

Estado de la publicación: No informado por el autor que envía

# Efectos de la cobertura de bosque y la calidad de la matriz sobre la avifauna en paisajes modificados por el hombre

Fredy Vargas

<https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.11866>

Enviado en: 2025-04-30

Postado en: 2025-05-21 (versión 1)

(AAAA-MM-DD)

## **Efectos de la cobertura de bosque y la calidad de la matriz sobre la avifauna en paisajes modificados por el hombre**

### **Effects of forest cover and matrix quality on avifauna in human-modified landscapes**

Fredy Vargas-Cárdenas<sup>ab</sup>

<sup>a</sup>Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510. Ciudad de México. México.

<sup>b</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México, 0451. Ciudad de México, México.

E-mail: [fredyvarcar@gmail.com](mailto:fredyvarcar@gmail.com)

#### **Resumen**

Los paisajes modificados por el hombre (PMH) son un componente de la superficie terrestre en el que se encuentran remanentes de hábitat natural embebidos en matrices antrópicas. Sin embargo, menos de la mitad del área de estas matrices está compuesta por asentamientos humanos y agricultura intensiva; la mayor parte está compuesta por usos agrícolas de baja intensidad (por ej., sistemas silvopastoriles y agroforestales, cultivos anuales de pequeña escala, ganadería extensiva, entre otros). Una mayor cobertura de estos usos de menor intensidad implica una mayor calidad de la matriz que hace que estas áreas tengan gran potencial para conservación de la biodiversidad. En este estudio evalué, a través de una revisión de la literatura reciente, los efectos que tienen la calidad de la matriz y el porcentaje de cobertura de bosque sobre la diversidad de aves en PMH a nivel de comunidad y grupos

ecológicos, así como su impacto en las poblaciones. Además, analicé como estas características en los PMH se relacionan con los procesos ecológicos de homogenización y diferenciación biótica. Esta fue una revisión enfocada en la región tropical, en la que tuve en cuenta estudios en donde el ecosistema nativo era bosque y en los que el grupo de estudio eran las aves. En términos generales, concluyo que dos elementos clave que se deben considerar para garantizar un mayor aporte de los PMH a la conservación de aves son la calidad de la matriz (atenúa los efectos de la pérdida de bosque y favorece la diversidad taxonómica) y la cobertura de bosque (favorece principalmente la diversidad taxonómica en general y ciertos grupos ecológicos). Sin embargo, pocos estudios han evaluado directamente cómo la pérdida del porcentaje de cobertura de bosque y la calidad de la matriz ocasionan procesos de homogenización y diferenciación biótica en comunidades de aves. También hacen falta estudios de largo plazo para entender cómo están ocurriendo los procesos de ocupación, persistencia y colonización en comunidades de aves en PMH.

*Palabras clave:* Aves, deforestación, diferenciación biótica, homogenización biótica.

## **Abstract**

Human-modified landscapes (HMLs) are a component of the Earth's surface containing remnants of natural habitat embedded in anthropogenic matrices. However, less than half of the area of these matrices is composed of human settlements and intensive agriculture; the majority is comprised of low-intensity agricultural uses (e.g., silvopastoral and agroforestry systems, small-scale annual crops, extensive livestock farming, among others). Greater coverage of these lower-intensity uses implies higher matrix quality, making these areas highly potent for biodiversity conservation. In this study, I evaluated, through a review of recent literature, the effects of matrix quality and percentage forest cover on bird diversity in HMLs at the community and ecological group levels, as well as their impact on populations. I also analyzed how these characteristics in HMLs relate to ecological processes of biotic homogenization and differentiation. This review focused on the tropical region, considering studies in which the native ecosystem was forest and birds were the study group. In general terms, I conclude that two key elements that must be considered to ensure a greater contribution of HMPs to bird conservation are matrix quality (which mitigates the effects of forest loss and favors taxonomic diversity) and forest cover (which primarily favors taxonomic diversity in general and certain ecological groups). However, few studies have directly evaluated how the loss of forest cover percentage and matrix quality cause processes of homogenization and biotic differentiation in bird communities. Long-term studies are also needed to understand how occupancy, persistence, and colonization processes occur in HMP bird communities.

Keywords: Birds, deforestation, biotic differentiation, biotic homogenization.

## Introducción

Los ecosistemas boscosos actualmente ocupan cerca de la tercera parte de la superficie continental de la tierra y solo un 18 % de esta superficie corresponde a áreas protegidas (FAO 2020). Este porcentaje no es alentador, ya que está lejos del 50% que teóricamente se plantea cómo el necesario para mantener la biodiversidad terrestre para cada ecorregión (Locke, 2013; Dinerstein et al., 2017). Además, un mayor porcentaje de áreas protegidas no necesariamente garantiza una efectiva conservación de la biodiversidad, porque normalmente estas áreas están rodeadas por una gran cantidad de áreas antropizadas (51.6 %). Áreas conservadas y áreas modificadas por el hombre no pueden ser manejadas de manera independiente las unas de las otras (Watson et al., 2014; Ellis, 2019). Es importante tener una visión más integral del paisaje en donde se consideren tanto remanentes de hábitat natural y como áreas con intervención antrópica. A estos paisajes integrales se les ha denominado “paisajes modificados por el hombre (PMH)” (Melo et al., 2013, Arroyo-Rodríguez et al., 2020).

A pesar de las altas tasas de deforestación, menos de la mitad de la cobertura terrestre del planeta está compuesta por asentamientos humanos y agricultura intensiva. En cambio, la mayor parte continental del planeta está compuesta por usos agrícolas de baja intensidad (por ej., sistemas silvopastoriles y agroforestales, cultivos anuales de pequeña escala, ganadería extensiva, entre otros), áreas restauradas y remanentes de hábitat natural (Ellis 2019). Estos usos agrícolas de baja intensidad son áreas reconocidas por su gran potencial para conservación de la biodiversidad. PMH con mosaicos que incluyan estos usos del suelo de menor intensidad, tienen la capacidad mantener una mayor diversidad de diferentes grupos de organismos que paisajes con usos antrópicos de mayor intensidad (Leyequien et al., 2010; Watling et al., 2011; Sekercioglu, 2012; Duflot et al., 2015; Mendenhall et al., 2016; Gardiner et al., 2018; Rooduijn et al., 2018; Galán-Acedo et al., 2019; Sawatzky et al., 2019).

Entender la respuesta de los organismos a la deforestación nos permitirá poder tomar mejores decisiones respecto a las estrategias de su conservación. Sin embargo, para acercarnos a este entendimiento es necesario contar con monitoreos robustos que nos permitan evidenciar los patrones de cambio de biota a lo largo del tiempo. En la actualidad se cuenta con muchos estudios que han evaluado a corto plazo la respuesta de las comunidades de aves a la pérdida de cobertura de bosque y cambios en la calidad de la matriz. Entre las múltiples variables de respuesta que se han analizado se encuentran, entre otras: la abundancia, riqueza y composición de especies (Hiron et al., 2015; Wolfe et al., 2015); diversidad taxonómica, filogenética y funcional (Coster et al., 2015; Klingbeil y Willig 2016; Boesing et al., 2018); probabilidad de aparición (Morante-Filho et al., 2020); y capacidad de dispersión (Volpe et al., 2016; Biz et al., 2017). Si bien, estos estudios a corto plazo ya dan cuenta de cambios importantes de la comunidad de aves a causa de la pérdida de cobertura de bosque y disminución de la calidad de la matriz, es importante conocer cuál es la tendencia de la comunidad de aves a mediano y largo plazo (Hiron et al., 2013). Además, teniendo en cuenta que no todas las especies ni grupos ecológicos de aves responden de la misma manera a estas alteraciones (Morante-Filho et al., 2015; Matuoka et al., 2020; Spake et al., 2020), tener estudios que analicen la dinámica y viabilidad de sus poblaciones en los PMH son necesarios. En este sentido, estudios a largo plazo y a nivel de población permiten conocer cómo están sucediendo procesos de ocupación, persistencia y colonización de las especies de aves que conforman la comunidad, tras estas modificaciones en el paisaje (Redhead et al., 2018; Şekercioglu et al., 2019; Hendershot et al., 2020; Lindenmayer et al., 2020; Moreno-Opo 2020). Estudios con estas características han empezado a tomar fuerza en los últimos años, pero siguen siendo escasos (Allen et al., 2019; Bowler et al., 2019; Hendershot et al., 2020; Price et al., 2020; Kamp et al., 2021).

Las aves han sido uno de los grupos de organismos más estudiados en PMH (Uezu et al., 2005; Leyequien et al., 2010; Neuschulz et al., 2013; Buechley et al., 2015; Carrara et al., 2015; Morante-Filho et al., 2015; Redhead et al., 2018; Boesing et al., 2018; Cadavid-Florez et al., 2020). Actualmente existe mucha evidencia de cómo este grupo responde a diferentes disturbios en los PMH. En el trópico, se ha encontrado que dos de las principales condiciones que determinan la diversidad de aves en PMH son la cobertura de bosque (Morante-Filho et al., 2015, 2018, 2020; Matuoka et al., 2020; Moreno-Opo 2020; Cabral et al., 2021) y la calidad de la matriz (Leyequien et al., 2010; Neuschulz et al., 2013; Cadavid-Florez et al., 2020; Hendershot et al., 2020; Morante-Filho et al., 2020). Sin embargo, todavía hay vacíos de información sobre la respuesta diferencial a la pérdida de bosque, que se puede presentar entre grupos ecológicos y entre especies. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es, a través de una revisión de literatura reciente, evaluar los efectos de la cobertura de bosque y la calidad de la matriz sobre la diversidad de aves a nivel de comunidad y grupos ecológicos, así como sobre las poblaciones; en PMH. Para esta revisión, en el buscador de Google scholar, realicé una búsqueda en la que incluí los siguientes términos: forest loss, biotic homogenisation, biotic differentiation, beta diversity (por ser una métrica habitual para medir homogenización y diferenciación botica), tropical region, y bird studies. Con estos criterios de búsqueda encontré 1550 resultados, de estos seleccioné aquellos que efectivamente se llevaron a cabo zonas en donde hábitat nativo fuera bosque, que evaluaran diversidad beta para evidenciar procesos de homogenización y diferenciación botica, y en los que el grupo de estudio eran las aves. En algunos casos utilicé ejemplos de estudios de otras latitudes, en cuyo caso específico en el ejemplo la región en la que se llevó a cabo. Finalmente, revisé detalladamente 116 estudios. A partir de esta revisión, elaboré un modelo conceptual de

distribución de las especies de aves entre el bosque y la matriz de un PMH, a lo largo de un gradiente de pérdida de cobertura de bosque. También, identifiqué cómo los estudios de corto y largo plazo pueden ayudar a entender los procesos de ocupación, permanencia y colonización o desaparición de especies en PMH. Además, analicé dos procesos ecológicos importantes que pueden ocurrir entre las comunidades de aves de PMH, conocidos como homogenización biótica (HB) y diferenciación biótica (DB). En esta revisión, comienzo hablando sobre los efectos que tiene la pérdida de cobertura de bosque sobre la diversidad en general y particularmente sobre las aves. Después, muestro cómo la calidad de la matriz puede llegar a ser una característica que atenuar los efectos negativos que ocasiona de la pérdida de cobertura de bosque sobre la biodiversidad, además muestro cómo la cobertura de bosque y la calidad de la matriz, son dos variables que están en constante interacción. Luego, señalo la necesidad de llevar a cabo estudios a largo plazo para entender los cambios que están teniendo las comunidades de aves frente al fenómeno de la deforestación. A continuación, explico los procesos de homogenización y diferenciación biótica, los cuales ocurren como consecuencia de los cambios en las comunidades de aves a causa de la deforestación. Finalmente, hago unas conclusiones finales de los temas abordados a lo largo de esta revisión.

### **Los efectos de la pérdida de cobertura de bosque sobre las aves**

Muchos estudios coinciden en que la pérdida de cobertura de bosque afecta negativamente las comunidades de aves en los PMH (Neuschulz et al., 2011; Mulwa et al., 2013; Bregman et al., 2014; Boesing et al., 2018; Betts et al., 2019; Moreno-Opo, 2020). Sin embargo, la respuesta puede cambiar dependiendo de los atributos de la comunidad sobre los que se está evaluando

el efecto, tales como la diversidad taxonómica y la diversidad funcional. Cuando la variable de respuesta es la diversidad taxonómica, hay amplio consenso en el efecto negativo que ejerce la pérdida de cobertura de bosque sobre la diversidad (Bregman et al., 2014; Ochoa-Quintero et al., 2015; Decaëns et al., 2018; Boesing et al., 2018, Spake et al., 2020); la composición (es decir una disminución en la similaridad taxonómica entre comunidades de paisajes más deforestados y comunidades de áreas conservadas de referencia, Häkkinen et al., 2018); y la abundancia y equitatividad de las comunidades de aves (Shoffner et al., 2018; Spake et al., 2020). Es importante resaltar que este efecto no necesariamente es lineal, sino que pueden ocurrir cambios abruptos en los atributos de la comunidad a determinados porcentajes de cobertura de bosque (Boesing et al., 2018; Decaëns et al., 2018).

No obstante, en algunos casos también se ha encontrado que el efecto de la pérdida de cobertura de bosque no es detectable cuando se analiza toda la comunidad (Morante-Filho et al., 2015, Boesing et al., 2018), debido a que no todas las especies responden igualmente a este disturbio. Esta respuesta diferencial, hace que los efectos se contrarresten y por lo tanto no se observen cambios significativos a nivel de la comunidad. La riqueza de especies de algunos grupos de aves, como por ejemplo las especialistas de bosque, puede disminuir más drásticamente con la pérdida de cobertura (Morante-Filho et al., 2015), mientras que la riqueza de especies generalistas de hábitat puede no ser afectada e incluso incrementar (Morante-Filho et al., 2015; Vargas-Cárdenas et al., 2022).

Aunque para la diversidad funcional también se ha encontrado el efecto negativo de la pérdida de bosque (Devictor et al., 2008; Coster et al., 2015; Gámez-Virués et al., 2015), algunos estudios no han reportado efecto sobre esta métrica de diversidad (Coster et al., 2015); e incluso se ha encontrado un incremento de la diversidad funcional (Matuoka et al., 2020). Sin embargo, la integridad funcional de la comunidad (que se refiere a la diferencia en la

composición de especies de una comunidad particular con la de una comunidad con una condición de referencia) se ve fuertemente afectada (Neuschulz et al., 2011; Coster et al., 2015). Al igual que para la diversidad taxonómica, los cambios en la diversidad funcional son más perceptibles cuando se consideran los grupos ecológicos de aves especialistas de bosque y generalistas de hábitat por separado (Matuoka et al., 2020). La diversidad funcional de aves especialistas de bosque disminuye significativamente con la pérdida de cobertura de bosque, mientras que la diversidad funcional de especies generalistas de hábitat no se ve afectada (Matuoka et al., 2020).

También a nivel de grupos ecológicos por preferencia alimentaria, hay una respuesta diferencial ante la pérdida de cobertura de bosque (Bregman et al., 2014; Morante-Filho et al., 2015). Se ha encontrado que las aves insectívoras y frugívoras son las primeras en disminuir su riqueza y abundancia en comparación a otros gremios tróficos como las omnívoras y granívoras (Sekercioglu et al., 2002; Bregman et al., 2014; Morante-Filho et al., 2015; Spake et al., 2020), lo que pone en riesgo la provisión de importantes servicios ecosistémicos prestados por este grupo de aves, como el control de plagas y la dispersión de semillas (Sekercioglu 2012).

### **La calidad de la matriz atenúa los efectos negativos de la pérdida de cobertura de bosque**

Actualmente, las matrices antrópicas pasaron de ser vistas como un problema a una oportunidad para la conservación, considerando que la extensión actual de áreas naturales en el planeta no es suficiente para garantizar la conservación de toda la biodiversidad existente (Dinerstein et al., 2017). Matrices de alta calidad en PMH (por ej. matrices que contienen sistemas agroforestales, bosque secundario, cercas vivas, corredores biológicos, árboles

dispersos) favorecen la diversidad de aves en comparación con matrices de baja calidad (Harvey et al., 2006; Hawes et al., 2008; Hiron et al., 2013; Frishkoff et al., 2014; Klingbeil and Willig 2016; Mendenhall et al., 2016), pero no sustituyen a un bosque natural (Şekercioglu et al., 2019; Hendershot et al., 2020). Sin embargo, también se ha encontrado que, aunque algunos sistemas agroforestales pueden mantener riqueza, abundancia y diversidad similares a las de los bosques, la composición de los ensamblajes de aves se modifica drásticamente (Harvey and González-Villalobos, 2007).

Matrices de alta calidad pueden atenuar los efectos negativos de la pérdida de cobertura de bosque en PMH (Figura 1). Se ha visto, por ejemplo, que matrices de alta calidad favorecen la diversidad de aves residentes (Frishkoff et al., 2014; Hendershot et al., 2020; Cabral et al., 2021) y migratorias (Dänhardt et al., 2010), brindan alimento y refugio para las aves (Tarbox et al., 2018; Yashmita-Ulman et al., 2018) y favorecen la conectividad del paisaje (Uezu et al., 2008; Watling et al., 2011; Biz et al., 2017; Silva et al., 2020). Se ha encontrado que el incremento de la calidad de la matriz a través de restauración ecológica puede favorecer la supervivencia de nidos de aves de interés para la conservación (Belder et al., 2020). Además, la composición de especies en áreas restauradas es más parecida a la de hábitats naturales (da Silva et al., 2019). Por otro lado, matrices de alta calidad pueden retrasar las pérdidas abruptas de diversidad a escala del paisaje (Boesing et al., 2018).

La diversidad de aves que alberga la matriz está fuertemente determinada por su composición vegetal. Tipos de cobertura con vegetación más diversa y compleja estructuralmente presentan mayor diversidad de aves que áreas con menor diversidad de especies vegetales y más homogéneas estructuralmente (Harvey et al., 2006; Frishkoff et al., 2014; Stirnemann et al., 2014; Wuczyński 2016; Šálek et al., 2018). Por ejemplo, en sistemas agroforestales la

densidad y altura de los árboles favorecen la diversidad de aves (Leyequien et al., 2010; Cabral et al., 2021).

Otro aspecto positivo que se le ha atribuido a una alta calidad de la matriz es que incrementa la conectividad del paisaje (Uezu et al., 2008; Watling et al., 2011) porque favorece la dispersión de las aves (Biz et al., 2017; Silva et al., 2020). Entre los elementos de la matriz que favorecen la conectividad del paisaje están los sistemas agroforestales (Uezu et al., 2008), franjas de bosque (normalmente riparios) (Hawes et al., 2008), cercas vivas (Pulido-Santacruz and Renjifo, 2011) y árboles aislados (Fischer and Lindenmayer, 2002; Silva et al., 2020). En matrices de alta calidad se reduce el riesgo de depredación, entonces los organismos tienen mayor dispersión a través del paisaje, mejorando la conectividad del paisaje (Storch et al., 2005; Biz et al., 2017). Por el contrario, cuando las matrices contrastan con el área de bosque, es posible que algunas especies limiten su dispersión, especialmente aquellas especialistas de bosque que suelen evitar las zonas abiertas (Volpe et al., 2016). La fuerte influencia del tipo de matriz en la dispersión de los organismos puede ser tal, que se ha encontrado que individuos de una misma especie de ave de sotobosque pueden mantenerse más tiempo en la matriz y moverse por más sitios, cuando la matriz está compuesta por plantaciones forestales que cuando se compone de pastizales (Biz et al., 2017).

Así como con la cobertura de bosque, no todas las especies o grupos ecológicos de aves responden igualmente a la calidad de la matriz del paisaje. Se ha visto que, en coberturas más alteradas las aves generalistas no disminuyen su abundancia mientras que aves especialistas de bosque sí lo hacen (Shahabuddin et al., 2021).

**La cobertura de bosque y la calidad de la matriz, dos variables que interactúan**

Entender que tanto influye el porcentaje de cobertura de bosque en el paisaje sobre la comunidad de aves que se encuentra en las áreas de matriz, y viceversa, que tanto la matriz que rodea los remantes de bosque influye sobre la comunidad de aves que estos albergan, ha despertado interés entre los ecólogos en las últimas dos décadas (Leyequien et al., 2010; Klingbeil y Willig 2016; Häkkinen et al., 2018; Reider et al., 2018; Cabral et al., 2021). Varios estudios han encontrado que la diversidad de aves en diferentes tipos de cobertura de la matriz está fuertemente influenciada por el porcentaje de cobertura de bosque en el paisaje (Radford y Bennett 2007; Leyequien et al., 2010; Cabral et al., 2021). Por ejemplo, se ha encontrado que la cantidad de cobertura de bosque del paisaje favorece en mayor medida la diversidad de aves de sistemas agroforestales de cacao, que características propias del agroecosistema como el área basal de árboles y cierre del dosel (Cabral et al., 2021). Sin embargo, aunque en menor medida, una característica de la matriz, como lo es la densidad de sistemas agroforestales, también tiene efecto sobre la diversidad de aves que se encuentran en diferentes tipos de cobertura de la matriz (Leyequien et al., 2010; Cabral et al., 2021).

También se ha encontrado que la diversidad de aves en los remanentes de bosque de PMH se favorece por la calidad de la matriz que los rodea (Klingbeil y Willig 2016; Reider et al., 2018). Por ejemplo, en fragmentos de bosque de coníferas del noreste de Estados Unidos, encontraron un mayor efecto de la calidad de la matriz sobre la diversidad de aves (taxonómica, funcional y filogenética) que de la cantidad de cobertura de bosque a nivel del paisaje (Klingbeil y Willig 2016). Sin embargo, otros estudios no han reportado ningún efecto (Häkkinen et al., 2018) o un efecto débil (Smith et al., 2011) de la matriz sobre la diversidad de los fragmentos de bosque en el paisaje. Por ejemplo, en áreas de bosque protegidas en Finlandia, no encontraron ningún efecto de la calidad de la matriz sobre la composición de aves de las áreas de bosque (Häkkinen et al., 2018). Sin embargo, el recambio de especies en

áreas de conservación inmersas en matrices de menor calidad fue menor (Häkkinen et al., 2018). En resumen, hay una influencia mutua entre la cobertura de bosque y la calidad de la matriz sobre la diversidad de aves que alberga cada uno de estos componentes del paisaje. Sin embargo, esta influencia se da en diferentes magnitudes, siendo más fuerte la influencia que puede tener el bosque sobre comunidad de aves la matriz, que la que puede tener la matriz sobre la comunidad de aves del bosque.

### **Evaluación de la dinámica de la comunidad de aves en PMH**

Hay una tendencia general a largo plazo de la disminución de la abundancia y riqueza de aves en los PMH (Frenzel et al., 2016; Virkkala 2016; Allen et al., 2019; Bowler et al., 2019; Şekercioglu et al., 2019; Kamp et al., 2021). También, se han evidenciado procesos de diferenciación biótica a escalas regionales, entre comunidades de aves en tipos de cobertura con diferente grado de modificación (Allen et al., 2019); y procesos de homogenización biótica a escalas más grandes (Monnet et al., 2014). Sin embargo, al comparar entre comunidades asociadas a un mismo tipo de cobertura, se ha evidenciado procesos de homogenización biótica a escalas pequeñas y de diferenciación biótica a escalas grandes (Karp et al., 2012).

Las tendencias negativas no solo se han detectado en hábitats modificados. Áreas de bosque conservado también han experimentado disminución en la abundancia de aves a largo plazo (Faaborg et al., 2013; Virkkala, 2016). Esto sugiere que no solo alteraciones, como la pérdida de cobertura de bosque y disminución de la calidad de la matriz, están afectando negativamente las comunidades de aves, sino que probablemente otros factores como el cambio climático (Virkkala, 2016) o deudas de extinción (Kuussaari et al., 2009) también

pueden estar influyendo. Lo preocupante es que la combinación de estos factores hace que el efecto negativo sea aún más fuerte. Por ejemplo, se ha encontrado que las aves de hábitats más alterados son más sensibles a cambios en el clima a largo plazo (Hendershot et al., 2020).

La respuesta de la comunidad de aves también puede obedecer a filtros ambientales del pasado, más que a alteraciones recientes de su hábitat (Spake et al., 2020). Por ejemplo, en regiones templadas que históricamente han estado más expuestas a disturbios antrópicos, existe notablemente menor proporción de aves especialistas de bosque al interior de los fragmentos, que en regiones tropicales en donde los disturbios han sido más recientes (Betts et al., 2019). No obstante, es importante señalar que, en el caso anterior, la respuesta de los organismos al disturbio no está determinada únicamente por el tiempo de exposición, sino que también pueden intervenir de manera significativa otros factores, como el clima.

Así como la respuesta instantánea de las aves a alteraciones en el paisaje, las tendencias a largo plazo cambian entre aves de diferentes grupos ecológicos. En un estudio de 24 años, tras pérdidas drásticas de cobertura de bosque, se encontró que aves especialistas de bosque disminuyen su abundancia inmediatamente y es posible que continúen disminuyendo, mientras que la mayoría de las aves especialistas de zonas abiertas y generalistas de hábitat incrementan su abundancia (Price et al., 2020). Además, encontraron que las generalistas toman ventaja desde el primer año de seguimiento y continúan aumentando su abundancia con el tiempo, mientras que las especialistas de zonas abiertas colonizan en el décimo año (Price et al., 2020). En contraste, en Alemania se ha reportado un incremento en las poblaciones de aves de bosque, atribuido al aumento de cobertura de bosque durante las últimas décadas (Kamp et al., 2021). Además, también en este país, aves de sistemas agrícolas, especialmente las que anidan en el suelo, siguen experimentando disminución en sus poblaciones, mientras que aves especialistas de bosque están incrementando (Kamp et

al., 2021). Otros grupos de aves que han mostrado tendencias negativas a largo plazo en sus poblaciones en PMH han sido las aves insectívoras (Bowler et al., 2019), migratorias de largas distancias (Bowler et al., 2019; Kamp et al., 2021) y especies adaptadas al frío (Bowler et al., 2019; Kamp et al., 2021).

Los esfuerzos por conservar una mayor cantidad de cobertura de bosque y una mejor calidad de la matriz para favorecer la diversidad de aves a largo plazo han sido efectivos en países como España, Australia, Inglaterra y Costa Rica (Redhead et al., 2018; Şekercioglu et al., 2019; Lindenmayer et al., 2020; Moreno-Opo, 2020). Estudios de monitoreo a mediano y largo plazo han sido clave para evidenciar la efectividad en términos de conservación de estos esfuerzos. En paisajes con mayor cobertura de bosque, la probabilidad de ocupación a largo plazo incrementa para muchas especies de aves de interés para conservación (Lindenmayer et al., 2020). En tanto que, el mejoramiento de la matriz tras planes de restauración ha hecho que especies de aves que sufrieron disminución de sus poblaciones por la pérdida de cobertura de bosque, logren recuperarse (Moreno-Opo, 2020). También, esquemas de manejo agroambientales que mejoran la calidad de la matriz, han favorecido la abundancia de aves a largo plazo frente a áreas productivas sin un esquema de manejo (Redhead et al., 2018). Además, la comunidad de aves en cultivos intensivos experimenta mayor disminución de sus poblaciones y son más susceptibles a cambios en el clima a lo largo del tiempo que comunidades de sistemas agrícolas diversificados y de fragmentos de bosque (Şekercioglu et al., 2019; Hendershot et al., 2020).

**Homogenización y Diferenciación biótica: posibles trayectorias de la diversidad de aves ante la modificación del paisaje**

Tras la pérdida en la cobertura de bosque y disminución de la calidad de la matriz en los PMH, los cambios en las comunidades de aves pueden dar paso a procesos de homogenización biótica (HB) y diferenciación biótica (DB; Mckinney y Lockwood, 1999; Olden y Poff, 2003). Estos conceptos empezaron a cobrar importancia en las discusiones sobre la crisis de la biodiversidad en la última década del siglo pasado (Mckinney y Lockwood, 1999). En la actualidad, estos conceptos siguen vigentes y relevantes (Tabarelli et al., 2012; Olden et al., 2016; Filgueiras et al., 2021). La HB hace referencia al aumento de la similitud (genética, taxonómica o funcional) de biotas regionales o comunidades a lo largo del tiempo (Mckinney and Lockwood, 1999; Olden y Poff, 2003; Olden y Rooney, 2006). Se sugiere que este proceso obedece al remplazamiento de especies nativas y/o susceptibles disturbios (generalmente muchas especies) por especies exóticas y/o generalistas más tolerantes a disturbios (generalmente pocas especies; Mckinney y Lockwood 1999; Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006; Tabarelli et al., 2012). En contraste, la desaparición y/o la colonización de algunas especies también puede disminuir la similitud entre biotas o comunidades, dando paso al proceso conocido como diferenciación biótica (Olden y Poff, 2003; Arroyo-Rodríguez et al., 2013).

Pocos estudios han evaluado directamente cómo la pérdida del porcentaje de cobertura de bosque se relaciona a procesos de HB y DB en comunidades de aves. Entre los pocos estudios que se han realizado, algunos han encontrado que la cantidad de bosque primario mitiga la HB entre los remanentes de bosque (Kormann et al., 2018). Por otra parte, se ha encontrado que, en paisajes más deforestados, las aves generalistas de hábitat experimentan HB entre fragmentos de bosque, mientras que las especialistas de bosque presentan DB (Morante-Filho et al., 2016). La explicación a este fenómeno es que la pérdida de cobertura de bosque impone filtros ambientales y limita la dispersión de aves especialistas de bosque. Estudios que

evalúen directamente el efecto de la calidad de la matriz sobre estos procesos tampoco son comunes. Sin embargo, en un estudio en Finlandia se encontró que la HB al interior del bosque está influenciada por la calidad de matriz, pues bosques rodeados por matrices de baja calidad presentaban mayor similitud entre sitios de muestreo (Häkkinen et al., 2018). En este estudio, atribuyen la HB a la proliferación de especies más comunes y abundantes desde las matrices de baja calidad hacia las áreas de bosque.

Otros estudios han evaluado cómo la pérdida de cobertura de bosque y la disminución de la calidad de la matriz conllevan a procesos de HB y DB, a través de estudios a lo largo de gradientes de intensidad de uso del suelo (Karp et al., 2012; Solar et al., 2015; Vázquez-Reyes et al., 2017; Allen et al., 2019). Estos estudios han encontrado que las áreas de bosque presentan mayor DB, mientras que coberturas alteradas tienden a la HB (Solar et al., 2015; Vázquez-Reyes et al., 2017).

#### *La escala, un factor determinante de HB o DB*

La escala es un factor determinante a la hora de evaluar procesos de HB y DB. Evidenciar uno u otro proceso y su interpretación, dependen de la escala espacial y temporal, así como atributos de las comunidades que se están comparando (Casseley et al., 2007). Por ejemplo, en un análisis a diferentes escalas espaciales encontraron que entre comunidades de aves de islas de un mismo archipiélago se manifiestan procesos de HB, mientras que entre comunidades de aves de islas de archipiélagos diferentes son evidentes procesos de DB (Casseley et al., 2007). También, en estudios continentales que evalúan HB y DB a diferentes escalas espaciales, han encontrado HB a escalas espaciales más pequeñas y DB a escalas

espaciales más grandes (interior de ecorregiones vs biomas en Karp et al., 2012; sitios de muestreo vs fragmentos de bosque en Morante-Filho et al., 2016).

La escala temporal también es determinante. Se ha planteado que es imposible evaluar HB y DB si no se tiene un registro histórico y confiable de las similitudes entre las comunidades de estudio (Olden y Rooney, 2006). Análisis de los cambios históricos en similitud permiten tener certeza de que la convergencia o diferenciación entre las comunidades obedecen a un disturbio de interés y no a condiciones biogeográficas (Karp et al., 2012; Monnet et al., 2014). Sin embargo, si se controla el efecto biogeográfico (es decir con biotas asociadas a factores tanto naturales como históricos similares), estudios instantáneos pueden evidenciar procesos de HB y DB (Tabarelli et al., 2012; Arroyo-Rodríguez et al., 2013).

#### *Remplazamiento entre biota nativa también genera HB y DB*

Los procesos de HB y DB habían estado enfocados principalmente en la invasión de especies exóticas y extinción local de especies nativas (Olden y Poff 2003; Olden y Rooney 2006; Cassey et al., 2007). Desde esta perspectiva, se ha planteado que estos procesos pueden estar conducidos, ya sea únicamente por invasión de especies, únicamente por extinción de especies, o por invasión y extinción de especies a la vez (Olden y Poff, 2003). Además, la riqueza y la similitud inicial de las comunidades pueden resultar en diferentes magnitudes de HB o DB (Olden y Poff, 2003). Sin embargo, en la última década ha surgido evidencia empírica que sugiere que estos procesos también ocurren en ensamblajes de biota nativa (Tabarelli et al., 2012; McCune y Vellend, 2013; Filgueiras et al., 2021).

En el caso de las aves, se ha encontrado que la cobertura de bosque y calidad de la matriz pueden relacionarse con procesos de HB y DB en comunidades de especies nativas (Karp et al., 2012; Morante-Filho et al., 2016; Vázquez-Reyes et al., 2017; Häkkinen et al., 2018; Kormann et al., 2018). En estos casos, tras el disturbio, las nuevas condiciones ambientales permiten la ocupación y/o proliferación de especies nativas generalistas que antes no estaban presentes o que eran poco abundantes, a la vez que ocurre la disminución o desaparición de aves nativas especialistas de bosque más sensibles (Tabarelli et al., 2012). Por ejemplo, el estudio de Morante-Filho et al., 2016 en el que evaluó HB a diferentes escalas (al interior de los fragmentos de bosque y entre fragmentos), estudió la comunidad de aves nativas de un ecosistema de bosque tropical (La Mata Atlántica). También, en ecosistemas de bosque de pino-encino y bosque seco tropical, en México, se ha evaluado procesos de HB de la comunidad de aves nativa asociada a estos ecosistemas (Vázquez-Reyes et al., 2017).

### **Observaciones finales**

Los PMH son esenciales para la conservación de las aves, especialmente en áreas en donde buena parte de las coberturas naturales han sido modificadas, considerando el bajo porcentaje de áreas naturales destinadas para la conservación. Es importante tener cada vez más claridad sobre cuáles son las características de estos paisajes que favorecen la conservación de la biodiversidad en general, y particularmente de las aves. Dos elementos clave que se deben tener en cuenta para garantizar un mayor aporte de los PMH a la conservación de las aves son la cobertura de bosque y la calidad de la matriz. Teniendo en cuenta los evidentes efectos negativos de la pérdida de cobertura de bosque en PMH sobre la comunidad de aves, es apremiante mantener la mayor cantidad de cobertura de bosque dentro de ellos. Asimismo, se debe buscar incrementar la calidad de la matriz reemplazando las formas de producción agrícolas que predominan actualmente por sistemas agroforestales,

manteniendo corredores biológicos como cercas vivas, franjas de bosque y árboles dentro de áreas abiertas; así como restaurando las áreas degradadas.

Es importante entender cómo están ocurriendo los procesos de ocupación, persistencia y colonización en comunidades de aves en PMH. Estudios instantáneos han sido claves para conocer la respuesta inmediata de las comunidades de aves ante la pérdida de cobertura de bosque y la disminución de la calidad de la matriz. Sin embargo, son necesarios más estudios a largo plazo que evalúen respuestas a diferentes niveles (comunidades, grupos ecológicos, poblaciones), para poder entender cuál es la tendencia de estas respuestas a largo del tiempo. Es importante analizar los procesos de HB y DB que están experimentando las comunidades de aves en PMH a causa de los disturbios antrópicos. Estos procesos son clave porque nos indican como están cambiando las comunidades a lo largo del tiempo y el espacio, y nos permiten entender las implicaciones sobre la diversidad a diferentes escalas.

### **Agradecimientos**

Quiero agradecer al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-ahora SECIHTI) por la beca otorgada durante mis estudios de posgrado (número de beca 825713). También quiero agradecer las Dras. Eliane Ceccon y Ellen Andressen quienes revisaron minuciosamente este manuscrito y me hicieron sus comentarios y recomendaciones para mejorarlo considerablemente.

### **Declaración de conflicto de intereses**

Declaro no tener ningún conflicto de intereses potencial con respecto a la investigación, autoría y/o publicación de este manuscrito.

## **ORCID iD**

Fredy Vargas-Cárdenas: <https://orcid.org/0000-0002-8305-018X>

## **Referencias bibliográficas**

Allen DC, Bateman HL, Warren PS, et al (2019) Long-term effects of land-use change on bird communities depend on spatial scale and land-use type. *Ecosphere* 10:. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2952>

Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Tabarelli M, et al (2020) Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecol Lett* 23:1404–1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>

Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, et al (2013) Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: Testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449–1458. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153>

Belder DJ, Pierson JC, Ikin K, Lindenmayer DB (2020) Revegetation and reproduction: do restoration plantings in agricultural landscapes support breeding populations of woodland birds? *Oecologia* 192:865–878. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04611-1>

Betts MG, Wolf C, Pfifer M, et al (2019) Extinction filters mediate the global effects of habitat fragmentation on animals. *Science* (1979) 1239:1236–1239

Biz M, Cornelius C, Metzger JPW (2017) Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspect Ecol Conserv* 15:10–17. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.001>

Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1520–1533. <https://doi.org/10.1111/ecog.03365>

Bowler DE, Heldbjerg H, Fox AD, et al (2019) Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33:1120–1130. <https://doi.org/10.1111/cobi.13307>

Bregman TP, Sekercioglu CH, Tobias JA (2014) Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biol Conserv* 169:372–383. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.024>

Buechley ER, Şekercioglu ÇH, Atickem A, et al (2015) Importance of Ethiopian shade coffee farms for forest bird conservation. *Biol Conserv* 188:50–60. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.011>

Cabral JP, Faria D, Morante-Filho JC (2021) Landscape composition is more important than local vegetation structure for understory birds in cocoa agroforestry systems. *For Ecol Manage* 481:118704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118704>

Cadavid-Florez L, Laborde J, Mclean DJ (2020) Isolated trees and small woody patches greatly contribute to connectivity in highly fragmented tropical landscapes. *Landsc Urban Plan* 196:103745. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103745>

Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, et al (2015) Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol Conserv* 184:117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>

Cassey P, Lockwood JL, Blackburn TM, Olden JD (2007) Spatial scale and evolutionary history determine the degree of taxonomic homogenization across island bird assemblages. *Divers Distrib* 13:458–466. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00366.x>

Coster G De, Banks-Leite C, Metzger JP (2015) Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2844>

da Silva TW, Lindenmayer DB, Fontana CS (2019) Passive restoration contributes to bird conservation in Brazilian Pampa grasslands. *J Field Ornithol* 90:295–308. <https://doi.org/10.1111/jofo.12316>

Dänhardt J, Green M, Lindström Å, et al (2010) Farmland as stopover habitat for migrating birds – effects of organic farming and landscape structure. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18106.x>

Decaëns T, Martins MB, Feijoo A, et al (2018) Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. *Conservation Biology* 32:1380–1391. <https://doi.org/10.1111/cobi.13206>

Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 0(0), 080211051304426–0. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x>

Dinerstein E, Olson D, Joshi A, et al (2017) An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *Bioscience* 67:534–545. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>

Duflot R, Aviron S, Ernoult A, et al (2015) Reconsidering the role of ‘semi-natural habitat’ in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecol Res* 30:75–83. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1211-9>

Ellis EC (2019) To Conserve Nature in the Anthropocene, Half Earth Is Not Nearly Enough. *One Earth* 1:163–167. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2019.10.009>

Faaborg J, Arendt WJ, Toms JD, et al (2013) Long-term decline of a winter-resident bird community in Puerto Rico. *Biodivers Conserv* 22:63–75. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0399-7>

FAO (2020) Global Forest Resources Assessment 2020– Key findings

Filgueiras BKC, Peres CA, Melo FPL, et al (2021) Winner–loser species replacements in human-modified landscapes. *Trends Ecol Evol* 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.006>

Fischer J, Lindenmayer DB (2002) The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodivers Conserv* 11:833–849. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1015318328007>

Frenzel M, Everaars J, Schweiger O (2016) Bird communities in agricultural landscapes: What are the current drivers of temporal trends? *Ecol Indic* 65:113–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.020>

Frishkoff LO, Karp DS, M'Gonigle LK, et al (2014) Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. *Science* (1979) 345:1343–1346. <https://doi.org/10.1126/science.1254610>

Galán-Acedo C, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, et al (2019) The conservation value of human-modified landscapes for the world's primates. *Nat Commun* 10:1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08139-0>

Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., Simons, N. K., Klein, A. M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C. N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T., & Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>

Gardiner R, Bain G, Hamer R, et al (2018) Habitat amount and quality, not patch size, determine persistence of a woodland-dependent mammal in an agricultural landscape. *Landsc Ecol* 33:1837–1849. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0722-0>

Häkkinen M, Abrego N, Ovaskainen O, Mönkkönen M (2018) Habitat quality is more important than matrix quality for bird communities in protected areas. *Ecol Evol* 8:4019–4030. <https://doi.org/10.1002/ece3.3923>

Harvey CA, González-Villalobos JA (2007) Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv* 16:2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>

Harvey CA, Medina A, Sánchez DM, et al (2006) Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986–1999. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1986:POADID\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1986:POADID]2.0.CO;2)

Hawes J, Barlow J, Gardner TA, Peres CA (2008) The value of forest strips for understory birds in an Amazonian plantation landscape. *Biol Conserv* 141:2262–2278. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.017>

Hendershot JN, Smith JR, Anderson CB, et al (2020) Intensive farming drives long-term shifts in avian community composition. *Nature* 579:393–396. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2090-6>

Hiron M, Berg Å, Eggers S, et al (2013) Bird diversity relates to agri-environment schemes at local and landscape level in intensive farmland. *Agric Ecosyst Environ* 176:9–16. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.05.013>

Hiron M, Berg Å, Eggers S, et al (2015) The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landsc Ecol* 30:2001–2013. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0226-0>

Kamp J, Frank C, Trautmann S, et al (2021) Population trends of common breeding birds in Germany 1990–2018. *J Ornithol* 162:1–15. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01830-4>

Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes  $\beta$ -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>

Klingbeil BT, Willig MR (2016) Matrix composition and landscape heterogeneity structure multiple dimensions of biodiversity in temperate forest birds. *Biodivers Conserv* 25:2687–2708. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1195-6>

Kormann UG, Hadley AS, Tschardt T, et al (2018) Primary rainforest amount at the landscape scale mitigates bird biodiversity loss and biotic homogenization. *Journal of Applied Ecology* 55:1288–1298. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13084>

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(10), 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>

Leyequien E, de Boer WF, Toledo VM (2010) Bird Community Composition in a Shaded Coffee Agro-ecological Matrix in Puebla, Mexico: The Effects of Landscape Heterogeneity at Multiple Spatial Scales. *Colloids Surf B Biointerfaces* 42:236–245. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2009.00553.x>

Lindenmayer DB, Blanchard W, Foster CN, et al (2020) Habitat amount versus connectivity: An empirical study of bird responses. *Biol Conserv* 241:108377. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108377>

Locke H (2013) Nature needs half: A necessary and hopeful new Agenda for protected areas. *Parks* 19:13–22. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2013.PARKS-19-2.HL.en>

Matuoka MA, Benchimol M, Morante-Filho JC (2020) Tropical forest loss drives divergent patterns in functional diversity of forest and non-forest birds. *Biotropica* 52:738–748. <https://doi.org/10.1111/btp.12795>

Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 462–468. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.001>

McCune JL, Vellend M (2013) Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *Journal of Ecology* 101:1542–1551. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12156>

Mckinney ML, Lockwood JL (1999) Taxonomic and ecological enhancement of homogenization. *5347:450–453*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)

Mendenhall CD, Shields-Estrada A, Krishnaswami AJ, Daily GC (2016) Quantifying and sustaining biodiversity in tropical agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:14544–14551. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604981113>

Monnet AC, Jiguet F, Meynard CN, et al (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography* 23:780–788. <https://doi.org/10.1111/geb.12179>

Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Faria D (2016) Patterns and predictors of  $\beta$ -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology* 85:240–250. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12448>

Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Pessoa M de S, et al (2018) Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecological Applications* 28:2024–2032. <https://doi.org/10.1002/eap.1791>

Morante-Filho JC, Benchimol M, Faria D (2020) Landscape composition is the strongest determinant of bird occupancy patterns in tropical forest patches. *Landsc Ecol* 6:. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01121-6>

Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J (2015) Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One* 10:e0128923. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>

Moreno-Opo R (2020) Individual and demographic responses of a marsh bird assemblage to habitat loss and subsequent restoration. *Avian Res* 11:1–9. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00190-0>

Mulwa RK, Neuschulz EL, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2013) Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest-farmland boundaries in tropical Africa. *Oikos* 122:524–532. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20640.x>

Neuschulz EL, Botzat A, Farwig N (2011) Effects of forest modification on bird community composition and seed removal in a heterogeneous landscape in South Africa. *Oikos* 120:1371–1379. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19097.x>

Neuschulz EL, Brown M, Farwig N (2013) Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: the role of species traits and forest matrix. *Anim Conserv* 16:170–179. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00582.x>

Ochoa-Quintero JM, Gardner TA, Rosa I, et al (2015) Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. *Conservation Biology* 29:440–451. <https://doi.org/10.1111/cobi.12446>

Olden JD, Comte L, Giam X (2016) Biotic Homogenisation. In: eLS. Wiley, Chichester, UK, pp 1–8

Olden JD, Poff NLR (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *American Naturalist* 162:442–460. <https://doi.org/10.1086/378212>

Olden JD, Rooney TP (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15:113–120. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>

Price K, Daust K, Lilles E, Roberts AM (2020) Long-term response of forest bird communities to retention forestry in northern temperate coniferous forests. *For Ecol Manage* 462:117982. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117982>

Pulido-Santacruz P, Renjifo LM (2011) Live fences as tools for biodiversity conservation: A study case with birds and plants. *Agroforestry Systems* 81:15–30. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9331-x>

Radford JQ, Bennett AF (2007) The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *Journal of Applied Ecology* 44:737–747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01327.x>

Redhead JW, Hinsley SA, Beckmann BC, et al (2018) Effects of agri-environmental habitat provision on winter and breeding season abundance of farmland birds. *Agric Ecosyst Environ* 251:114–123. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.027>

Reider IJ, Donnelly MA, Watling JI (2018) The influence of matrix quality on species richness in remnant forest. *Landsc Ecol* 33:1147–1157. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0664-6>

Rooduijn B, Bongers F, van der Wal H (2018) Wild native trees in tropical homegardens of Southeast Mexico: Fostered by fragmentation, mediated by management. *Agric Ecosyst Environ* 254:149–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.015>

Šálek M, Hula V, Kipson M, et al (2018) Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecol Indic* 90:65–73. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.001>

Sawatzky ME, Martin AE, Fahrig L (2019) Landscape context is more important than wetland buffers for farmland amphibians. *Agric Ecosyst Environ* 269:97–106. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.09.021>

Sekercioglu CH (2012) Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *J Ornithol* 153:153–161. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0869-4>

Sekercioglu CH, Ehrlich PR, Daily GC, et al (2002) Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:263–267. <https://doi.org/10.1073/pnas.012616199>

Şekercioglu ÇH, Mendenhall CD, Oviedo-Brenes F, et al (2019) Long-term declines in bird populations in tropical agricultural countryside. *Proc Natl Acad Sci U S A* 116:9903–9912. <https://doi.org/10.1073/pnas.1802732116>

Shahabuddin G, Goswami R, Krishnadas M, Menon T (2021) Decline in forest bird species and guilds due to land use change in the Western Himalaya. *Glob Ecol Conserv* 25:e01447. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01447>

Shoffner A, Wilson AM, Tang W, Gagné SA (2018) The relative effects of forest amount, forest configuration, and urban matrix quality on forest breeding birds. *Sci Rep* 8:1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35276-9>

Silva CM, Pereira JAC, Gusmões JDSP, et al (2020) Birds' gap-crossing in open matrices depends on landscape structure, tree size, and predation risk. *Perspect Ecol Conserv* 18:73–82. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.02.001>

Smith AC, Fahrig L, Francis CM (2011) Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34:103–113. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x>

Solar RR, Barlow J, Ferreira J, et al (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol Lett* 18:1108–1118. <https://doi.org/10.1111/ele.12494>

Spake R, Soga M, Kawamura K, et al (2020) Regional variability in landscape effects on forest bird communities. *Landsc Ecol* 35:1055–1071. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01005-9>

Stirnemann IA, Ikin K, Gibbons P, et al (2014) Measuring habitat heterogeneity reveals new insights into bird community composition. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3134-0>

Storch I, Woitke E, Krieger S (2005) Landscape-scale edge effect in predation risk in forest-farmland mosaics of central Europe. *Landsc Ecol* 20:927–940. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-7005-2>

Tabarelli M, Peres CA, Melo FPL (2012) The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol Conserv* 155:136–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>

Tarbox BC, Robinson SK, Loiselle B, Flory SL (2018) Foraging ecology and flocking behavior of insectivorous forest birds inform management of Andean silvopastures for conservation. *Condor* 120:787–802. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-18-1.1>

Uezu A, Beyer DD, Metzger JP (2008) Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic forest region? *Biodivers Conserv* 17:1907–1922. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9329-0>

Uezu A, Metzger JP, Vielliard JME (2005) Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biol Conserv* 123:507–519. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.001>

Vargas-Cárdenas F, Arroyo-Rodríguez V, Morante-Filho JC, et al (2022) Landscape forest loss decreases bird diversity with strong negative impacts on forest species in a mountain region. *Perspect Ecol Conserv*. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.10.001>

Vázquez-Reyes LD, Arizmendi MDC, Godínez-Álvarez HO, Navarro-Sigüenza AG (2017) Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *Condor* 119:275–288. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-116.1>

Virkkala R (2016) Long-term decline of southern boreal forest birds: consequence of habitat alteration or climate change? *Biodivers Conserv* 25:151–167. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1043-0>

Volpe NL, Robinson WD, Frey SJK, et al (2016) Tropical forest fragmentation limits movements, but not occurrence of a generalist pollinator species. *PLoS One* 11:1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167513>

Watling JI, Nowakowski AJ, Donnelly MA, Orrock JL (2011) Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecology and Biogeography* 20:209–217. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00586.x>

Watson JEM, Dudley N, Segan DB, Hockings M (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature* 515:67–73

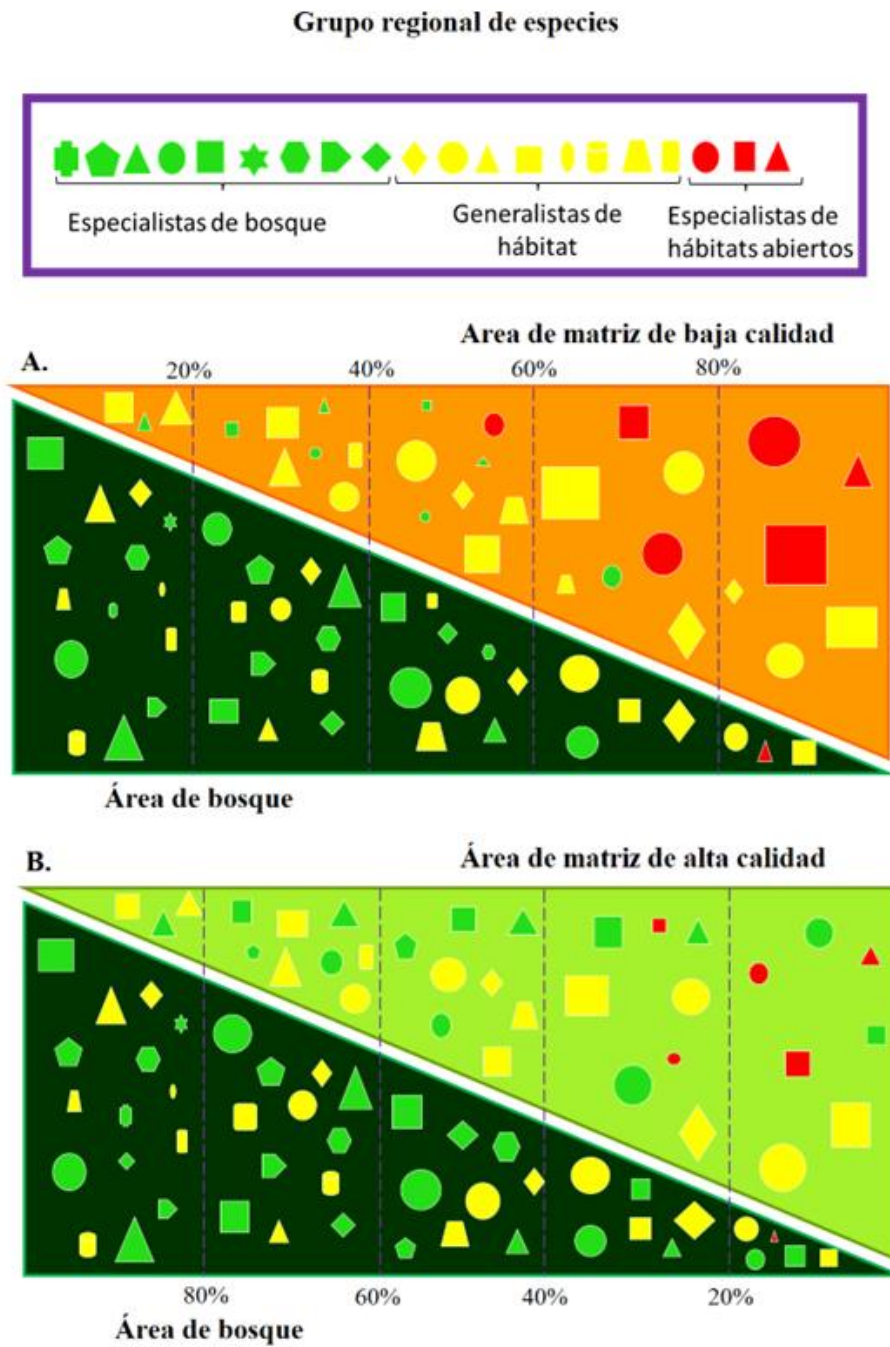
Wolfe JD, Stouffer PC, Mokross K, et al (2015) Island vs. countryside biogeography: An examination of how Amazonian birds respond to forest clearing and fragmentation. *Ecosphere* 6:1–14. <https://doi.org/10.1890/ES15-00322.1>

Wuczyński A (2016) Farmland bird diversity in contrasting agricultural landscapes of southwestern Poland. *Landsc Urban Plan* 148:108–119. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.11.010>

Yashmita-Ulman, Sharma M, Kumar A (2018) Agroforestry Systems as Habitat for Avian Species: Assessing Its Role in Conservation. *Proc Zool Soc* 71:127–145. <https://doi.org/10.1007/s12595-016-0198-3>



**Figuras.**



**Figura 1.** Modelo conceptual de distribución de las especies de aves entre el bosque y la matriz de paisajes modificados por el hombre, a lo largo de un gradiente de pérdida de porcentaje de

cobertura de bosque. Los cambios en la comunidad de aves se muestran en cinco intervalos a lo largo un gradiente de porcentaje cobertura de bosque (de izquierda a derecha, líneas moradas discontinuas): de 100 a 80 %, de 80 a 60 %, de 60 a 40 %, de 40 a 20% y, de 20 a 0%. El grupo regional hipotético está conformado por 20 especies, la proporción de especies de cada grupo ecológico está basada en resultados de varios estudios [21,27,30]. El tamaño de cada figura indica su abundancia. En una matriz de baja calidad **(A)** la pérdida del porcentaje de cobertura de bosque genera disminución de la diversidad de especies en general. Sin embargo, en las aves especialistas de bosque esta disminución es más evidente, mientras que la diversidad de aves generalistas de hábitat no cambia e incluso se ve favorecida si se contemplan junto con las especialistas de hábitats abiertos. En matrices de alta calidad **(B)** los efectos negativos de la pérdida de cobertura de bosque sobre la comunidad de aves se atenúan. La disminución de la diversidad es menos marcada, especies de bosque que no usaban la matriz de baja calidad, pasan a utilizarla y hay una menor proliferación de aves especialistas de zonas abiertas.



## Este preprint fue presentado bajo las siguientes condiciones:

- Los autores declaran que son conscientes de que son los únicos responsables del contenido del preprint y que el depósito en SciELO Preprints no significa ningún compromiso por parte de SciELO, excepto su preservación y difusión.
- Los autores declaran que se obtuvieron los términos necesarios del consentimiento libre e informado de los participantes o pacientes en la investigación y se describen en el manuscrito, cuando corresponde.
- Los autores declaran que la preparación del manuscrito siguió las normas éticas de comunicación científica.
- Los autores declaran que los datos, las aplicaciones y otros contenidos subyacentes al manuscrito están referenciados.
- El manuscrito depositado está en formato PDF.
- Los autores declaran que la investigación que dio origen al manuscrito siguió buenas prácticas éticas y que las aprobaciones necesarias de los comités de ética de investigación, cuando corresponda, se describen en el manuscrito.
- Los autores declaran que una vez que un manuscrito es postado en el servidor SciELO Preprints, sólo puede ser retirado mediante solicitud a la Secretaría Editorial deSciELO Preprints, que publicará un aviso de retracción en su lugar.
- Los autores aceptan que el manuscrito aprobado esté disponible bajo licencia [Creative Commons CC-BY](#).
- El autor que presenta el manuscrito declara que las contribuciones de todos los autores y la declaración de conflicto de intereses se incluyen explícitamente y en secciones específicas del manuscrito.
- Los autores declaran que el manuscrito no fue depositado y/o previamente puesto a disposición en otro servidor de preprints o publicado en una revista.
- Si el manuscrito está siendo evaluado o siendo preparando para su publicación pero aún no ha sido publicado por una revista, los autores declaran que han recibido autorización de la revista para hacer este depósito.
- El autor que envía el manuscrito declara que todos los autores del mismo están de acuerdo con el envío a SciELO Preprints.