura de nuevas especies no passeriformes año tras año, como las pertenecientes a las familias *Columbidae* y *Cuculidae* en NRDC; *Cracidae*, *Caprimulgidae*, *Trochilidae* y *Momotidae* en CAAB; *Trochilidae*, *Accipitridae* y *Ardeidae* en ESCV; *Columbidae*, *Trochilidae*, *Charadriidae* y *Ardeidae* en CAAZ. Estas familias corresponden a linajes evolutivamente más antiguos que la mayoría de

los passeriformes, por lo que ocupan ramas más distantes dentro del árbol filogenético y su presencia incrementa de manera notable la diversidad filogenética de la comunidad.

Frishkoff *et al.* (2014) modelaron la probabilidad de extinción y/o recolonización de las especies de aves en reservas forestales, sistemas agrícolas diversificados y monocultivos intensivos durante 12 años en diferentes regiones de Costa Rica y encontraron que la probabilidad de que una especie no persistiera de un año a otro (probabilidad de extinción) era mayor en los usos de suelo agrícolas y menor en las reservas forestales. A su vez, las especies evolutivamente distintas experimentaron las mayores tasas de extirpación. Aunado a esto, la probabilidad de que una especie estuviera ausente un año, pero presente al siguiente (probabilidad de colonización) fue baja en los tres usos de suelo. No obstante, las especies evolutivamente distintas colonizaron los usos de suelo agrícolas con menos frecuencia que las especies menos distintas. En esta investigación, las tendencias de aumento en los usos de suelo más simples en cuanto a su estructura vertical (ESCV y CAAZ) reflejaron la capacidad de las especies evolutivamente distintas para colonizar estos usos de suelo a través del tiempo.

La caracterización intra e interanual de la estructura filogenética mostró una tendencia general hacia el agrupamiento en los ocho usos de suelo, de acuerdo con los valores SES de PD, MPD y MNTD. Con excepción de NRDC, CAPO y ESCV, que tendieron a la sobredispersión en enero-febrero, junio y diciembre, respectivamente; y CAAZ, que tendió a la sobredispersión entre el 2016 y 2018. Keaghan *et al.* (2023) sugirieron que una comunidad con una alta proporción de especies migratorias puede estar en promedio más agrupada filogenéticamente respecto a comunidades con menos especies migratorias debido a que estas especies se restringen a los órdenes Anseriformes, Charadriiformes y Passeriformes. En este caso, el agrupamiento filogenético intraanual encontrado en los diferentes usos de suelo no podría ser explicado por la migración, debido a la baja proporción de especies migratorias neotropicales capturadas (19 %) respecto a las residentes (81 %); además, la mayoría de las especies asociadas a los órdenes Anseriformes y Charadriiformes están adaptadas para la vida acuática (Cornell Lab of Ornithology 2025).

Por su parte, el agrupamiento observado en BOSQ puede ser debido al sesgo inducido por el método empleado, que no permitió la representación de la totalidad de la comunidad de aves de este uso de suelo, de modo que las especies compartieron menos historia evolutiva de la esperada y, por lo tanto, fueron filogenéticamente más cercanas en este uso de suelo. En los demás usos de suelo, posiblemente actúen los filtros ambientales, los cuales filtran a especies mucho más similares entre sí de lo esperado por el azar. En paisajes agrícolas, se ha encontrado reiterativamente que el mecanismo que actúa sobre el ensamblaje de las comunidades de aves es el filtrado ambiental (Frishkoff *et al.*, 2014; Sreekar *et al.* 2021; Rurangwa *et al.* 2021; Bouvier *et al.* 2023). Frishkoff *et al.* (2014) hallaron que los tres tipos de uso de suelo se diferenciaron en su diversidad filogenética, la cual fue mayor en las reservas forestales y disminuyó hacia los monocultivos intensivos. Dichas diferencias las atribuyeron a (i) los cambios en la composición de las comunidades entre los usos de suelo agrícolas y las reservas forestales, (ii) la pérdida de especies entre sistemas agrícolas diversificados y monocultivos intensivos y (iii) al aumento de la relación entre especies, puesto que en las reservas forestales las comunidades mostraron sobredispersión mientras que en los usos agrícolas estaban agrupadas filogenéticamente. En la presente tesis, el vínculo en la diversidad filogenética

encontrada entre los usos de suelo y su estructura filogenética puede ser atribuida a la similitud en la composición de las comunidades a través del gradiente de intensificación en la gestión del uso de suelo (Martínez-Salinas 2016).

A diferencia de Frishkoff *et al.* (2014), este estudio integró ocho usos de suelo que siguieron un gradiente de complejidad estructural e intensificación. Los resultados demostraron que las aves se desplazan a través de dicho gradiente, lo cual posibilita mantener la funcionalidad (grupos funcionales) y estructura filogenética de las comunidades en el paisaje a través del tiempo. Los sistemas agroforestales han demostrado ser facilitadores del desplazamiento de aves entre remanentes de hábitat. Van Der Wal *et al.* (2012), por ejemplo, encontraron similitudes en la diversidad taxonómica entre distintas clases agroforestales, las cuales atribuyeron al movimiento de las aves entre sistemas. En el presente estudio, los usos de suelo intermedios del gradiente permiten mantener al paisaje conectado, por lo cual deben ser considerados de alta prioridad para la gestión dentro del CBVCT.

Esta propuesta se suma a la información generada en el CBVCT respecto a la respuesta desde diferentes enfoques que ha tenido la biodiversidad ante la pérdida y fragmentación de ecosistemas y sus implicaciones para la conservación. Los esfuerzos del monitoreo a largo plazo y sus resultados demuestran que dentro del CBVCT hay espacios como el campus del Catie y su finca comercial que favorecen conectar hábitats para las aves y contribuyen a la viabilidad de sus poblaciones. Los patrones de riqueza y abundancia previamente expuestos se enriquecieron al analizar las dimensiones funcional y filogenética, puesto que demostraron que estas comunidades no solo son estables, sino que también se relacionan estructuralmente a lo largo del gradiente.

La ventana de tiempo analizada tiene un gran valor en el estudio multifacético de la diversidad de comunidades de aves con respecto al uso del suelo, ya que previamente se han llevado a cabo múltiples estudios comparativos entre usos de suelo sin considerar los patrones temporales que siguen los diferentes enfoques de la diversidad más allá de la estacionalidad. Este estudio evidencia que las comunidades de aves responden a cambios en el manejo, ciclos de cultivo y estructura del hábitat en los diferentes usos de suelo.

Futuras investigaciones que busquen comprender si estrategias de conservación como el CBVCT están siendo efectivas para la conservación de diferentes grupos biológicos deben considerar réplicas de los diferentes usos de suelo. En este caso, la falta de réplicas no permite hacer una generalización de los resultados hacia lo que ocurre en el corredor, pero sí conocer más acerca de las comunidades de aves de esta área en particular y, a su vez, la contribución a los esfuerzos de conservación del corredor. Al integrar múltiples dimensiones de la diversidad, se demuestra que la funcionalidad y la historia evolutiva de las comunidades pueden mantenerse a través de paisajes productivos, siempre y cuando se preserve un mosaico adecuado de usos, que integre sistemas diversificados, para promover la conservación de especies de aves y su conectividad.

Con todo lo anterior, se subraya la necesidad de generar políticas públicas locales adaptadas a cada mosaico productivo en particular, reconociendo el efecto que puede tener la composición y el arreglo de los diferentes usos de suelo en el paisaje, las características particulares de la vegetación y los gradientes ambientales presentes, pues se ha demostrado que estas variables

generan una respuesta idiosincrásica de cada dimensión de la diversidad (Monge *et al.* 2022). En particular, sistemas diversificados, como los usos de suelo intermedios del gradiente evaluado, actúan como puentes ecológicos que conectan fragmentos de ecosistemas y permiten mantener la funcionalidad e historia evolutiva de las comunidades de aves en el paisaje. En ese sentido, mediante incentivos o la planificación territorial, se debe garantizar su presencia y permanencia en paisajes productivos.

Asimismo, el monitoreo a largo plazo es crucial como herramienta de gestión, pues facilita evidenciar la efectividad de las políticas implementadas. Estos resultados aportan evidencia de la necesidad de integrar indicadores funcionales y filogenéticos para evaluar el estado de la diversidad de las aves, sobre lo cual ya hay un avance en la integración de indicadores filogenéticos para evaluar el estado de la biodiversidad a nivel global (Faith *et al.* 2018; Gumbs *et al.* 2023).

CONCLUSIONES

La aproximación multifacética de la diversidad de las comunidades de aves del campus de Catie y su finca comercial, a través de un gradiente de intensificación de usos de suelo, ratificó la necesidad de integrar múltiples enfoques (taxonómico, funcional y filogenético) para comprender la dinámica de las aves a través de paisajes heterogéneos que integran actividades productivas y fragmentos de hábitats naturales. El monitoreo a largo plazo, llevado a cabo por el PMA, constituyó una oportunidad para evidenciar los patrones que siguen estas comunidades a través del tiempo y que, a pesar de la estabilidad taxonómica en la mayoría de usos de suelo evaluados, su funcionalidad e historia filogenética sí lograron reflejar tendencias estacionales y temporales.

Los cambios estacionales encontrados no estuvieron propiamente relacionados con los eventos de migración. Un ejemplo de ello fue el uso de suelo CAAZ, el cual mostró un marcado cambio intraanual a nivel funcional y filogenético, directamente relacionado con la gestión agrícola del sitio.

Las tendencias temporales de los índices de diversidad funcional, las medias ponderadas de los rasgos considerados y los índices de diversidad filogenética reflejaron el dinamismo de estas comunidades en los diferentes usos de suelo a través del tiempo, más allá del número de especies y sus abundancias. Lo anterior es fundamental para la toma de decisiones informadas frente a la conservación.

La estructura filogenética de estas comunidades mostró una tendencia general hacia el agrupamiento filogenético. En el caso del uso de suelo BOSQ, este agrupamiento podría relacionarse con el sesgo inducido por el método de captura que no permitió el monitoreo de los estratos superiores. En los demás usos de suelo, es posible que el mecanismo operante sobre los ensamblajes sean los filtros ambientales, como ha sido descrito previamente en comunidades de aves asociadas a paisajes agrícolas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andresen, E; Arroyo-Rodríguez, V; Escobar, F. 2018. Tropical Biodiversity: The Importance of Biotic Interactions for Its Origin, Maintenance, Function, and Conservation. Cham, Springer International Publishing. p. 1-13 DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_1.
- Betancurt-Grisales, JF; Vargas-Daza, AM; Castaño-Villa, GJ; Ospina-Bautista, F. 2021. Bird functional diversity in restored and secondary forests of the Colombian Andes. *Restoration Ecology* 29(3). DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.13315>.
- Brito, D; Oliveira, LC; Oprea, M; Mello, MAR. 2009. An overview of Brazilian mammalogy: trends, biases and future directions. *Zoologia (Curitiba)* 26(1):67-73. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000100011>.
- Caro, T; Rowe, Z; Berger, J; Wholey, P; Dobson, A. 2022. An inconvenient misconception: Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conservation Letters* 15(3). DOI: <https://doi.org/10.1111/conl.12868>.
- Casanoves, F; Alejandro, J; Rienzo, D. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos (en línea). s.l., s.e. Disponible en <https://www.researchgate.net/publication/283466039>.
- Ceballos, G; Ehrlich, PR. 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(51):19374-19379. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0609334103>.
- Chapman, PM; Tobias, JA; Edwards, DP; Davies, RG. 2018. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. *Journal of Applied Ecology* 55(4):1604-1614. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13073>.
- DeClerck, FAJ; Chazdon, R; Holl, KD; Milder, JC; Finegan, B; Martinez-Salinas, A; Imbach, P; Canet, L; Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* 143(10):2301-2313. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.026>.
- Develey, PF; Martensen, AC. 2006. As aves da Reserva Florestal do Morro Grande (Cotia, SP). *Biota Neotropica* 6(2). DOI: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000200008>.
- Devictor, V; Mouillot, D; Meynard, C; Jiguet, F; Thuiller, W; Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13(8):1030-1040. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>.
- Dirzo, R; Raven, PH. 2003. Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28(1):137-167. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>.
- Dirzo, R; Young, HS; Galetti, M; Ceballos, G; Isaac, NJB; Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345(6195):401-406. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1251817>.

- Ericson, PGP; Anderson, CL; Britton, T; Elzanowski, A; Johansson, US; Källersjö, M; Ohlson, JI; Parsons, TJ; Zuccon, D; Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters* 2(4):543-547. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0523>.
- Faith, DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1):1-10. DOI: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3).
- Faith, DP; Veron, S; Pavoine, S; Pellens, R. 2018. Indicators for the Expected Loss of Phylogenetic Diversity. Cham, Springer International Publishing. p. 73-91 DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-93145-6_4.
- Finegan, B; Delgado, D; Hernández Gordillo, AL; Zamora Villalobos, N; Núñez Florez, R; Díaz Santos, F; Vilchez Mendoza, S. 2023. Multi-dimensional temperature sensitivity of protected tropical mountain rain forests. *Frontiers in Forests and Global Change* 6. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1214911>.
- Flynn, DFB; Gogol-Prokurat, M; Nogeire, T; Molinari, N; Richers, BT; Lin, BB; Simpson, N; Mayfield, MM; DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12(1):22-33. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>.
- Foley, JA; DeFries, R; Asner, GP; Barford, C; Bonan, G; Carpenter, SR; Chapin, FS; Coe, MT; Daily, GC; Gibbs, HK; Helkowski, JH; Holloway, T; Howard, EA; Kucharik, CJ; Monfreda, C; Patz, JA; Prentice, IC; Ramankutty, N; Snyder, PK. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309(5734):570-574. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1111772>.
- Frishkoff, LO; Karp, DS; M'Gonigle, LK; Mendenhall, CD; Zook, J; Kremen, C; Hadly, EA; Daily, GC. 2014. Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. *Science* 345(6202):1343-1346. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1254610>.
- Frishkoff, LO; Ke, A; Martins, IS; Olimpi, EM; Karp, DS. 2019. Countryside Biogeography: the Controls of Species Distributions in Human-Dominated Landscapes. *Current Landscape Ecology Reports* 4(2):15-30. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40823-019-00037-5>.
- Garnier, E; Cortez, J; Billès, G; Navas, M-L; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussaint, J-P. 2004. PLANT FUNCTIONAL MARKERS CAPTURE ECOSYSTEM PROPERTIES DURING SECONDARY SUCCESSION. *Ecology* 85(9):2630-2637. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0799>.
- Gibson, L; Lee, TM; Koh, LP; Brook, BW; Gardner, TA; Barlow, J; Peres, CA; Bradshaw, CJA; Laurance, WF; Lovejoy, TE; Sodhi, NS. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478(7369):378-381. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature10425>.
- Gómez, C; Tenorio, EA; Montoya, P; Cadena, CD. 2016. Niche-tracking migrants and niche-switching residents: evolution of climatic niches in New World warblers (Parulidae).

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 283(1824):20152458. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2458>.
- Gumbs, R; Chaudhary, A; Daru, BH; Faith, DP; Forest, F; Gray, CL; Kowalska, A; Lee, W; Pellens, R; Pipins, S; Pollock, LJ; Rosindell, J; Scherson, RA; Owen, NR. 2023. Indicators to monitor the status of the tree of life. *Conservation Biology* 37(6). DOI: <https://doi.org/10.1111/cobi.14138>.
- Habibullah, MS; Din, BH; Tan, S-H; Zahid, H. 2022. Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. *Environmental Science and Pollution Research* 29(1):1073-1086. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>.
- Harvey, MG; Bravo, GA; Claramunt, S; Cuervo, AM; Derryberry, GE; Battilana, J; Seeholzer, GF; McKay, JS; O'Meara, BC; Faircloth, BC; Edwards, S V.; Pérez-Emán, J; Moyle, RG; Sheldon, FH; Aleixo, A; Smith, BT; Chesser, RT; Silveira, LF; Cracraft, J; Brumfield, RT; Derryberry, EP. 2020. The evolution of a tropical biodiversity hotspot. *Science* 370(6522):1343-1348. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaz6970>.
- Helsen, K; Van Meerbeek, K; Honnay, O; Hermy, M. 2011. Conservation credit for plant species diversity of small nature reserves in an agricultural matrix. *Plant Ecology and Evolution* 144(3):289-298. DOI: <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.467>.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 1-235 p.
- Huber, GH; Turbek, SP; Bostwick, KS; Safran, RJ. 2016. Comparative analysis reveals migratory swallows (Hirundinidae) have less pointed wings than residents. *Biological Journal of the Linnean Society* . DOI: <https://doi.org/10.1111/bij.12875>.
- Isbell, F; Balvanera, P; Mori, AS; He, J; Bullock, JM; Regmi, GR; Seabloom, EW; Ferrier, S; Sala, OE; Guerrero-Ramírez, NR; Tavella, J; Larkin, DJ; Schmid, B; Outhwaite, CL; Pramual, P; Borer, ET; Loreau, M; Omotoriogun, TC; Obura, DO; Anderson, M; Portales-Reyes, C; Kirkman, K; Vergara, PM; Clark, AT; Komatsu, KJ; Petchey, OL; Weiskopf, SR; Williams, LJ; Collins, SL; Eisenhauer, N; Trisos, CH; Renard, D; Wright, AJ; Tripathi, P; Cowles, J; Byrnes, JE; Reich, PB; Purvis, A; Sharip, Z; O'Connor, MI; Kazanski, CE; Haddad, NM; Soto, EH; Dee, LE; Díaz, S; Zirbel, CR; Avolio, ML; Wang, S; Ma, Z; Liang, J; Farah, HC; Johnson, JA; Miller, BW; Hautier, Y; Smith, MD; Knops, JM; Myers, BJ; Harmáčková, Z V; Cortés, J; Harfoot, MB; Gonzalez, A; Newbold, T; Oehri, J; Mazón, M; Dobbs, C; Palmer, MS. 2023. Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecology and the Environment* 21(2):94-103. DOI: <https://doi.org/10.1002/fee.2536>.
- Jarzyna, MA; Stagge, JH. 2023. Decoupled spatiotemporal patterns of avian taxonomic and functional diversity. *Current Biology* 33(6):1153-1161.e4. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.066>.
- Jaureguiberry, P; Titeux, N; Wiemers, M; Bowler, DE; Coscieme, L; Golden, AS; Guerra, CA; Jacob, U; Takahashi, Y; Settele, J; Díaz, S; Molnár, Z; Purvis, A. 2022. The direct drivers

- of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances* 8(45). DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>.
- Karp, DS; Ziv, G; Zook, J; Ehrlich, PR; Daily, GC. 2011. Resilience and stability in bird guilds across tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(52):21134-21139. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1118276108>.
- Keaghan, JY; Skeels, A; Foley, RA. 2023. Global variation in the relationship between avian phylogenetic diversity and functional distance is driven by environmental context and constraints. *Global Ecology and Biogeography* 32(12):2122-2134. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13762>.
- Kembel, SW; Cowan, PD; Helmus, MR; Cornwell, WK; Morlon, H; Ackerly, DD; Blomberg, SP; Webb, CO. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26(11):1463-1464. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>.
- Laliberte, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Laliberté, E; Legendre, P; Shipley, B; Laliberté, ME. 2014. Package ‘FD’. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. :28.
- Leroy, F; Reif, J; Storch, D; Keil, P. 2023. How has bird biodiversity changed over time? A review across spatio-temporal scales. *Basic and Applied Ecology* 69:26-38. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.03.004>.
- Liu, C; Guénard, B; Blanchard, B; Peng, Y; Economo, EP. 2016. Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecological Monographs* 86(2):215-227. DOI: <https://doi.org/10.1890/15-1464.1>.
- Luck, GW; Daily, GC. (2003). TROPICAL COUNTRYSIDE BIRD ASSEMBLAGES: RICHNESS, COMPOSITION, AND FORAGING DIFFER BY LANDSCAPE CONTEXT. 13. s.l., s.e.
- Lukhele, SM; Shapiro, JT; Mahlaba, TAM; Sibiya, MD; McCleery, RA; Fletcher, RJ; Monadjem, A. 2021. Influence of sugarcane growth stages on bird diversity and community structure in an agricultural-savanna environment. *Heliyon* 7(3):e06563. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e06563>.
- Martínez-Salinas, A. 2016. Contribution of agricultural land uses to bird conservation: a case study of ecosystem service provisioning. *Turrialba, Catie*. 158 p.
- Martínez-Salinas, A; Declerck, F. 2010. El papel de los agroecosistemas y bosques en la conservación de aves dentro de corredores biológicos. *Mesoamericana* 14(3):35-50.
- Mason, NWH; Mouillot, D; Lee, WG; Wilson, JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111(1):112-118.

- Matuoka, MA; Benchimol, M; Almeida-Rocha, JM de; Morante-Filho, JC. 2020. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. *Ecological Indicators* 116. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106471>.
- Van Meerbeek, K; Helsen, K; Hermy, M. 2014. Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. *Biodiversity and Conservation* 23(9):2259-2272. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0720-8>.
- Monge, O; Dullinger, S; Fusani, L; Schulze, CH. 2022. Taxonomic, functional and phylogenetic bird diversity response to coffee farming intensity along an elevational gradient in Costa Rica. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 326:107801. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107801>.
- Mouchet, MA; Villéger, S; Mason, NWH; 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>.
- Msuha, MJ; Carbone, C; Pettorelli, N; Durant, SM. 2012. Conserving biodiversity in a changing world: land use change and species richness in northern Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 21(11):2747-2759. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0331-1>.
- Myers, N; Mittermeier, RA; Mittermeier, CG; da Fonseca, GAB; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853-858. DOI: <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- Newbold, T; Scharlemann, JPW; Butchart, SHM; Şekercioğlu, ÇH; Alkemade, R; Booth, H; Purves, DW. 2013. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1750). DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2131>.
- Ng, WH; Fink, D; La Sorte, FA; Auer, T; Hochachka, WM; Johnston, A; Dokter, AM. 2022. Continental-scale biomass redistribution by migratory birds in response to seasonal variation in productivity. *Global Ecology and Biogeography* 31(4):727-739. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13460>.
- OIMT. 2021. Biodiversidad: una cuesta difícil de escalar (en línea). *Actualidad Forestal Tropical (TFU)* 30(1). Disponible en www.itto.int,.as.
- Oliveira, HS; Posso, SR; dos Anjos, L. 2023. Effects of migratory bird species on functional diversity in Mato Grosso do Sul, center-western Brazil. *Ornithology Research* 32(1):85-93. DOI: <https://doi.org/10.1007/s43388-023-00157-x>.
- Pavoine, S; Bonsall, MB. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86(4):792-812. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>.

- Rocha, J; Laps, RR; Machado, CG; Campiolo, S. 2019. The conservation value of cacao agroforestry for bird functional diversity in tropical agricultural landscapes. *Ecology and Evolution* 9(14):7903-7913. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5021>.
- Rodrigues, ASL; Gaston, KJ. 2002. Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation* 105(1):103-111. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00208-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00208-7).
- Rodrigues, JFM; Botero, CA. 2025. The global determinants of climate niche breadth in birds. *Nature Communications* 16(1):3685. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-025-58815-1>.
- Rosser, AM; Mainka, SA. 2002. Overexploitation and Species Extinctions. *Conservation Biology* 16(3):584-586. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01635.x>.
- Rubolini, D; Liker, A; Garamszegi, LZ; Møller, AP; Saino, N. 2015. Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: A primer (en línea). *Current zoology* . Disponible en www.birdtree.org.
- Rurangwa, ML; Aguirre-Gutiérrez, J; Matthews, TJ; Niyigaba, P; Wayman, JP; Tobias, JA; Whittaker, RJ. 2021. Effects of land-use change on avian taxonomic, functional and phylogenetic diversity in a tropical montane rainforest. *Diversity and Distributions* 27(9):1732-1746. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.13364>.
- Salgado-Negret, B. 2015. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves (en línea). Salgado-Negret, B (ed.). Bogotá, D. C., s.e. 1-236 p. Disponible en <https://www.researchgate.net/publication/298344382>.
- Schleuter, D; Daufresne, M; Massol, F; Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80(3):469-484. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>.
- Sekercioglu, C. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21(8):464-471. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.007>.
- Sekercioglu, CH. 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology* 153(S1):153-161. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0869-4>.
- Sheard, C; Neate-Clegg, MHC; Alioravainen, N; Jones, SEI; Vincent, C; MacGregor, HEA; Bregman, TP; Claramunt, S; Tobias, JA. 2019. The latitudinal gradient in hand-wing-index: global patterns and predictors of wing morphology in birds. s.l., s.e. DOI: <https://doi.org/10.1101/816603>.
- _____. 2020. Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nature Communications* 11(1):2463. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16313-6>.
- Singh, R; Verma, AK; Prakash, S. 2023. The web of life: Role of pollution in biodiversity decline. *International Journal of Fauna and Biological Studies* 10(3):49-52. DOI: <https://doi.org/10.22271/23940522.2023.v10.i3a.1003>.

- Somveille, M; Manica, A; Butchart, SHM; Rodrigues, ASL. 2013. Mapping Global Diversity Patterns for Migratory Birds. PLoS ONE 8(8):e70907. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070907>.
- Sreekar, R; Si, X; Sam, K; Liu, J; Dayananda, S; Goodale, U; Kotagama, S; Goodale, E. 2021. Land use and elevation interact to shape bird functional and phylogenetic diversity and structure: Implications for designing optimal agriculture landscapes. Journal of Applied Ecology 58(8):1738-1748. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13927>.
- Srivastava, DS; Cadotte, MW; MacDonald, AAM; Marushia, RG; Mirotchnick, N. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. Ecology Letters 15(7):637-648. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>.
- Thiollay, J-M. 2006. Large Bird Declines with Increasing Human Pressure in Savanna Woodlands (Burkina Faso). Biodiversity and Conservation 15(7):2085-2108. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-004-6684-3>.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In *Levin, S (ed.)*. San Diego, Academic Press. p. 109-120.
- Tobias, JA; Sheard, C; Pigot, AL; Devenish, AJM; Yang, J; Sayol, F; Neate-Clegg, MHC; Alioravainen, N; Weeks, TL; Barber, RA; Walkden, PA; MacGregor, HEA; Jones, SEI; Vincent, C; Phillips, AG; Marples, NM; Montaña-Centellas, FA; Leandro-Silva, V; Claramunt, S; Darski, B; Freeman, BG; Bregman, TP; Cooney, CR; Hughes, EC; Capp, EJ; Varley, ZK; Friedman, NR; Korntheuer, H; Corrales-Vargas, A; Trisos, CH; Weeks, BC; Hanz, DM; Töpfer, T; Bravo, GA; Remeš, V; Nowak, L; Carneiro, LS; Moncada R., AJ; Matysiuková, B; Baldassarre, DT; Martínez-Salinas, A; Wolfe, JD; Chapman, PM; Daly, BG; Sorensen, MC; Neu, A; Ford, MA; Mayhew, RJ; Fabio Silveira, L; Kelly, DJ; Annorabah, NND; Pollock, HS; Grabowska-Zhang, AM; McEntee, JP; Carlos T. Gonzalez, J; Meneses, CG; Muñoz, MC; Powell, LL; Jamie, GA; Matthews, TJ; Johnson, O; Brito, GRR; Zyskowski, K; Crates, R; Harvey, MG; Jurado Zevallos, M; Hosner, PA; Bradfer-Lawrence, T; Maley, JM; Stiles, FG; Lima, HS; Provost, KL; Chibesa, M; Mashao, M; Howard, JT; Mlamba, E; Chua, MAH; Li, B; Gómez, MI; García, NC; Päckert, M; Fuchs, J; Ali, JR; Derryberry, EP; Carlson, ML; Urriza, RC; Brzeski, KE; Prawiradilaga, DM; Rayner, MJ; Miller, ET; Bowie, RCK; Lafontaine, RM; Scofield, RP; Lou, Y; Somarathna, L; Lepage, D; Illif, M; Neuschulz, EL; Templin, M; Dehling, DM; Cooper, JC; Pauwels, OSG; Analuddin, K; Fjeldså, J; Seddon, N; Sweet, PR; DeClerck, FAJ; Naka, LN; Brawn, JD; Aleixo, A; Böhning-Gaese, K; Rahbek, C; Fritz, SA; Thomas, GH; Schleuning, M. 2022. AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. s.l., John Wiley and Sons Inc, vol.25. p. 581-597 DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13898>.
- Tucker, CM; Cadotte, MW; Carvalho, SB; Davies, TJ; Ferrier, S; Fritz, SA; Grenyer, R; Helmus, MR; Jin, LS; Mooers, AO; Pavoine, S; Purschke, O; Redding, DW; Rosauer, DF; Winter, M; Mazel, F. 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. Biological Reviews 92(2):698-715. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12252>.

- Vélez, D; Tamayo, E; Ayerbe-Quiñones, F; Torres, J; Rey, J; Castro-Moreno, C; Ramírez, B; Ochoa-Quintero, JM. 2021. Distribution of birds in Colombia. *Biodiversity Data Journal* 9. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e59202>.
- Vellend, M; Cornwell, WK; Magnuson-Ford, K; Mooers, AØ. (s. f.). *Measuring phylogenetic biodiversity*. s.l., s.e.
- Verhulst, J; Báldi, A; Kleijn, D. 2004. Relationship between land-use intensity and species richness and abundance of birds in Hungary. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104(3):465-473. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.043>.
- Villéger, S; Mason, NWH; Mouillot, D. 2008. NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY. *Ecology* 89(8):2290-2301. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>.
- Violle, C; Navas, M; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5):882-892. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Voskamp, A; Baker, DJ; Stephens, PA; Valdes, PJ; Willis, SG. 2017. Global patterns in the divergence between phylogenetic diversity and species richness in terrestrial birds. *Journal of Biogeography* 44(4):709-721. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12916>.
- Van Der Wal, H; Peña-Álvarez, B; Arriaga-Weiss, SL; Hernández-Daumás, S. 2012. Species, Functional Groups, and Habitat Preferences of Birds in Five Agroforestry Classes in Tabasco, Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology* 124(3):558-571. DOI: <https://doi.org/10.1676/10-111.1>.
- Webb, CO; Ackerly, DD; McPeck, MA; Donoghue, MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1):475-505. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>.
- Wenny, DG; DeVault, TL; Johnson, MD; Kelly, D; H. Sekercioglu, C; Tomback, DF; Whelan, CJ. 2011. The Need to Quantify Ecosystem Services Provided by Birds. *The Auk* 128(1):1-14. DOI: <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10248>.
- Whelan, CJ; Wenny, DG; Marquis, RJ. 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134(1):25-60. DOI: <https://doi.org/10.1196/annals.1439.003>.
- Wood, SN; Pya, N; Säfken, B. 2016. Smoothing Parameter and Model Selection for General Smooth Models. *Journal of the American Statistical Association* 111(516):1548-1563. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986>.
- Xu, Y; Price, M; Que, P; Zhang, K; Sheng, S; He, X; Wen, Z; Wang, B. 2023. Ecological predictors of interspecific variation in bird bill and leg lengths on a global scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290(2003). DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1387>.
- 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

Zappi, DC; Filardi, FLR; Leitman, P; Souza, VC; Walter, BMT; Pirani, JR; Morim, MP; Queiroz, LP; Cavalcanti, TB; Mansano, VF; Forzza, RC; Abreu, MC; Acevedo-Rodríguez, P; Agra, MF; Almeida Jr., EB; Almeida, GSS; Almeida, RF; Alves, FM; Alves, M; Alves-Araújo, A; Amaral, MCE; Amorim, AM; Amorim, B; Andrade, IM; Andreatta, RHP; Andrino, CO; Anunciação, EA; Aona, LYS; Aranguren, Y; Aranha Filho, JLM; Araújo, AO; Araújo, AAM; Araújo, D; Arbo, MM; Assis, L; Assis, MC; Assunção, VA; Athiê-Souza, SM; Azevedo, CO; Baitello, JB; Barberena, FFVA; Barbosa, MRV; Barros, F; Barros, LAV; Barros, MJF; Baumgratz, JFA; Bernacci, LC; Berry, PE; Bigio, NC; Biral, L; Bittrich, V; Borges, RAX; Bortoluzzi, RLC; Bove, CP; Bovini, MG; Braga, JMA; Braz, DM; Bringel Jr., JBA; Bruniera, CP; Buturi, C V.; Cabral, E; Cabral, FN; Caddah, MK; Caires, CS; Calazans, LSB; Caliό, MF; Camargo, RA; Campbell, L; Canto-Dorow, TS; Carauta, JPP; Cardiel, JM; Cardoso, DBOS; Cardoso, LJT; Carneiro, CR; Carneiro, CE; Carneiro-Torres, DS; Carrijo, TT; Caruzo, MBR; Carvalho, MLS; Carvalho-Silva, M; Castello, ACD; Cavalheiro, L; Cervi, AC; Chacon, RG; Chautems, A; Chiavegatto, B; Chukr, NS; Coelho, AAOP; Coelho, MAN; Coelho, RLG; Cordeiro, I; Cordula, E; Cornejo, X; Côrtes, ALA; Costa, AF; Costa, FN; Costa, JAS; Costa, LC; Costa-e-Silva, MB; Costa-Lima, JL; Cota, MRC; Couto, RS; Daly, DC; De Stefano, RD; De Toni, K; Dematteis, M; Dettke, GA; Di Maio, FR; Dórea, MC; Duarte, MC; Dutilh, JHA; Dutra, VF; Echternacht, L; Eggers, L; Esteves, G; Ezcurra, C; Falcão Junior, MJA; Feres, F; Fernandes, JM; Ferreira, DMC; Ferreira, FM; Ferreira, GE; Ferreira, PPA; Ferreira, SC; Ferrucci, MS; Fiaschi, P; Filgueiras, TS; Firens, M; Flores, AS; Forero, E; Forster, W; Fortuna-Perez, AP; Fortunato, RH; Fraga, CN; França, F; Francener, A; Freitas, J; Freitas, MF; Fritsch, PW; Furtado, SG; Gaglioti, AL; Garcia, FCP; Germano Filho, P; Giacomini, L; Gil, ASB; Giulietti, AM; A.P.Godoy, S; Goldenberg, R; Gomes da Costa, GA; Gomes, M; Gomes-Klein, VL; Gonçalves, EG; Graham, S; Groppo, M; Guedes, JS; Guimarães, LRS; Guimarães, PJF; Guimarães, EF; Gutierrez, R; Harley, R; Hassemer, G; Hattori, EKO; Hefler, SM; Heiden, G; Henderson, A; Hensold, N; Hiepkö, P; Holanda, ASS; Iganci, JRV; Imig, DC; Indriunas, A; Jacques, EL; Jardim, JG; Kamer, HM; Kameyama, C; Kinoshita, LS; Kirizawa, M; Klitgaard, BB; Koch, I; Koschnitzke, C; Krauss, NP; Kriebel, R; Kuntz, J; Larocca, J; Leal, ES; Lewis, GP; Lima, CT; Lima, HC; Lima, IB; Lima, LFG; Lima, LCP; Lima, LR; Lima, LFP; Lima, RB; Lírio, EJ; Liro, RM; Lleras, E; Lobão, A; Loeuille, B; Lohmann, LG; Loiola, MIB; Lombardi, JA; Longhi-Wagner, HM; Lopes, RC; Lorencini, TS; Louzada, RB; Lovo, J; Lozano, ED; Lucas, E; Ludtke, R; Luz, CL; Maas, P; Machado, AFP; Macias, L; Maciel, JR; Magenta, MAG; Mamede, MCH; Manoel, EA; Marchiorello, MS; Marques, JS; Marquete, N; Marquete, R; Martinelli, G; Martins da Silva, RCV; Martins, ÂB; Martins, ER; Martins, MLL; Martins, M V.; Martins, RC; Matias, LQ; Maya-L., CA; Mayo, S; Mazine, F; Medeiros, D; Medeiros, ES; Medeiros, H; Medeiros, JD; Meireles, JE; Mello-Silva, R; Melo, A; Melo, AL; Melo, E; Melo, JIM; Menezes, CG; Menini Neto, L; Mentz, LA; Mezzonato, AC; Michelangeli, FA; Milward-de-Azevedo, MA; Miotto, STS; Miranda, VFO; Mondin, CA; Monge, M; Monteiro, D; Monteiro, RF; Moraes, MD; Moraes, PLR; Mori, SA; Mota, AC; Mota, NFO; Moura, TM; Mulgura, M; Nakajima, JN; Nardy, C; Nascimento Júnior, JE; Noblick,

L; Nunes, TS; O'Leary, N; Oliveira, AS; Oliveira, CT; Oliveira, JA; Oliveira, LSD; Oliveira, MLAA; Oliveira, RC; Oliveira, RS; Oliveira, RP; Paixão-Souza, B; Parra, LR; Pasini, E; Pastore, JFB; Pastore, M; Paula-Souza, J; Pederneiras, LC; Peixoto, AL; Pelissari, G; Pellegrini, MOO; Pennington, T; Perdiz, RO; Pereira, ACM; Pereira, MS; Pereira, RAS; Pessoa, C; Pessoa, EM; Pessoa, MCR; Pinto, LJS; Pinto, RB; Pontes, TA; Prance, GT; Proença, C; Profice, SR; Pscheidt, AC; Queiroz, GA; Queiroz, RT; Quinet, A; Rainer, H; Ramos, E; Rando, JG; Rapini, A; Reginato, M; Reis, IP; Reis, PA; Ribeiro, ARO; Ribeiro, JELS; Riina, R; Ritter, MR; Rivadavia, F; Rocha, AES; Rocha, MJR; Rodrigues, IMC; Rodrigues, KF; Rodrigues, RS; Rodrigues, RS; Rodrigues, VT; Rodrigues, W; Romaniuc Neto, S; Romão, GO; Romero, R; Roque, N; Rosa, P; Rossi, L; Sá, CFC; Saavedra, MM; Saka, M; Sakuragui, CM; Salas, RM; Sales, MF; Salimena, FRG; Sampaio, D; Sancho, G; Sano, PT; Santos, A; Santos, ÉP; Santos, JS; Santos, MR; Santos-Gonçalves, AP; Santos-Silva, F; São-Mateus, W; Saraiva, DP; Saridakis, DP; Sartori, ÁLB; Scalon, VR; Schneider, Â; Sebastiani, R; Secco, RS; Senna, L; Senna-Valle, L; Shirasuna, RT; Silva Filho, PJS; Silva, AS; Silva, C; Silva, GAR; Silva, GO; Silva, MCR; Silva, MJ; Silva, MJ; Silva, OLM; Silva, RAP; Silva, SR; Silva, TRS; Silva-Gonçalves, KC; Silva-Luz, CL; Simão-Bianchini, R; Simões, AO; Simpson, B; Siniscalchi, CM; Siqueira Filho, JA; Siqueira, CE; Siqueira, JC; Smith, NP; Snak, C; Soares Neto, RL; Soares, KP; Soares, MVB; Soares, ML; Soares, PN; Sobral, M; Sodré, RC; Somner, G V.; Sothers, CA; Sousa, DJL; Souza, EB; Souza, ÉR; Souza, M; Souza, MLDR; Souza-Buturi, FO; Spina, AP; Stapf, MNS; Stefano, M V.; Stehmann, JR; Steinmann, V; Takeuchi, C; Taylor, CM; Taylor, NP; Teles, AM; Temponi, LG; Terra-Araujo, MH; Thode, V; Thomas, WW; Tissot-Squalli, ML; Torke, BM; Torres, RB; Tozzi, AMGA; Trad, RJ; Trevisan, R; Trovó, M; Valls, JFM; Vaz, AMSF; Versieux, L; Viana, PL; Vianna Filho, MDM; Vieira, AOS; Vieira, DD; Vignoli-Silva, M; Vilar, T; Vinhos, F; Wallnöfer, B; Wanderley, MGL; Wasshausen, D; Watanabe, MTC; Weigend, M; Welker, CAD; Woodgyer, E; Xifreda, CC; Yamamoto, K; Zanin, A; Zenni, RD; Zickel, CS. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4):1085-1113. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>.

Zechmeister, HG; Moser, D. 2001. The influence of agricultural land-use intensity on bryophyte species richness. *Biodiversity and Conservation* 10(10):1609-1625. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1012008828522>.

ANEXOS

Análisis exploratorios

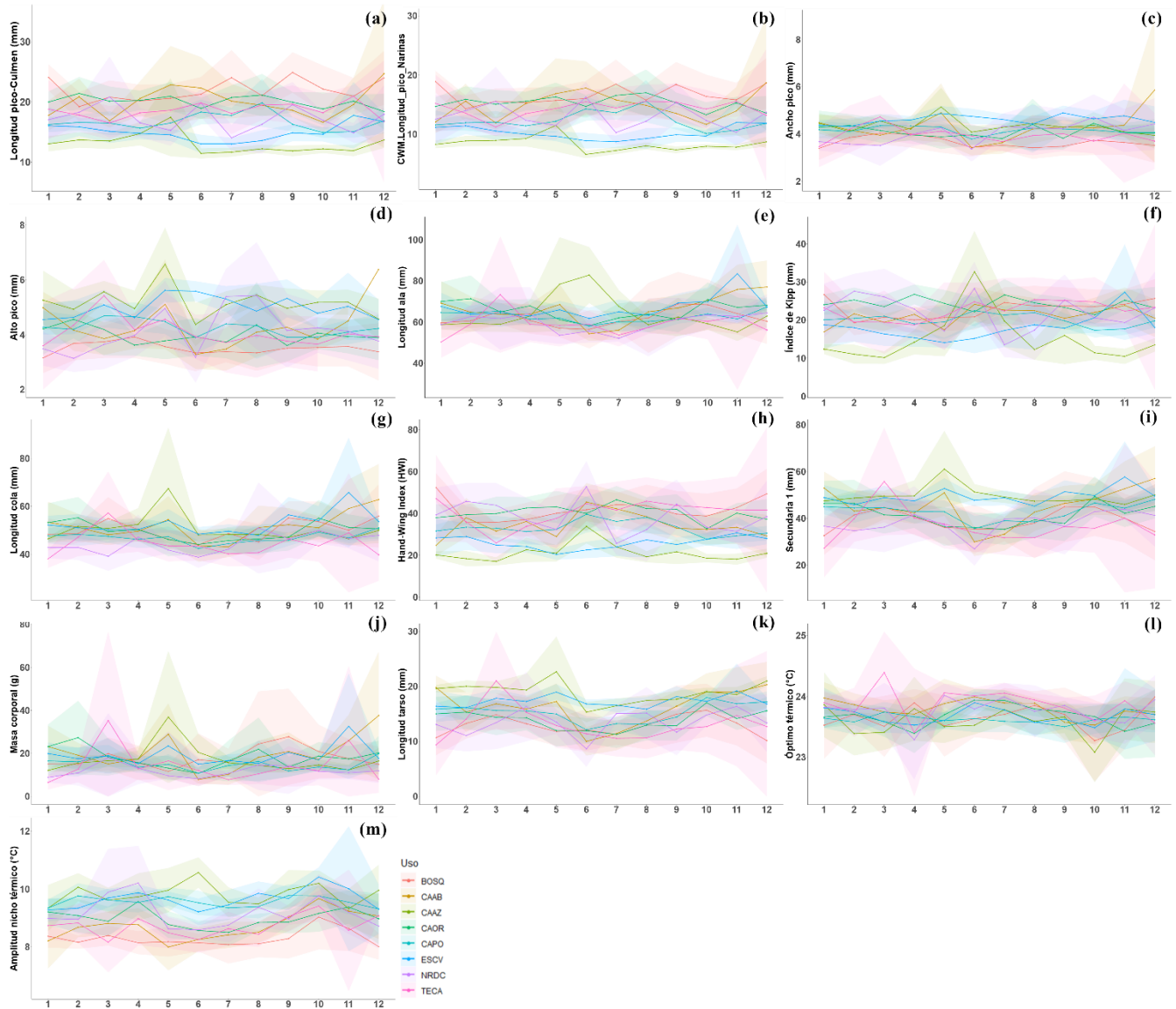


Figura A1. Medias ponderadas de la comunidad intraanuales para los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).

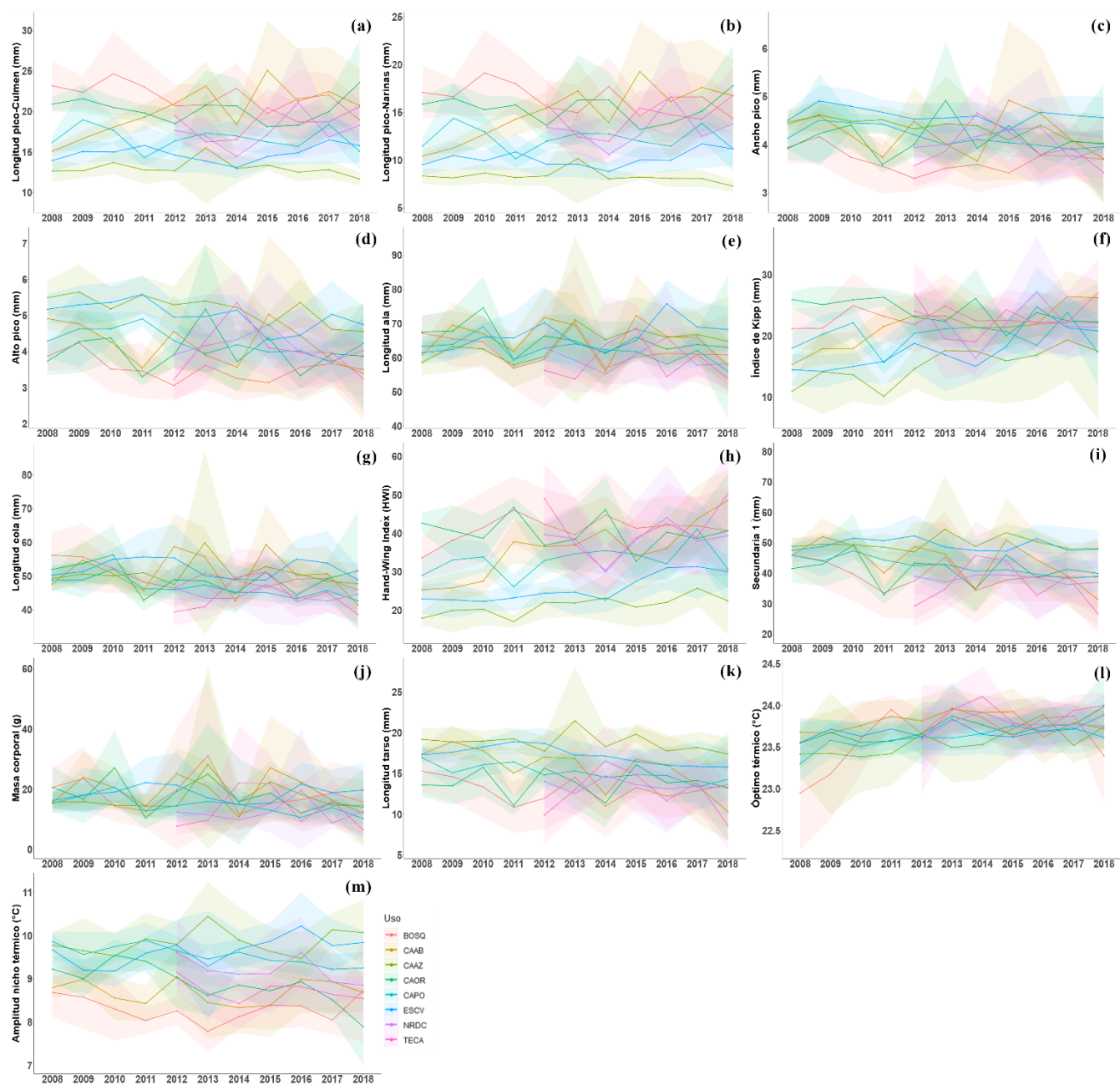


Figura A2. Medias ponderadas de la comunidad interanuales para los 13 rasgos funcionales (a-m). Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).

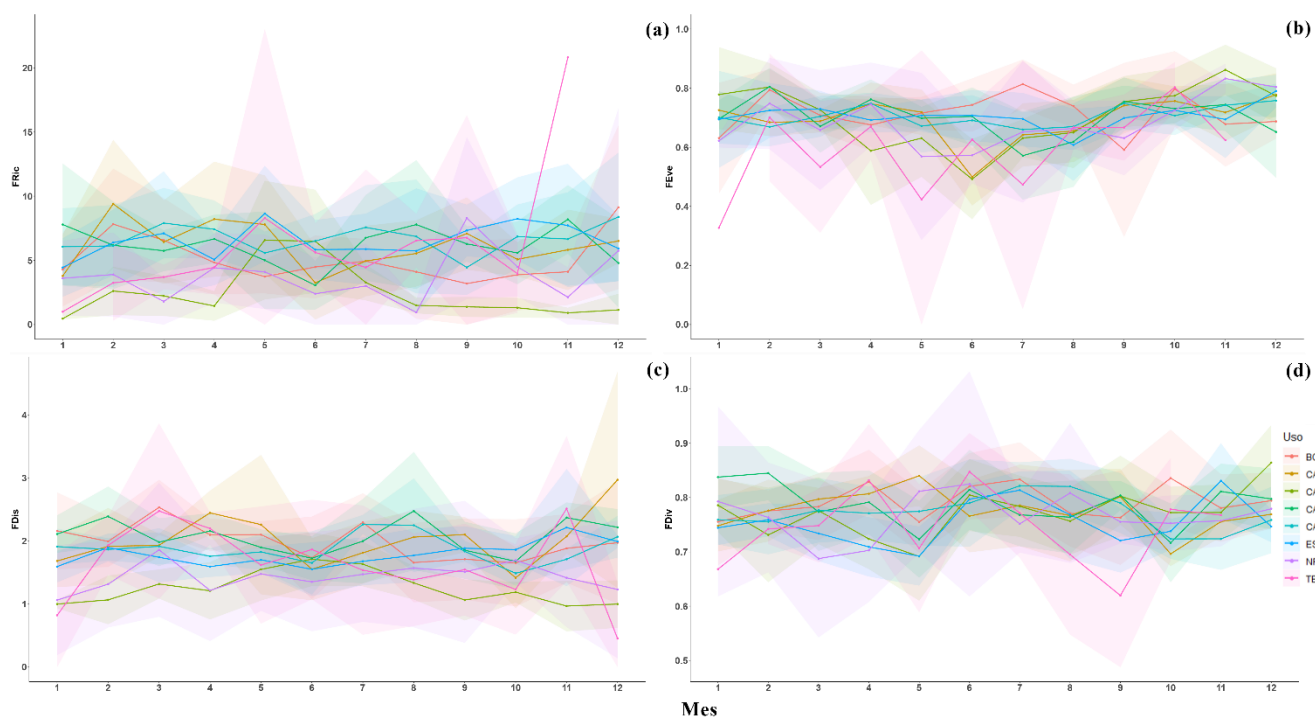


Figura A3. Índices de diversidad funcional intraanuales. (a) Riqueza funcional, (b) equidad funcional, (c) dispersión funcional y (d) divergencia funcional. Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).

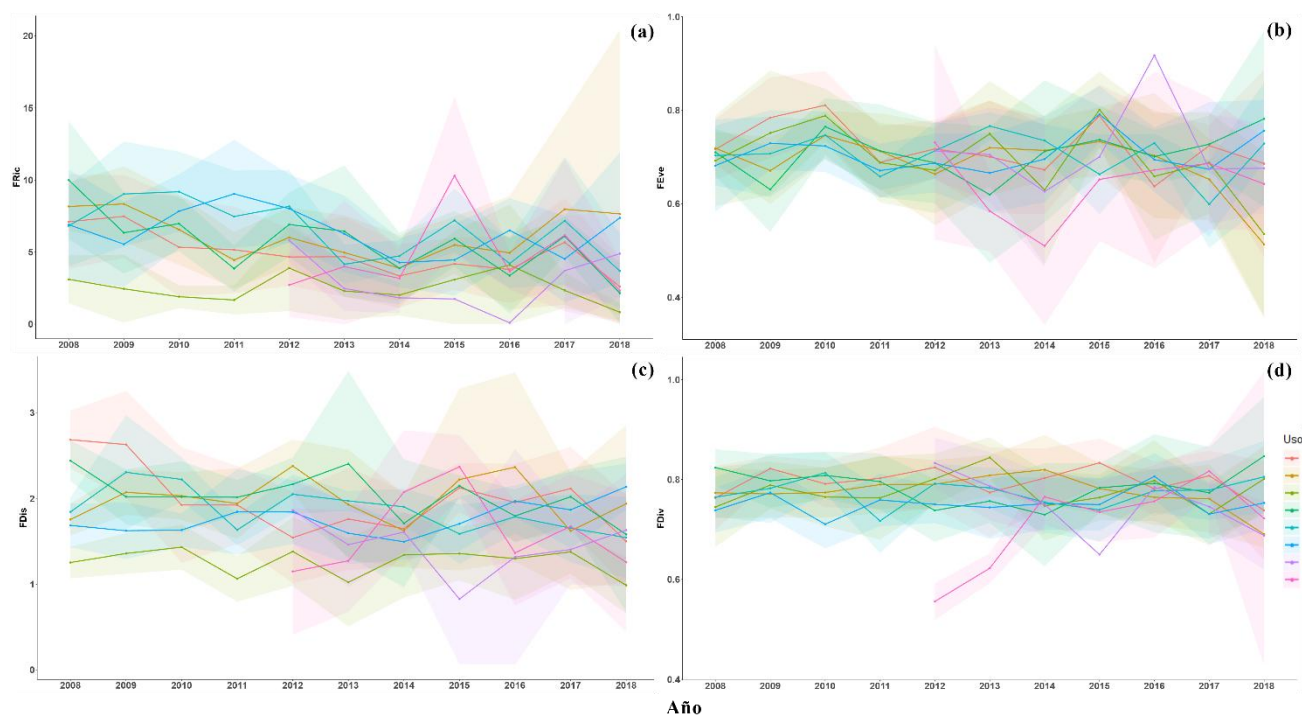


Figura A4. Índices de diversidad funcional interanuales. (a) Riqueza funcional, (b) equidad funcional, (c) dispersión funcional y (d) divergencia funcional. Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).

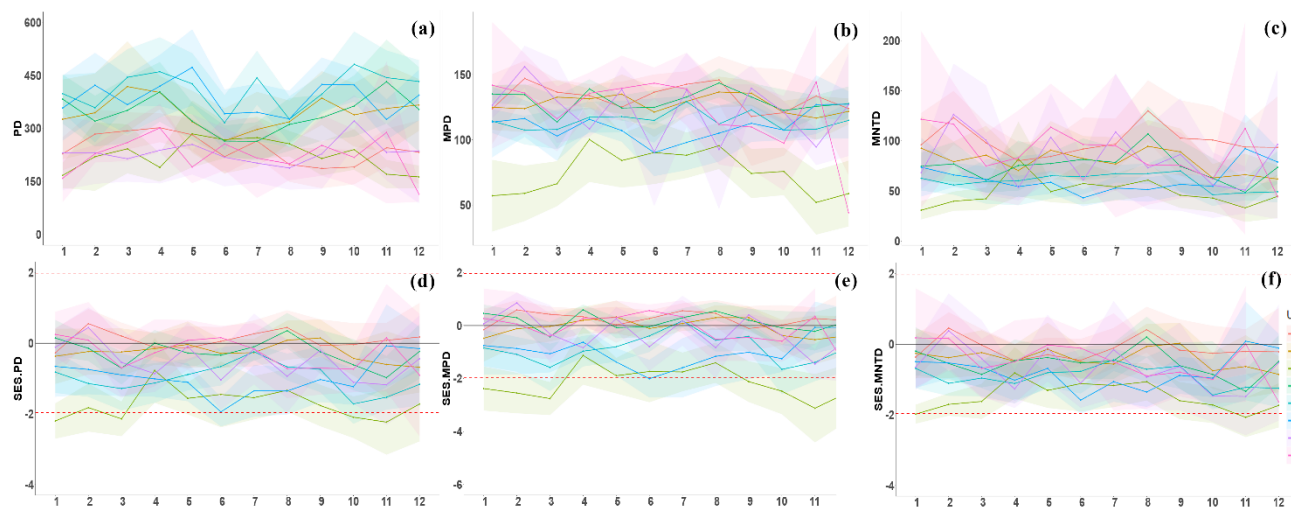


Figura A5. Índices de diversidad filogenética intraanuales (a-c) y sus respectivos modelos nulos SES (d-f). (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).

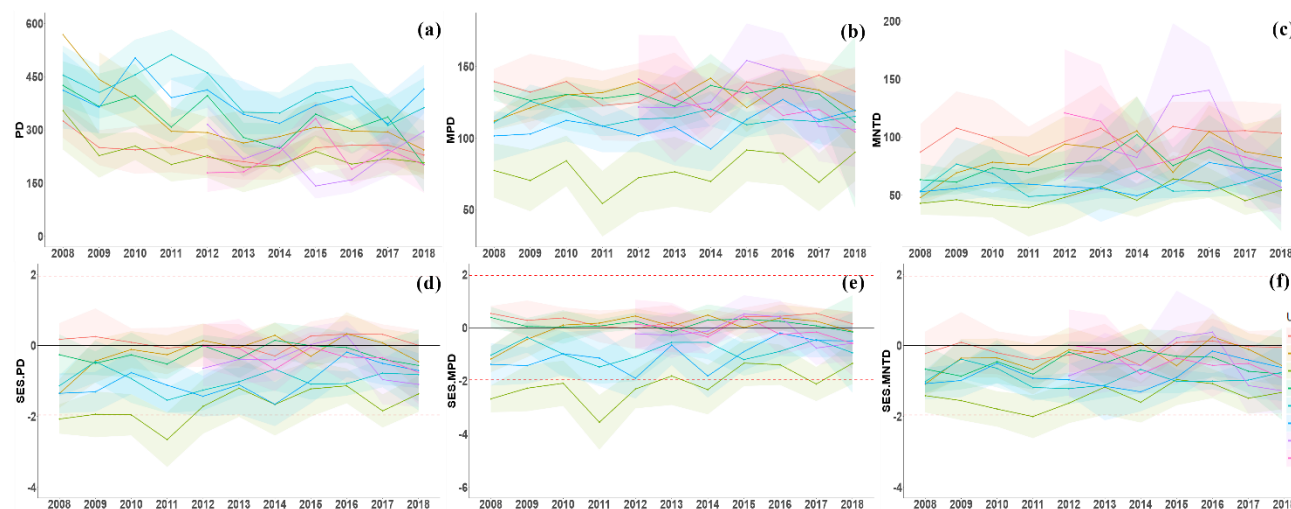


Figura A6. Índices de diversidad filogenética interanuales (a-c) y sus respectivos modelos nulos SES (d-f). (a) Diversidad filogenética, (b) distancia filogenética media entre pares de taxones, (c) distancia filogenética media entre vecinos más cercanos. Especificaciones: bosque (BOSQ), café agroforestal multiestrato (CAAB), cacao agroforestal multiestrato (CAOR), plantación de teca (TECA), plantación de especies mixtas (NRDC), café agroforestal simplificado (CAPO), pasturas con cercas vivas (ESCV) y caña de azúcar (CAAZ).