



Comportamiento vocal y dinámicas en la ocupación de *Thryophilus sernai*, una especie en peligro de extinción y endémica del Norte del Cañón del Río Cauca Antioqueño, Colombia.

Vocal behavior and dynamics in the occupancy of *Thryophilus sernai*, an endangered species endemic to the North of the Cauca River Canyon in Antioquia – Colombia.

Jefry Stifen Betancur Ortiz

Tesis de maestría presentada para optar al título de Biólogo

Director

Héctor Fabio Rivera Gutiérrez, Doctor (PhD) en Biología

Universidad de Antioquia

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Maestría en Biología

Medellín, Antioquia, Colombia

2024

---

Cita

(Betancur Ortiz, 2024)

---

**Referencia**

**Estilo APA 7 (2020)**

Betancur Ortiz, J.S. (2024). *Comportamiento vocal y dinámicas en la ocupación de thryophilus sernai, una especie en peligro de extinción y endémica del Norte del Cañón del Río Cauca Antioqueño, Colombia*. [Tesis de maestría]. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

---



Maestría en Biología.

Grupo de Investigación Ecología y Evolución de Vertebrados.

Centro de Investigación en Ciencias Exactas y Naturales (CIEN).



Biblioteca Carlos Gaviria Díaz

**Repositorio Institucional:** <http://bibliotecadigital.udea.edu.co>

Universidad de Antioquia - [www.udea.edu.co](http://www.udea.edu.co)

El contenido de esta obra corresponde al derecho de expresión de los autores y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad de Antioquia ni desata su responsabilidad frente a terceros. Los autores asumen la responsabilidad por los derechos de autor y conexos.

### **Dedicatoria**

Fuera la curiosidad que me atrae hoy a la ciencia otra si no fuera mi abuelo un creador de dudas. No fuera un libro viejo y ajado que, pese a ser pequeño, contenía un mundo inmenso de asombro y conocimiento.

Fue mi abuelo quien, entre polvo y hojas carcomidas, me acercó al mundo de la historia natural, conociese yo un poco entonces de dinosaurios y evolución a través de páginas polvorientas. Su guía, pequeña y concisa, hizo efecto en mí.

## Agradecimientos

Agradezco enormemente al grupo ECOEVO por haberme aceptado en este proceso y acompañarme en él. Especialmente a mi tutor Héctor, y también a los asesores (Juan Luis, Laurel y Mauricio) quienes me han dado una importante guía a lo largo de todo este viaje. También deseo agradecer de forma muy especial a todas las personas que me han acompañado durante todo el proceso, antes y después de él. A Katherine por haberme motivado a empezar el proceso. Al jefecito, la monita, al nolo, a Pau, Marce, Juliana, Fer, John, el pimpollo (acompañante oficial de instalación de grabadoras), Andrés y Andrea y a todos aquellos que estuvieron conmigo en campo (muy especialmente a las personas que nos acogieron como familia y nos ayudaron a guiarnos en el campo). Muchísimas gracias a todos, no sólo por su ayuda y aporte, sino también por su amistad.

Finalmente, también debo agradecer enormemente a mi familia. Mi madre que me brindó meriendas a altas horas de la noche mientras trasnochaba, y a mis muy queridos perritos, Mafe y Guardián, quienes siempre me acompañaban en el trasnocho. Y a mi pareja, Luisa, quien me ha apoyado emocionalmente durante todo el proceso, permitiéndome seguir adelante a pesar de las dificultades.

## Tabla de contenido

Resumen.....	11
Abstract.....	13
1. Capítulo introductorio .....	15
1.1. Introducción general y marco teórico .....	15
1.2. Objetivos.....	19
1.2.1. Objetivo general.....	19
1.2.2. Objetivos específicos.....	20
1.3. Hipótesis general.....	20
1.3.1. Predicciones:.....	20
1.4. Metodología general.....	21
1.4.1. Área de estudio.....	21
1.4.2. Descripción del cucarachero paisa ( <i>Thryophilus sernai</i> ).....	22
.....	23
1.4.3. Periodo de muestreo y análisis empleado .....	24
1.4.3.1. Dinámica en la probabilidad de ocupación espacial y temporal.....	24
1.4.3.2. Variación espacial del repertorio vocal .....	25
1.4.3.3. Variación temporal de la actividad vocal .....	25
Capítulo 2.....	26
Probabilidad de ocupación espacial y temporal del cucarachero paisa .....	26
1.5. Introducción.....	26
1.6. Métodos.....	28
1.6.1. Área de estudio.....	28
1.6.2. Variación espacial en la probabilidad de ocupación .....	29
1.6.2.1. Toma de datos .....	29

---

1.6.2.2. Análisis de datos.....	30
1.6.3. Variación temporal en la probabilidad de ocupación .....	33
1.6.3.1. Muestreo de datos.....	33
1.6.3.2. Análisis estadístico .....	34
1.7. Resultados .....	35
1.7.1. Variación espacial en la probabilidad de ocupación.....	35
1.7.1.1. Modelo de ocupación .....	36
1.7.1.2. Proyección espacial antes y después de la inundación de la represa (años 2015-2019) .....	39
1.7.2. Variación temporal en la probabilidad de ocupación .....	41
1.8. Discusión.....	46
Capítulo 3.....	53
Factores que afectan la variación espacial en el canto del cucarachero paisa, una especie endémica y amenazada. ....	53
1.9. Introducción.....	53
1.10. Métodos.....	55
1.10.1. Área de estudio .....	55
1.10.2. Grabación del repertorio del canto .....	56
1.11. Clasificación de las canciones .....	57
1.12. Análisis estadístico.....	58
1.13. Resultados .....	59
1.14. Discusión .....	64
Capítulo 3.....	67
Variación temporal en el comportamiento vocal del cucarachero paisa ( <i>Thryophilus sernai</i> ).....	67
1.15. Introducción.....	67
1.16. Métodos.....	69

---

1.16.1. Área de estudio .....	69
1.16.1. Muestreo.....	69
1.16.3. Detección de señales acústicas .....	70
1.16.4. Datos climáticos .....	70
1.16.5. Análisis de datos .....	70
1.17. Resultados .....	71
1.18. Discusión .....	73
Capítulo 4.....	76
1.19. Discusión y conclusión general .....	76
1.20. Recomendaciones generales.....	77
2. Referencias.....	79
3. Anexos .....	87
Anexo 1. Creación del mapa de coberturas vegetales .....	87
Anexo 2. Análisis de bondad de ajuste realizado para el mejor modelo encontrado para describir espacialmente la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa. ....	89
Anexo 2. Análisis de bondad de ajuste realizado para los mejores modelos encontrados para describir temporalmente la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa. ....	92
Anexo 4. Análisis de conectividad con circuitescape.....	95
Anexo 2. Representatividad del muestreo para el tamaño del repertorio del canto del cucarachero paisa.....	96

---

## Lista de tablas

<b>Tabla 1</b> Modelo de ocupación.....	36
<b>Tabla 2</b> Resumen de los resultados del mejor modelo realizado para explicar los cambios en la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.....	37
<b>Tabla 3</b> Resumen de los modelos de ocupación multitemporada construidos para describir la variación temporal de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.....	42
<b>Tabla 4</b> Resumen de los resultados del mejor modelo generado para explicar los cambios en la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.....	43
<b>Tabla 5</b> Resumen de los resultados obtenidos para el análisis de GDM.....	60
<b>Tabla 6</b> Resumen de los modelos de GLMM construidos para describir la variación temporal en la actividad vocal del cucarachero paisa.....	72
<b>Tabla 7</b> Resumen de los resultados del mejor modelo realizado para explicar los cambios temporales en la actividad vocal del cucarachero paisa.....	72
<b>Tabla 8</b> Periodos de tiempo descritos por las imágenes satelitales obtenidas para cada zona.....	87
<b>Tabla 9</b> Análisis de bondad de ajuste de Mackensie y Bailey para modelos de ocupación de una sola temporada.....	91
<b>Tabla 10</b> Análisis estadístico de bondad de ajuste de Mackensie y Bailey para modelos de ocupación de múltiples temporadas.....	94
<b>Tabla 11</b> Resultados de la resistencia medida por circuitscape, a partir de la capa de ocupación proyectada para el año 2019.....	95
<b>Tabla 12</b> Resumen de los resultados los diferentes índices para la riqueza estimada los repertorios de cantos de cada localidad.....	97
<b>Tabla 13</b> Representatividad del muestreo del repertorio del canto del cucarachero paisa para cada una de las localidades.....	97

## Lista de figuras

<b>Figura 1</b> Mapa del área de estudio.....	22
<b>Figura 2</b> Fotografía de un individuo anillado del cucarachero paisa ( <i>Thryophilus sernai</i> ).....	23
<b>Figura 3</b> Posición de los puntos de conteo y los puntos en donde se ubicaron las grabadoras (SwiftOne) para el monitoreo acústico pasivo.....	29
<b>Figura 4</b> Gráficas predictivas de la probabilidad de ocupación vs las covariables de ocupación.....	38
<b>Figura 5</b> Gráfica predictiva de la probabilidad de detección vs la hora.....	39
<b>Figura 6</b> Boxplot de la probabilidad de ocupación antes y después de la inundación de la represa, para toda el área de estudio, y para cada zona climática.....	40
<b>Figura 7</b> Proyección espacial de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa para los años 2015 y 2019.....	41
<b>Figura 8</b> Gráficas predictivas de la probabilidad de colonización y extinción vs las covariables predictoras (verdor y temporada) .....	44
<b>Figura 9</b> Gráficas predictivas de la probabilidad de ocupación vs las covariables predictoras (distancia a arroyos y pendiente) .....	45
<b>Figura 10</b> Gráfica predictiva de la probabilidad de detección vs la hora y la temporada.....	45
<b>Figura 11</b> Sitios de muestreo del repertorio vocal del cucarachero paisa ( <i>Thryophilus sernai</i> ) .....	56
<b>Figura 12</b> Análisis de similitud de Jaccard.....	60
<b>Figura 13</b> Valor transformado de la distancia geográfica vs la distancia geográfica.....	61
<b>Figura 14</b> Respuesta de la disimilitud a la estacionalidad en la temperatura (desviación de la temperatura anual * 100) .....	62
<b>Figura 15</b> Respuesta de la disimilitud a la resistencia.....	63
<b>Figura 16</b> Respuesta de la disimilitud a la temperatura media anual.....	64
<b>Figura 17</b> Sitio de muestreo del repertorio vocal del Cucarachero paisa en Santa Fe.....	69
<b>Figura 18</b> Variación promedio en la actividad vocal del cucarachero paisa durante un año.....	71

---

<b>Figura 19</b> Gráficas predictivas de la actividad vocal vs las covariables predictoras (temperatura y humedad).....	73
<b>Figura 20</b> Mapa de coberturas para cada periodo.....	89
<b>Figura 21</b> Parboot. Método paramétrico de Bootstrap para modelos de ocupación ajustados.....	90
<b>Figura 22</b> Análisis gráfico de bondad de ajuste de Mackensie y Bailey para modelos de ocupación de múltiples temporadas.....	93

## Resumen

El cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) es un ave endémica del norte del Cañón del Río Cauca Antioqueño (Colombia), que está en peligro de extinción (VU-EN) debido a la pérdida y fragmentación de su hábitat. *Thryophilus sernai* habita principalmente el bosque seco, un bioma con una estacionalidad marcada con un periodo de lluvias bajas que dura entre 3 y 4 meses al año. Este bioma está en peligro crítico debido a actividades de origen antrópico, como la deforestación, entre otras. Estas intervenciones han hecho que el bioma se haya transformado en pastos. Las poblaciones de *Thryophilus sernai* se encuentran en aparente declive debido a que la mayoría del bosque seco en su área de distribución ha sido transformada (~81%), siendo la pérdida, transformación de coberturas nativas y la construcción de la represa Hidroituango, sus principales amenazas. Bajo este panorama urgen estudios que permitan entender cómo se está relacionando *Thryophilus sernai* con su hábitat remanente y cómo responde ante un paisaje altamente heterogéneo. Para abordar esto, nosotros empleamos diferentes metodologías complementarias entre sí, como puntos de conteo; monitoreo acústico pasivo (la cual es una metodología que permite monitorear poblaciones de manera remota); y otros tipos de metodologías bioacústicas como grabaciones focales. En primer lugar, combinamos metodologías convencionales de muestreo en puntos de conteo con monitoreo acústico pasivo y proyecciones espaciales para calcular parámetros de ocupación, colonización y extinción de la especie, y para evaluar el cambio en la ocupación antes y después de la inundación de la represa Hidroituango. Encontramos que cambios en la ocupación fueron explicados por la distancia a arroyos, pendiente del terreno, y coberturas de vegetación secundaria alta y de bosque, y observamos que la ocupación se vio afectada negativamente luego de la inundación de la represa. Además, encontramos que cambios en la colonización fueron explicados por el verdor, y cambios en la extinción fueron explicados por la temporada. Luego, con ayuda de grabaciones focales, estudiamos la disimilitud del canto entre diferentes poblaciones de la especie, evaluando su respuesta ante diferentes factores geográficos y ambientales. Encontramos que la disimilitud en el repertorio de cantos aumentaba con el aumento en la distancia geográfica, la pérdida de conectividad y el aumento en la temperatura. Finalmente, con ayuda de las grabaciones pasivas, estudiamos la actividad vocal de la especie a lo largo de un año, y evaluamos que factores ambientales afectaban su actividad vocal. Encontramos que la actividad vocal variaba positivamente con el aumento en la precipitación y negativamente con el aumento en la temperatura. En conclusión, encontramos que el cucarachero paisa es una especie

que prefiere sitios con coberturas boscosa o de vegetación secundaria alta, con cercanía a quebradas y terrenos con pendiente; y podría ser susceptible a cambios en la temperatura, el verdor y la estacionalidad. Además, su comportamiento vocal se ve afectado por cambios en temperatura, la distancia geográfica, la conectividad y por cambios en la temperatura. Sin embargo, aún falta por abordar importantes vacíos de información que deberían ser estudiados en el futuro.

*Palabras clave:* bosque seco tropical, especie amenazada, sensores remotos, modelos de ocupación, *Thryophilus sernai*.

### Abstract

Antioquia wren (*Thryophilus sernai*) is an endemic bird to the north of the Antioquia's Cauca River Canyon (Colombia), which is in danger of extinction (VU-EN) due to the loss and fragmentation of its habitat. Antioquia wren mainly inhabits the dry forest, a biome with a marked seasonality with a period of low rainfall that lasts between 3 and 4 months a year, this biome is in critical danger due to activities of anthropic origin, such as deforestation, among others. These interventions have caused the biome to be transformed into pastures. The populations of Antioquia wren are in apparent decline since most of the dry forest in its area of distribution has been transformed (~81%), being the loss, transformation of native covers and the construction of the Hidroituango dam their main threats. Under this scenario, studies are urgently needed to understand how Antioquia wren is related to its remaining habitat and how it responds to a highly heterogeneous landscape. To address this, we employ different methodologies that complement each other, such as point counts; passive acoustic monitoring (which is a methodology that allows monitoring populations remotely); and other types of bioacoustics methodologies such as focal recordings. First, we combined conventional point-count sampling methods with passive acoustic monitoring and spatial projections to calculate species occupancy, colonization, and extinction parameters, and to assess occupancy change before and after dam flooding Hidroituango. We found that changes in occupancy were explained by distance to streams, land slope, and high secondary vegetation and forest cover, and we observed that occupancy was negatively affected after the dam flooded. Furthermore, we found that changes in colonization were explained by greenness, and changes in extinction were explained by season. Then, with the help of focal recordings, we studied the dissimilarity of the song between different populations of the species, evaluating its response to different geographical and environmental factors. We found that dissimilarity in song repertoire increased with increasing geographic distance, loss of connectivity, and increasing temperature. Finally, with the help of passive recordings, we studied the vocal activity of the species over a year and evaluated which environmental factors affected its vocal activity. We found that vocal activity varied positively with increasing precipitation and negatively with increasing temperature. In conclusion, we found that the Antioquia wren is a species that prefers sites with forest cover or high secondary vegetation, close to streams and sloping terrain; and could be susceptible to changes in temperature, greenness, and seasonality. In addition, their vocal behavior is affected by changes in

temperature, geographic distance, connectivity, and by changes in temperature. However, important information gaps still need to be addressed that should be studied in the future.

*Keywords:* tropical dry forest, threatened species, remote sensing, occupancy models, *Thryophilus sernai*.

## 1. Capítulo introductorio

### 1.1. Introducción general y marco teórico

Colombia es el país con más diversidad de especies de aves en el mundo, con alrededor de 1966 especies de aves diferentes (Echeverry-Galvis et al., 2022). Muchas de estas especies se encuentran amenazadas (140), 28 están casi amenazadas, y 9 especies tienen datos insuficientes. Es decir, que el 9% de la avifauna colombiana se encuentra bajo algún panorama de riesgo de extinción. Adicionalmente, la mayoría de estas especies amenazadas son endémicas, es decir que sólo existen en determinados ecosistemas en el espacio nacional, en los cuales desempeñan importantes funciones ecológicas (polinización, dispersión de semillas, control de plagas, entre otras). Por lo que su riesgo de extinción, no sólo las afecta a ellas, sino también los biomas en los cuales habitan. Comprender la diversidad y la funcionalidad de las aves en su hábitat natural nos ayudaría a contribuir a la salud y la sostenibilidad de los ecosistemas en general. Además, el estudio de la biodiversidad de aves en Colombia tiene un potencial significativo para el ecoturismo y la economía. El país cuenta con una variedad de biomas que albergan aves exóticas y únicas, lo que atrae a observadores de aves y amantes de la naturaleza de todo el mundo. Al promover el estudio y la conservación de las aves, se puede fomentar el turismo sostenible y generar ingresos para las comunidades locales. Por ello, estudiar y proteger a las especies de aves amenazadas no solo es fundamental para la supervivencia de especies en peligro de extinción, sino también para la preservación de la biodiversidad y el desarrollo sostenible (Renjifo et al., 2016).

Dentro de las especies amenazadas de Colombia encontramos al cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*). Esta especie, con una distribución restringida a un estrecho corredor del bioma de bosque seco tropical en la cuenca alta del Río Cauca en el departamento de Antioquia entre los 250 y los 1000 msnm, es un ejemplo impactante de cómo la degradación del hábitat puede amenazar a una especie única (Lara, Cuervo and Cadena, 2016). Su existencia se limita a una pequeña franja en el bioma de bosque seco tropical en el departamento de Antioquia, lo que lo convierte en un tesoro biológico de gran importancia para la región. La conservación del cucarachero paisa no solo es relevante por su estado de peligro de extinción, sino también por su valor como indicador de la salud del bosque seco tropical. Al proteger y preservar su hábitat, no solo estamos salvaguardando una especie en particular, sino también asegurando la supervivencia de muchas otras formas de vida que dependen de estos hábitats únicos.

El bioma del bosque seco tropical, hogar del cucarachero paisa, está distribuido en tierras bajas, y mantiene climas cálidos durante todo el año. Se caracteriza por presentar una estacionalidad marcada en las lluvias (precipitación media anual entre 250 y 2000 mm) con períodos secos prolongados, durante los cuales suceden cambios importantes en los procesos ecológicos y en el paisaje en general. Por ejemplo, durante la época seca la mayoría de los árboles pierden sus hojas como una estrategia para conservar agua (son caducifolios), ocasionando una pérdida de dosel y permitiendo que los rayos solares lleguen al suelo. Estos cambios estacionales hacen que las especies que logran establecerse y mantenerse allí tengan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permite sobrevivir a las condiciones inhóspitas (González et al., 2014).

El bioma del bosque seco es uno de los más amenazados de Colombia. Se estima que en el medio Cauca Colombiano sólo se conserva un 19% de la cobertura boscosa original y los remanentes se encuentran dispersos en pequeños parches que se encuentran inmersos en una matriz de coberturas muy heterogénea, dominada por pastos y zonas de cultivo. La disminución de la cobertura boscosa se debe principalmente a acontecimientos históricos, relacionados con la expansión agrícola y ganadera durante los eventos de colonización. Sin embargo, la construcción de embalses en la región para la generación de energía eléctrica ha sido una fuente reciente de pérdida de cobertura boscosa, razón por la cual actualmente la cobertura boscosa está distribuida en pequeños fragmentos con conectividad limitada (Pizano et al., 2015). El estudio y la conservación de este hábitat es de vital importancia para la subsistencia del cucarachero paisa y otras especies que dependen de él.

Como habíamos mencionado antes, el cucarachero paisa está en peligro de extinción y su categoría de amenaza varía según el autor, entre vulnerable (VU) o en peligro (EN) (BirdLife International 2017; Lara et al., 2016). Sus principales amenazas son la pérdida de hábitat y su rango de distribución restringido. Por un lado, el hábitat que la especie presumiblemente puede utilizar (bosque de crecimiento secundario), se encuentra fuertemente amenazado. Las coberturas boscosas presentan un estado crítico de fragmentación y degradación en la región, pues la mayoría de sus áreas originales se encuentran expuestas a diversas presiones antrópicas, tales como la deforestación, la minería y las transformaciones paisajísticas. (Achury et al., 2019; González et al. 2014; Pizano et al., 2015). Además, entre los años 2010-2018 se realizó la construcción e inundación de una represa hidroeléctrica, la cual transformó cerca de 1840 ha de bosque seco

(BirdLife International, 2017; Lara et al., 2016; MAD et al., 2018). Por esta razón Lara et al. (2016) estiman que las actividades relacionadas con la construcción e inundación de la represa pudieron afectar hasta un 53% del hábitat disponible para el cucarachero paisa. Por otro lado, la especie tiene un área de distribución muy restringida. Su área de distribución se alarga 150 km a lo largo del Río Cauca, pero a lado y lado del río a no más de 7 km. Así que, el área potencial de distribución del cucarachero paisa no supera 1700 km<sup>2</sup>. Aunque no se entiende cuáles son las causas que limitan la distribución de esta especie, Llano-Mejía et al. (2019) observaron que la abundancia de la especie se reduce drásticamente por encima de los 2500 mm de precipitación media anual, limitando su distribución por fuera de este rango de precipitación. Además, Zapata et al. (2020) encontraron que, respecto a su rango de distribución restringido, existe poca variabilidad genética entre individuos de esta especie. Lo que también puede ser un factor que afecta la capacidad del cucarachero paisa (*T. sernai*) de colonizar nuevos sitios por fuera de su distribución actual y aumenta su riesgo de extinción, pues limita la capacidad adaptativa de la especie ante cambios en su ambiente. Por lo que la especie parece estar muy restringida a los parches remanentes de bosque dentro de un área de distribución muy limitada. Ante este preocupante panorama, es crucial llevar a cabo estudios que nos ayuden a comprender cómo la variación espacial y temporal del hábitat afecta al cucarachero paisa. Estas investigaciones nos proporcionarán conocimientos valiosos para diseñar y ejecutar acciones de conservación efectivas. Al comprender mejor las necesidades y los desafíos específicos de esta especie, podremos tomar medidas más precisas de conservación y enfocadas en la protección de su hábitat y la preservación de su existencia.

Para realizar esfuerzos de conservación adecuados para el cucarachero paisa, una especie que puede ser rara y cuya población se encuentra en declive (BirdLife International, 2017), es importante realizar monitoreos que permitan evaluar su respuesta ante cambios en el ambiente. Realizar monitoreos efectivos a lo largo de periodos y escalas espaciales más amplias permite identificar mejor las tendencias poblacionales y mejorar los esfuerzos de conservación que se efectúan sobre una especie. El monitoreo acústico pasivo representa una herramienta de monitoreo que permite, mediante sensores remotos, adquirir información del ambiente a un ritmo regular. Este método presenta diversas ventajas sobre los métodos de muestreo convencionales, como puede ser un menor costo, una mayor frecuencia en el muestreo, un mayor volumen de datos, posibilidad de realizar monitoreos a través de periodos de tiempo largos, y a lo largo de áreas grandes y remotas, entre otros (Abrahams 2018; Wood et al., 2019). Sin embargo, quizás la ventaja más importante es

el poder monitorear cambios en la población de especies a escalas de paisaje, pudiendo obtener datos suficientes para poder determinar variaciones en ésta, incluso si las variaciones son pequeñas (Wood et al., 2019). Obviamente, el uso de grabadoras para realizar monitoreos también conlleva retos importantes, siendo el más sobresaliente el post procesamiento requerido para la extracción de la información. Sin embargo, en la actualidad existen numerosos recursos de acceso gratuito que permiten realizar el procesamiento de grandes conjuntos de datos acústicos, a través de la detección automática de especies, incluyendo acercamientos desde el aprendizaje automático (Abrahams, 2018; Aide et al., 2013; Araya-Salas and Smith-Vidaurre, 2017; Wood et al., 2019).

Agregando a lo anterior, los datos de monitoreo acústico pasivo también pueden ser analizados dentro de la estructura de un modelo de ocupación. Los modelos de ocupación son modelos que, a través de datos de presencia y ausencia, pueden usarse para calcular la ocupación de una especie, es decir la proporción del área o el número de sitios ocupados por la especie. Por otro lado, los modelos permiten también estimar la detectabilidad, es decir, la probabilidad con la que una especie es registrada en un sitio, dada una metodología y tiempo de muestreo, y de esta manera, los modelos son corregidos por la detección imperfecta. Además, los modelos de ocupación multi-temporada permiten que los estados de ocupación varíen entre temporadas, incorporando parámetros de colonización (sitios desocupados que pasan a estar ocupados entre temporadas) y de extinción (sitios ocupados que pasan a estar desocupados entre temporadas) (MacKenzie et al., 2002, 2003, 2018). La capacidad de combinar estos parámetros en evaluaciones nos permitiría calcular mejores estimaciones de la dinámica poblacional del cucarachero paisa, y alcanzar una mayor comprensión de sus patrones ecológicos y de la relación entre la especie y su hábitat.

La bioacústica, además de su uso como una herramienta de monitoreo para especies amenazadas, también tiene un gran potencial para generar información relevante para la conservación derivada de las señales acústicas de un comportamiento en particular. Sin embargo, este potencial suele ser menos aprovechado. Las aves pueden generar señales acústicas para defender su territorio, atraer pareja, comunicar presencia de recursos, mantener la cohesión de la bandada o informar de la presencia de depredadores. Sin embargo, el comportamiento vocal puede ser influenciado por un gran número de factores endógenos (e.g. hormonas, época reproductiva), y exógenos (e.g. periodo del año, clima, ruido de fondo, entre otros) (Pérez-Granados, 2020). Estudios recientes han examinado respuestas comportamentales a impactos antropogénicos,

enlazando el uso de la ecología del comportamiento con la ecología de la conservación. Estos estudios han propuesto un marco teórico de tres temas en donde el comportamiento es relevante: i) impactos antropogénicos sobre un comportamiento que afecta el fitness, ii) manejo basado en comportamiento, ya sea para cambiarlo o preservarlo, iii) indicadores comportamentales, en donde los comportamientos en sí mismos son una fuente de información acerca de la especie o el hábitat (Teixeira et al., 2019) (parte de nuestros objetivos se centrarán en el tercer punto). De esta manera, el conocimiento del comportamiento vocal puede contribuir a obtener mejores resultados a la hora de realizar esfuerzos de conservación, especialmente si estos comportamientos se relacionan con problemas de conservación o con respuestas ante cambios en su ambiente producto de acciones antrópicas o naturales (Teixeira et al., 2019). Es por esto por lo que, el estudio del comportamiento vocal de una especie, y sus patrones diarios y estacionales, puede proveer información valiosa sobre su ecología, y el efecto de la variación ambiental sobre los patrones de su comportamiento vocal.

En el presente estudio nosotros realizamos una descripción de la variación espacial y temporal tanto del comportamiento vocal como de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa, una especie endémica y en peligro de extinción que habita en un paisaje altamente transformado en el norte del cañón del Río Cauca en Antioquia – Colombia, en el marco de la construcción y operación de la represa Hidroituango (MADS et al., 2018).

## **1.2.Objetivos**

### ***1.2.1. Objetivo general***

Describir la variación espacial y temporal del comportamiento vocal y la probabilidad de ocupación de una especie críticamente amenazada (*Thryophilus sernai*), en un ambiente con alta heterogeneidad en el paisaje en la zona norte del cañón del Río Cauca en Antioquia a través de monitoreo convencional y acústico.

### **1.2.2. Objetivos específicos**

1. Cuantificar la dinámica en la probabilidad de ocupación espacial y temporal, evaluando la influencia de la heterogeneidad del paisaje a través de diferentes variables ambientales y climáticas.
2. Evaluar la variación espacial en el repertorio vocal.
3. Examinar la variación temporal en la actividad vocal, y evaluar la influencia de la estacionalidad y las condiciones climáticas en ésta.

### **1.3. Hipótesis general**

Si la heterogeneidad del paisaje y la estacionalidad del bosque seco afectan el comportamiento vocal y las dinámicas de ocupación de *T. sernai*, entonces:

#### **1.3.1. Predicciones:**

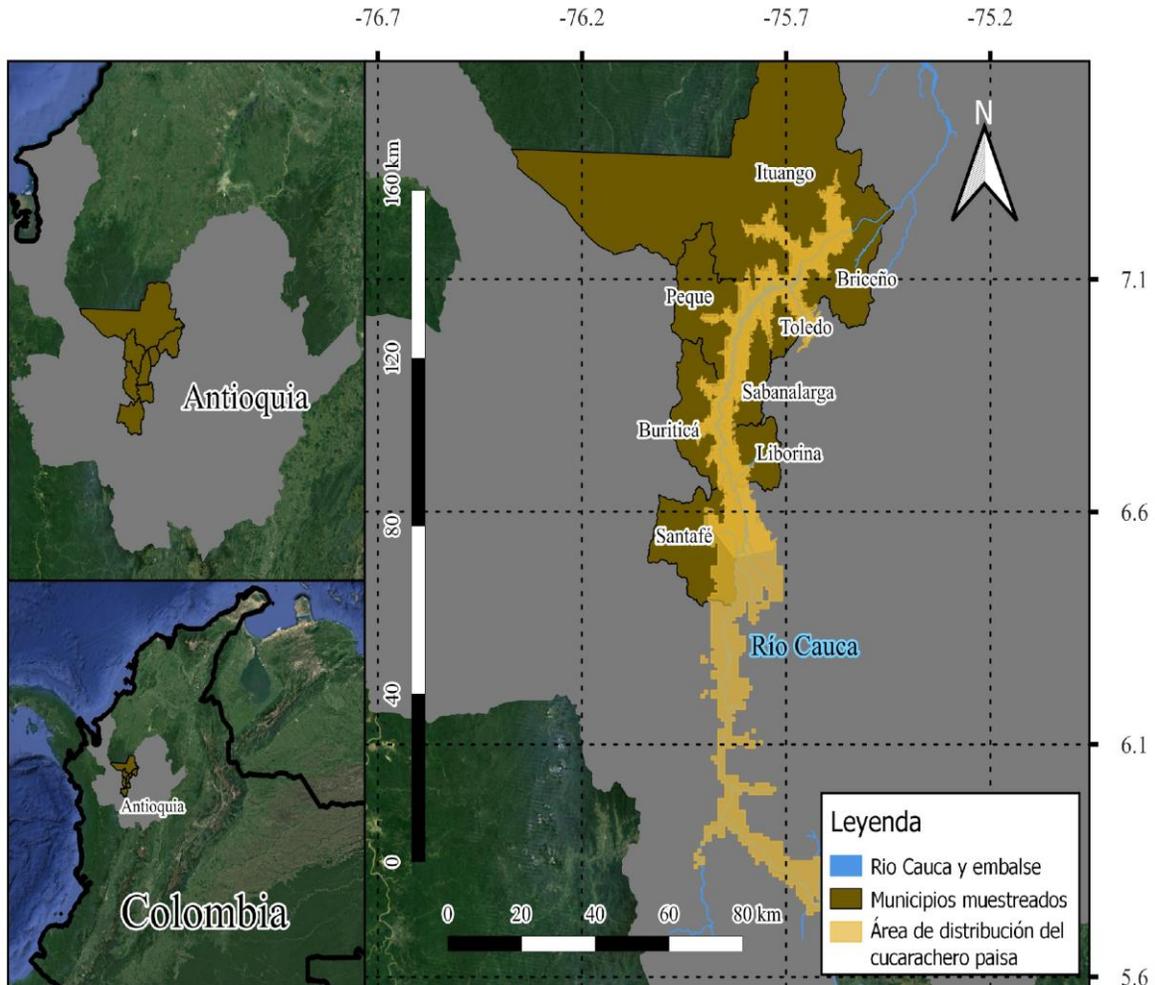
1. Dinámica en la probabilidad de ocupación espacial: Si la heterogeneidad del paisaje afecta la ocupación de *T. sernai* en un determinado territorio, entonces esperamos que su probabilidad de ocupación se relacione positivamente con: la cantidad de bosque, la cantidad de vegetación secundaria alta, la inclinación media del terreno; mientras esperamos que se relacione negativamente con la distancia a arroyos y la cantidad de pastos.
2. Dinámica en la probabilidad de ocupación temporal: Si la estacionalidad y la variación temporal del bosque seco afectan el estado de ocupación de *T. sernai* en un determinado territorio, entonces esperamos que un aumento en el verdor y la humedad favorezcan la colonización de nuevos territorios. Además, esperamos que lugares con poca variación en el verdor faciliten la persistencia de la especie, mientras que altas variaciones en el verdor secunden su extinción dentro del territorio.
3. Si existe un efecto de la distancia geográfica entre las poblaciones evaluadas y la heterogeneidad sobre el repertorio vocal de *T. sernai*, entonces esperamos que el repertorio vocal sea diferente entre diferentes poblaciones (localidades), y que estas diferencias aumenten a medida que aumenta la distancia geográfica y disminuya la conectividad entre poblaciones.
4. Si la estacionalidad tiene un efecto sobre la actividad vocal de *T. sernai*, entonces esperamos que dicha actividad sea más alta al inicio de las temporadas húmedas, entre febrero y marzo, así como en julio.

## **1.4. Metodología general**

### ***1.4.1. Área de estudio***

El estudio se realizó en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Ituango. Éste se encuentra ubicado al norte del departamento de Antioquia, entre las cordilleras central y occidental, donde se genera un cañón que es atravesado por el Río Cauca. La zona de muestreo incluyó 8 municipios del norte del cañón del río Cauca: Santa Fe de Antioquia, Liborina, Buriticá, Sabanalarga, Peque, Toledo, Ituango y Briceño (Figura 1).

El cañón del río Cauca en Antioquia inicia en el municipio de Bolombolo, viéndose brevemente interrumpido en el municipio de Santafé de Antioquia, en donde luego se estrecha nuevamente y se extiende por el norte hasta el municipio de Puerto Valdivia. El cañón del Río Cauca presenta un gradiente ambiental y de humedad desde las zonas más secas al sur, en donde la precipitación media anual puede ser de 1000 mm, hasta las zonas más húmedas al norte, en donde la precipitación media anual puede alcanzar los 5000 mm. Estas variaciones favorecen la presencia de varios tipos de biomas a lo largo del cañón, pudiéndose encontrar desde bosque seco tropical más al sur, hasta bosque húmedo tropical al norte, y la transición entre ambos. Además, el cañón, a lo largo de su recorrido, alberga una gran heterogeneidad en las coberturas vegetales, pudiéndose encontrar bosques en diferentes estados de sucesión, pastizales, rastrojos y cultivos.

**Figura 1***Mapa del área de estudio***1.4.2. Descripción del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*)**

El cucarachero paisa pertenece al género *Thryophilus*, de la familia Troglodytidae, que incluye a todos los cucaracheros. Es un ave de aproximadamente de 14 cm. La zona anterior del ave es principalmente de diferentes tonalidades del color marrón, presentando barras de color marrón más oscuro en alas y cola. La cara presenta una larga línea superciliar blanca, y la mayoría de las coberteras auriculares y la parte inferior de la cara son blanquecinas con franjas laterales grisáceas oscuras que dan una apariencia de rayas manchadas. El mentón, la garganta y el centro del abdomen son blancos con un tinte variable de color marrón anteado, el costado del pecho y los

flancos hasta los muslos tienen un color marrón claro, las coberteras inferiores de la cola son blancas con escasas barras anchas de color marrón negruzco; y el color de su iris es color café (The Cornell Lab of Ornithology 2023) (Figura 2). Esta especie se distribuye a lo largo de todo el cañón del Río Cauca en Antioquia – Colombia, potencialmente desde el Municipio de la Pintada en el sur hasta el municipio de Ituango en el norte, en donde se asocia principalmente a coberturas de bosque seco o en regeneración (Rivera-Gutiérrez et al., 2018).

## Figura 2

Fotografía de un individuo anillado del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*).



Nota. Fotografía de Fernando Cediél @nacumero.

### **1.4.3. Periodo de muestreo y análisis empleado**

Los datos se recolectaron entre 2019 y 2023, en el marco del proyecto “Monitoreo de especies de aves focales en el área de influencia del proyecto hidroeléctrico Ituango - Hidroituango”. La recolección y análisis de los datos varió según cada objetivo, a continuación, se muestra un breve resumen:

#### **1.4.3.1. Dinámica en la probabilidad de ocupación espacial y temporal**

Para este objetivo tomamos datos mediante dos metodologías, una para analizar la variación espacial en la probabilidad de ocupación y otra para analizar la variación temporal en la probabilidad de ocupación (colonización y extinción). La primera metodología fue de muestreos en punto de conteo, en los cuales visitamos 130 puntos de conteo, cada uno fue visitado en 8 ocasiones, registrando la presencia o ausencia de la especie en cada visita, la información registrada fue analizada mediante modelos de ocupación de una temporada (MacKenzie et al., 2002), y el análisis incluyó las siguientes variables: Hora del muestreo, distancia euclidiana de cada punto de conteo al arroyo más cercano (DistQ), la pendiente del terreno (Pen), cantidad de cobertura de bosque (B), cantidad de cobertura de vegetación secundaria (VSA), cantidad de cobertura de vegetación secundaria baja (VSB) y cantidad de cobertura de pastizales (P) dentro de un radio buffer de 40 metros de radio alrededor de cada punto de conteo.

La segunda metodología fue de monitoreo acústico pasivo, el cual se llevó a cabo en 80 puntos con ayuda de grabadoras autónomas SwiftOne. Los puntos se ubicaron en sitios en donde el modelo de ocupación de una sola temporada predijera una alta probabilidad de ocupación. Cada punto fue monitoreado en 4 temporadas, durante 10 días consecutivos en cada una temporada. Las grabaciones fueron analizadas con ayuda de la herramienta pattern machine de Arbimon (Rainforest Connection, 2023). Y con los datos obtenidos fueron adaptados a historias de detección (presencia o ausencia) y fueron analizados dentro de la estructura de modelos de ocupación multi-temporada (MacKenzie et al., 2003). El análisis incluyó las variables que mejor explicaron la variación espacial en la probabilidad de ocupación, y verdor, humedad, brillo y temporada para explicar cambios en las probabilidades de extinción y colonización (Las metodologías en detalle de este objetivo pueden ser consultadas en el segundo capítulo).

### **1.4.3.2. Variación espacial del repertorio vocal**

Para este objetivo muestreamos el repertorio de cantos del cucarachero paisa en 8 sitios mediante grabaciones focales. Realizamos grabaciones de al menos 4 individuos en cada sitio. Las grabaciones se realizaron con ayuda de los siguientes equipos: Grabadora Marantz PMD661, grabadora Tascam DR-100-Mk III, y un micrófono unidireccional SENNHEISER ME67. Clasificamos los cantos únicos de manera manual con ayuda de una correlación espectrográfica realizada con Raven Pro 1.6.1 (Yang K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics, 2023). Comparamos repertorios de cantos entre sitios con el índice de similitud de Jaccard. Luego, usamos el modelo de disimilitud generalizada (GDM) para evaluar el efecto de la conectividad, la distancia geográfica y la distancia ambiental sobre la disimilitud entre los 8 sitios en los repertorios de cantos. (La metodología en detalle de este objetivo pueden ser consultadas en el tercer capítulo).

### **1.4.3.3. Variación temporal de la actividad vocal**

Para este objetivo muestreamos la actividad vocal durante todo un año en un territorio previamente identificado del cucarachero paisa. El muestreo se realizó con ayuda de una grabadora SM3 (Wildlife Acoustics). Las grabaciones fueron analizadas con la herramienta random forest de Arbimon (Rainforest Connection, 2023), pudiendo determinar cuántas veces cantaba la especie durante cada día y durante un año. Realizamos modelos mixtos generalizados para evaluar el efecto de diferentes variables sobre la actividad vocal. Incluimos 2 variables ambientales: humedad relativa y temperatura media diaria como factores fijos y al mes como un factor de variación aleatoria. (La metodología en detalle de este objetivo pueden ser consultadas en el cuarto capítulo).

## Capítulo 2

### Probabilidad de ocupación espacial y temporal del cucarachero paisa

#### 1.5. Introducción

El cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) es una especie endémica de Colombia que fue descrita en el 2012 (Lara et al., 2012), y no se han realizado estudios detallados sobre su biología o ecología, lo que hace que sea una especie poco conocida. A pesar de haber sido descrita recientemente, es una especie que está en peligro de extinción (EN, VU) (BirdLife International, 2017; Lara et al., 2016) porque el tamaño de sus poblaciones parece estar disminuyendo debido a la pérdida de hábitat. Aunque el cucarachero paisa es una especie poco conocida, sabemos que sus poblaciones se pueden observar a lo largo de un estrecho corredor en la cuenca alta del río Cauca en Antioquia. Además, se supone que su hábitat está restringido a las coberturas de bosque y en regeneración (vegetación secundaria) cerca de quebradas en el bioma del bosque seco tropical. En la región del Cauca medio (que incluye la cuenca alta del río Cauca en Antioquia), sólo se conserva el 19% de la cobertura original del bosque seco tropical (Pizano et al., 2015). Los remanentes de cobertura boscosa están dispersos en pequeños parches inmersos en una matriz muy heterogénea, dominada por pastizales y cultivos. Negret et al. (2021) informan que para 2015 el cucarachero paisa había perdido alrededor del 90% de su hábitat original, por lo que sugiere que esta es la especie de ave más amenazada en Colombia. Probablemente la mayor amenaza para el cucarachero paisa fue la construcción del proyecto hidroeléctrico (Hidroituango) al norte del cañón del río Cauca en Antioquia, cuya inundación se llevó a cabo en 2018. Lara et al. (2016) estima que este proyecto transformaría alrededor del 50% del hábitat que ocupa la especie al norte de su distribución, comprometiendo la supervivencia de la especie en toda el área afectada. Por lo tanto, la pérdida y transformación del hábitat ha sido identificada como la principal amenaza para el cucarachero paisa.

Sin embargo, no se sabe bien cuáles son las características que le permiten a la especie ocupar y persistir en un determinado sitio. En la actualidad, aún no se ha realizado ningún estudio formal que pueda corroborar que los tipos de cobertura en donde se ha observado el cucarachero paisa, o la cercanía a los arroyos sean de hecho el hábitat elegido por la especie. Así pues, las acciones de conservación que se están llevando a cabo actualmente se basan en información

incompleta. Por lo tanto, comprender cómo responde el cucarachero paisa a los cambios en el paisaje es esencial para desarrollar políticas de conservación.

En este estudio nosotros combinamos las metodologías de muestreos convencionales y de monitoreo acústico pasivo para entender mejor los patrones de ocupación de la especie y su preferencia de hábitat. Por un lado, empleamos datos obtenidos en muestreos convencionales realizados durante el año 2019 para realizar modelos de ocupación de una temporada. Y empleamos la metodología de monitoreo acústico pasivo para monitorear sitios con alta probabilidad de ocupación, a fin de poder evaluar qué factores afectan la colonización o extinción de la especie en determinados sitios. El monitoreo acústico pasivo permite, con ayuda de unidades acústicas pasivas, adquirir grandes volúmenes de información acerca de una especie de interés a un ritmo constante. Este método presenta varias ventajas sobre los muestreos convencionales, tales como: Menor costo, mayor cantidad de datos, y la posibilidad de realizar esfuerzos de muestreo por más tiempo y en áreas más grandes (Abrahams and Geary, 2020; Wood et al., 2019). Además, los datos obtenidos mediante el monitoreo acústico pasivo pueden ser analizados usando la estructura de un modelo de ocupación. Estos modelos, a través de datos de presencia y ausencia, pueden usarse para calcular la ocupación de una especie, es decir la proporción del área o el número de sitios ocupados por la especie; y su detectabilidad, es decir, la probabilidad de detectar una especie en un sitio, dado que esta lo ocupe, y de esta manera, los modelos son corregidos por la detección imperfecta. Además, los modelos de ocupación multi-temporada permiten que los estados de ocupación varíen entre temporadas, incorporando parámetros de colonización (Sitios desocupados que pasan a estar ocupados entre temporadas) y de extinción (sitios ocupados que pasan a estar desocupados entre temporadas) (MacKenzie et al., 2002; MacKenzie et al., 2003; MacKenzie et al., 2018). Lo que ayuda a monitorear cambios, incluso si son pequeños, en la población de la especie de interés en grandes áreas (Wood et al., 2019). Por lo que la combinación de estas metodologías nos permitió realizar estimaciones de la dinámica poblacional del cucarachero paisa y entender mejor la relación entre esta especie y su hábitat.

Con este fin, nos propusimos describir cómo responde el cucarachero paisa a los cambios en el paisaje, tanto espacial como temporalmente. Para evaluar la respuesta del cucarachero a cambios espaciales usamos modelos de ocupación de una sola temporada. Para realizar el modelo de ocupación de una temporada utilizamos una base de datos de 130 puntos muestreados durante la temporada de lluvias de 2019, en donde las variables predictoras fueron: Distancia euclidiana de

cada punto de conteo al arroyo más cercano, pendiente del terreno, cantidad de coberturas de pastos, bosques, vegetación secundaria alta y vegetación secundaria baja dentro de un radio buffer de 40 metros de radio alrededor de cada punto de conteo. Posteriormente usamos el mejor modelo para para proyectar la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa antes (2015) y después (2019) de la inundación de la represa Hidroituango, y comparamos entre ambos años para conocer una estimación del efecto de la inundación sobre la probabilidad de ocupación de la especie. Luego, para realizar el modelo de ocupación multi-temporada ubicamos 80 puntos en sitios con una alta probabilidad de ocupación ( $>0.3$ ), reduciendo así la variabilidad espacial a sitios con alta probabilidad de estar ocupados, y centrando el objetivo del análisis a comprender que factores temporales pueden afectar las dinámicas de colonización y extinción en sitios con alta probabilidad de ocupación inicial. En los 80 puntos seleccionados realizamos un monitoreo acústico pasivo de cuatro temporadas, desde finales del año 2021 hasta inicios de 2023. Esperamos que este conocimiento resulte especialmente útil para mejorar la efectividad de las acciones de conservación que se realizan sobre la especie.

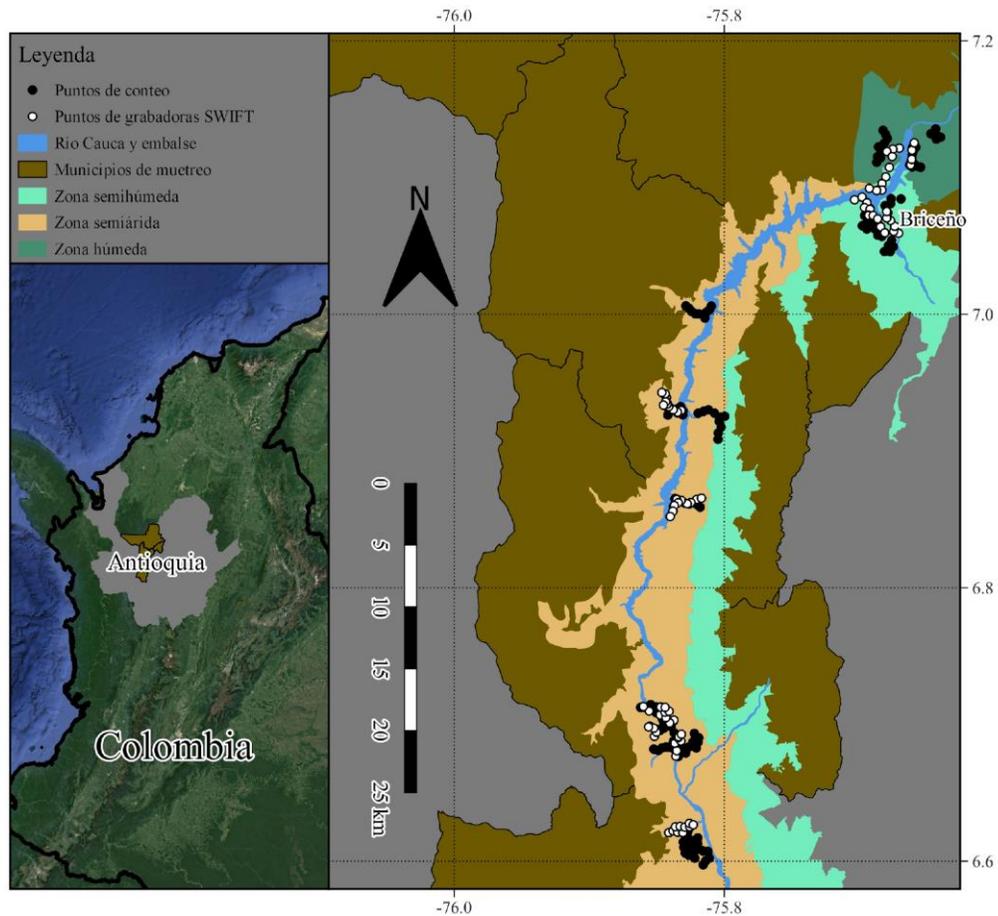
## **1.6. Métodos**

### ***1.6.1. Área de estudio***

Los puntos de conteo y los puntos para el monitoreo acústico pasivo (grabadoras SwiftOne) estuvieron ubicados en el norte de la distribución del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*), alrededor del área de influencia de la represa de Hidroituango. Los puntos seleccionados tenían un gradiente ambiental, que va desde el bioma de bosque seco tropical en el sur, hasta el bioma de bosque húmedo tropical en el norte, y una zona de transición entre ellos, abarcando tres zonas climáticas: húmeda, semihúmeda y semiárida (IDEAM - Instituto de Hidrología, 2017). A través de los biomas, las coberturas boscosas están muy fragmentadas y aisladas por una matriz de pastizales (Pizano et al., 2015).

**Figura 3**

*Posición de los puntos de conteo y los puntos en donde se ubicaron las grabadoras (SwiftOne) para el monitoreo acústico pasivo.*

**1.6.2. Variación espacial en la probabilidad de ocupación****1.6.2.1. Toma de datos**

Nuestras unidades de muestreo fueron puntos de conteo. Definimos los puntos de conteo como círculos de 40 metros de radio, porque un radio de 40 m corresponde a un poco más de la longitud promedio de los territorios del cucarachero paisa (obs. pers.). Los puntos de conteo fueron ubicados cerca de senderos y estuvieron separados entre sí por al menos 300 metros, lo que es 3.75 veces la longitud del territorio de un cucarachero paisa. Establecimos esta separación para garantizar que durante los muestreos no se registrara ningún individuo adicional. Esto garantiza que la detección de la especie en cada muestreo de un punto fuera independiente de otros muestreos

y las historias de detección en cada punto fueran independientes. Estos supuestos son importantes para los modelos de ocupación que se utilizaron posteriormente (MacKenzie et al., 2002).

Muestreamos 130 puntos de conteo en total durante la temporada de lluvias de 2019. Los muestreos fueron realizados durante cuatro días, tratando de que fueran consecutivos. Cada día se realizaban 2 puntos de conteo y el orden de los muestreos fue aleatorio. En total, realizamos 8 visitas a cada punto de conteo.

Realizamos los muestreos desde la salida del sol (06:00) hasta las 11:30, registrando el número de individuos de cucarachero paisa que vimos u oímos durante un periodo de 20 minutos en cada uno de ellos. Esperamos en silencio durante tres minutos antes del inicio de cada sesión de conteo, tratando de que nuestra presencia afectara lo menos posible a las aves. También registramos la hora de inicio de los muestreos de cada punto de conteo, para utilizarla como covariable de detección. Adicionalmente, grabamos el tiempo que duró cada muestreo de cada punto de conteo con la ayuda de una grabadora y un micrófono omnidireccional Sennheiser ME62. Posteriormente, revisamos las grabaciones de los muestreos en las que no detectamos la especie, tratando de encontrar falsas ausencias y aumentar la detectabilidad del cucarachero paisa.

#### **1.6.2.2. Análisis de datos**

Para estimar la detección y ocupación del cucarachero paisa utilizamos modelos de ocupación de una sola temporada (MacKenzie et al., 2002). Este tipo de modelos nos permite corregir nuestra detección imperfecta de la especie de estudio, y calcular la probabilidad de ocupación de cada sitio. Sin embargo, para utilizar estos modelos, se deben cumplir tres condiciones: a) el estado de ocupación de los sitios es constante durante toda la temporada, b) la detección de la especie en cada muestreo de un sitio debe ser independiente de otros muestreos, y c) las historias de detección en cada sitio deben ser independientes.

Para cumplir la condición a, dado que nuestra especie de estudio exhibe un comportamiento territorial, asumimos que el estado de ocupación no cambió durante el periodo de muestreo. Así mismo, para cumplir con las condiciones b y c, los puntos de conteo estuvieron separados por al menos 300 metros entre sí. Una vez que verificamos todas las condiciones de este tipo de modelos, usamos el paquete `unmarked` v. 0.10-2 del software R para realizar todos los análisis (Fiske and Chandler, 2011).

Para construir los modelos de ocupación, primero creamos modelos para la detectabilidad, dejando la ocupación constante. Para ello propusimos dos modelos en los cuales la ocupación fue constante: en uno de ellos la detectabilidad también era constante, y en el otro, la hora de inicio de los muestreos de cada punto de conteo era una variable explicativa de los cambios en la probabilidad de detección. Utilizamos la hora de inicio de los muestreos de cada punto de conteo como covariable de detección porque el tiempo puede afectar la probabilidad de detección de las aves en relación con la actividad vocal y de búsqueda de alimento (Royle et al., 2005). Seleccionamos el mejor entre ambos modelos basándonos en el valor de criterio de información Akaike corregido (AICc). El mejor modelo explicativo de la detectabilidad fue el que incluía la hora de inicio como covariable de detección (Tabla 1).

Una vez identificado el mejor modelo para la detección, lo utilizamos para construir 10 modelos que propusimos con covariables para la ocupación (Tabla 1). Utilizamos las siguientes covariables para la ocupación: Distancia euclidiana de cada punto de conteo al arroyo más cercano (DistQ), pendiente del terreno (Pen), cantidad de cobertura de bosque (B), cantidad de cobertura de vegetación secundaria (VSA), cantidad de cobertura de vegetación secundaria baja (VSB) y cantidad de cobertura de pastizales (P), las coberturas fueron medidas dentro de un buffer de 40 metros de radio alrededor de cada punto de conteo. Entre las covariables utilizadas sólo 2 presentaron una correlación alta (>70%), VSA y VSB, sin embargo, estas covariables no se utilizaron juntas en ningún modelo. Estas características del paisaje fueron calculadas en una imagen de teledetección Sentinel-2 2019 (Anexo 1) un ráster de arroyos (Sistema de Información Ambiental de Colombia - SIAC 2018) y un DEM (Earth Resources Observation and Science – (EROS) Center, 2018) con ayuda del software QGIS 3.28.5 (QGIS Development Team, 2023). Estandarizamos todas las covariables antes del análisis (valor estandarizado = valor - media/desviación estándar), excepto la hora de inicio, que se transformó a valores entre 0 y 1 (valor = hora/24).

En cada etapa, después de construir todos los modelos de ocupación, seleccionamos los mejores basándonos en el valor de criterio de información Akaike corregido (AICc) para muestras pequeñas. Seleccionamos los modelos que tuvieran una diferencia igual o menor a 2 frente al valor de AICc más bajo (Tabla 1). A continuación, comprobamos la bondad del ajuste de los mejores modelos de ocupación, evaluando si la variabilidad de nuestros datos era superior a la esperada según nuestro modelo (sobredispersión). Evaluamos la sobredispersión del mejor modelo usando

la función `mb.gof.test` del paquete `AICcmodavg` y la función `parboot` del paquete `unmarked` (Fiske and Chandler 2011; Mazerolle, 2017). Una vez comprobado que el mejor modelo de ocupación tenía un buen ajuste (Anexo 2), proporcionamos estimaciones de los parámetros del modelo (detección y ocupación) y su incertidumbre estadística asociada. Posteriormente, graficamos la ocupación/detectabilidad en función de cada covariable con el mejor modelo de ocupación. Hicimos esto para mostrar cómo varía la ocupación/detectabilidad en función de cada covariable.

Finalmente, estimamos el impacto de la inundación de la presa de Hidroituango en el área potencialmente ocupada por la especie asumiendo el mismo modelo de ocupación para ambas temporadas. Para medirlo hicimos 2 proyecciones espaciales: 2015 (antes de la inundación) y 2019 (después de la inundación). Para cada proyección espacial asumimos que la relación de la especie con el espacio ambiental no cambia en ese lapso. Además, para realizar la estandarización de los valores para ambos años, utilizamos la desviación estándar y el promedio de los valores tomados en los puntos que fueron muestreados durante 2019, esto con el fin de que las proyecciones pudieran ser comparativas entre ellas y con el modelo realizado. Luego, creamos capas raster para cada año de variables que eran importantes en el mejor modelo de ocupación. A continuación, utilizando el mejor modelo de ocupación, realizamos proyecciones espaciales de la probabilidad de ocupación para cada año (Anexo 1). Por último, restamos ambas capas entre sí, y esa diferencia nos permitió medir cómo la ocupación se había visto afectada por la inundación de la presa.

Medimos el cambio entre ambas temporadas para tres de las cuatro variables que fueron importantes (Tabla 2). Éstas fueron: Distancia a los arroyos, cantidad de cobertura de bosque, y cantidad de cobertura de vegetación secundaria alta. Recalculamos la distancia a los arroyos eliminando primero las partes de los arroyos que fueron inundadas por la represa. Calculamos la cantidad de las dos coberturas midiéndolo a partir de dos capas que creamos para los años 2015 y 2019 (Anexo 1). La pendiente del terreno la presumimos igual para ambas temporadas.

Una vez que proyectamos la probabilidad de ocupación para cada uno de los años, empleamos la prueba de rangos con signo de Wilcoxon para muestras dependientes. Utilizamos esta prueba no paramétrica ya que nuestras muestras se encuentran relacionadas (antes y después de un evento) y que uno de los años no siguió una distribución normal (Prueba de normalidad de Shapiro-Wilks: 2015  $p$ -value = 0.03 y 2019  $p$ -value = 0.99). La prueba se basa en comparar el orden de cada sujeto dentro del grupo contra el promedio esperado de los órdenes y determinar la probabilidad por acercamiento a la distribución normal. También calculamos el cambio en la

disponibilidad de sitios de buena calidad para el cucarachero paisa, definimos sitios de buena calidad como sitios con una probabilidad de ocupación  $\geq 0.5$ . Para esto cuantificamos el número de sitios antes y después de la inundación de la represa, y medimos en que proporción cambió (antes/después \* 100).

### ***1.6.3. Variación temporal en la probabilidad de ocupación***

#### **1.6.3.1. Muestreo de datos**

Nuestras unidades de muestreo fueron puntos de conteo. En total seleccionamos 80 puntos de conteo, de los sitios con una probabilidad de ocupación mayor a 0.3 según la proyección espacial de la probabilidad de ocupación realizada para el año 2019. Los puntos de conteo estuvieron separados entre sí por al menos 250 metros, lo que es 3 veces la longitud del territorio de un cucarachero paisa (person. obs.). Establecimos esta separación para garantizar que durante los muestreos no hubiera recuento de individuos entre puntos, de manera que la detección de la especie en cada muestreo de un punto fue independiente de otros y, por tanto, las historias de detección en cada punto fueron independientes. Estos supuestos son importantes para los modelos de ocupación que se utilizaron posteriormente (MacKenzie et al., 2003). En cada punto de conteo usamos unidades de grabación acústica pasiva (SwiftOne) para realizar grabaciones de 1 minuto cada 10 minutos durante 10 días consecutivos. Los puntos fueron muestreados durante 10 días cada temporada, cada día correspondía a una visita. En total muestreamos 4 temporadas entre 2021 y 2023 (2 en temporada de lluvias y 2 en temporada de secas).

Empleamos la herramienta de análisis de pattern matching disponible online en la plataforma de Arbimon (Rainforest Connection, 2023). Esta herramienta nos permite, mediante un análisis de correlograma, detectar cantos en grandes lotes de grabaciones. Este análisis hace una preselección de coincidencias, valoradas con un valor de similaridad a la señal empleada inicialmente para el análisis. Las preselecciones luego fueron revisadas manualmente para corroborar si corresponden con la especie buscada. De esta manera revisamos al menos una grabación por punto de conteo por día con el fin de crear las historias de detección que fueron usadas en el análisis.

### 1.6.3.2. Análisis estadístico

Para calcular la probabilidad de detección, ocupación, colonización y extinción empleamos modelos de ocupación multi-temporada. Este tipo de modelo calcula la ocupación durante la primera temporada y usa el cambio en el estado de ocupación entre temporadas para calcular los parámetros de extinción y colonización (MacKenzie et al., 2003). Sin embargo, para usar los modelos de ocupación multi-temporada se deben cumplir los mismos supuestos que se mencionaron en el análisis del modelo de ocupación de una sola temporada. Dado que nuestra especie de estudio exhibe un comportamiento territorial, asumimos que el estado de ocupación no cambió dentro de cada temporada y, dado que los puntos estuvieron separados por al menos 250 m, asumimos que la detección de la especie en cada muestreo de un sitio fue independiente de otros muestreos y que las historias de detección en cada sitio fueron independientes. Una vez que verificamos todas las condiciones de este tipo de modelos, usamos el paquete `unmarked` v. 0.10-2 del software R para realizar todos los análisis (Fiske and Chandler, 2011)

Para construir los modelos de ocupación multi-temporada, primero elegimos el mejor modelo para la detectabilidad, en donde utilizamos la fecha, la temporada y la estación como covariables de detección. En los 5 modelos, la ocupación fue constante, y en 3 modelos incluimos la fecha, la temporada (periodo muestreado) y/o la estación (estación seca o de lluvias) como covariables explicativas de la detectabilidad de la especie. La fecha se incluyó como un valor continuo entre 1 y 365. El mejor modelo explicativo de la detectabilidad fue el que incluía la fecha y la temporada como covariables de detección.

Luego, para calcular la probabilidad de ocupación elaboramos varios modelos que incluyeron aquellas covariables incluidas en el mejor modelo de ocupación de una temporada: Distancia euclidiana de cada punto de conteo al arroyo más cercano (DistQ), la pendiente del terreno (Pen), cantidad de cobertura de bosque (B), cantidad de cobertura de vegetación secundaria (VSA). Y utilizamos el mejor modelo de ocupación para construir modelos con covariables para la colonización y extinción. Las covariables que utilizamos para calcular la probabilidad de colonización y extinción fueron las variables asociadas al producto de un análisis raster de Tasseled Cap. El análisis de Tasseled Cap fue realizado con la función `i.tasscap` de QGIS (QGIS Development Team, 2023), este análisis consiste de una transformación de datos Landsat, el cual reduce las múltiples capas de la imagen raster en 3 capas: brillo, verdor y humedad (Huang et al. 2002); Además, incluimos la temporada.

Después de construir todos los modelos, seleccionamos los mejores modelos de ocupación multi-temporada basándonos en el valor de criterio de cuasi información Akaike corregido (QAICc) para muestras pequeñas. Seleccionamos los modelos que tuvieran una diferencia igual o menor a 2 frente al valor de QAICc más bajo (Tabla 3), usamos este criterio de selección, ya que luego de evaluar los modelos encontramos que presentaban sobredispersión. A continuación, comprobamos la bondad de ajuste de los mejores modelos de ocupación, evaluando si la variabilidad de nuestros datos era superior a la esperada según nuestro modelo dado (sobredispersión). Evaluamos la sobredispersión de los mejores modelos usando la función `mb.gof.test` del paquete `AICcmodavg` y la función `parboot` del paquete `unmarked` (Fiske and Chandler 2011; Mazerolle and Mazerolle, 2017). Aunque encontramos que los modelos presentaban sobredispersión, y que por tanto no tuvieron un buen ajuste (Anexo 2), proporcionamos estimaciones de los parámetros del modelo (detección, ocupación, colonización y extinción) y su incertidumbre estadística asociada. Y graficamos la colonización / extinción en función de cada covariable con el mejor modelo de ocupación multi temporada. Aunque nuestros modelos presentan sobredispersión, igual creemos que son resultados valiosos, pues permiten explorar la dinámica temporal de una especie poco conocida y amenazada, como es el cucarachero paisa. Pero somos conscientes de que nuestro modelo actualmente presenta problemas de ajuste, por lo que se deben explorar modificaciones al mismo, o realizar más temporadas de monitoreo para que nuestros análisis se ajusten mejor, y sean confiables.

## 1.7. Resultados

### 1.7.1. Variación espacial en la probabilidad de ocupación

Según el criterio de información de Akaike corregido para tamaño muestral pequeño (AICc) el mejor modelo incluyó 4 covariables de ocupación (Tabla 1): distancia al arroyo más cercano (DistQ), pendiente del terreno (Pen), cantidad de cobertura de bosque (B) y cantidad de cobertura de vegetación secundaria alta (VSA) como covariables de ocupación. Éste incluyó la hora de inicio como covariable de detección. Este modelo tuvo un  $\Delta$ AICc mayor a 2 con referencia al siguiente modelo mejor valorado.

### 1.7.1.1. Modelo de ocupación

**Tabla 1**

*Modelo de ocupación*

Modelo	K	AICc	$\Delta$ AICc	AICc Wt	Cum. Wt	LL
<b>p~hora psi~ DistQ*Pen+B*VSA+ VSA<sup>2</sup></b>	<b>10</b>	<b>638.53</b>	<b>0</b>	<b>0.72</b>	<b>0.72</b>	<b>-308.34</b>
p~hora psi~ Pen*DisQ	6	640.83	2.3	0.23	0.94	-314.07
p~hora psi~B*VSA+ VSA <sup>2</sup>	7	644.88	6.35	0.03	0.97	-314.98
p~hora psi~VSA+VSA <sup>2</sup>	5	645.87	7.34	0.02	0.99	-317.69
p~hora psi~DistQ	4	650.08	11.55	0	0.99	-320.88
p~hora psi~1	3	650.87	12.34	0	1	-322.34
p~hora psi~P	4	650.99	12.46	0	1	-321.33
p~hora psi~Pen	4	651.09	12.56	0	1	-321.38
p~hora psi~B	4	652.39	13.86	0	1	-322.04
p~hora psi~P+VSB	5	652.49	13.96	0	1	-321
p~hora psi~VSB	4	652.63	14.09	0	1	-322.15
p~1psi~1	2	667.3	28.77	0	1	-331.6

Nota. Resumen de los modelos de ocupación construidos para describir la variación espacial de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa. Var1\*Var2 :(Var1 + Var2 + Var1:Var2), es decir, incluye las relaciones de cada variable más la interacción entre ellas, p: detectabilidad, psi: ocupación.

El resultado del modelo muestra que la probabilidad de ocupación de la especie cambia en función de estas 4 variables de la siguiente manera: La probabilidad de ocupación aumenta con la cercanía a arroyos, y con el aumento en la inclinación de la topografía del territorio. Por otro lado, la probabilidad de ocupación tiene una relación con forma de campana con la cantidad de vegetación secundaria alta, esta relación es mayor en sitios con una cantidad de vegetación secundaria alta entre los 20% y 60% dentro del buffer, y decrece por fuera de este rango. La probabilidad de ocupación tiene una relación negativa con la cantidad de cobertura de bosque (Tabla 2, Figura 4).

**Tabla 2**

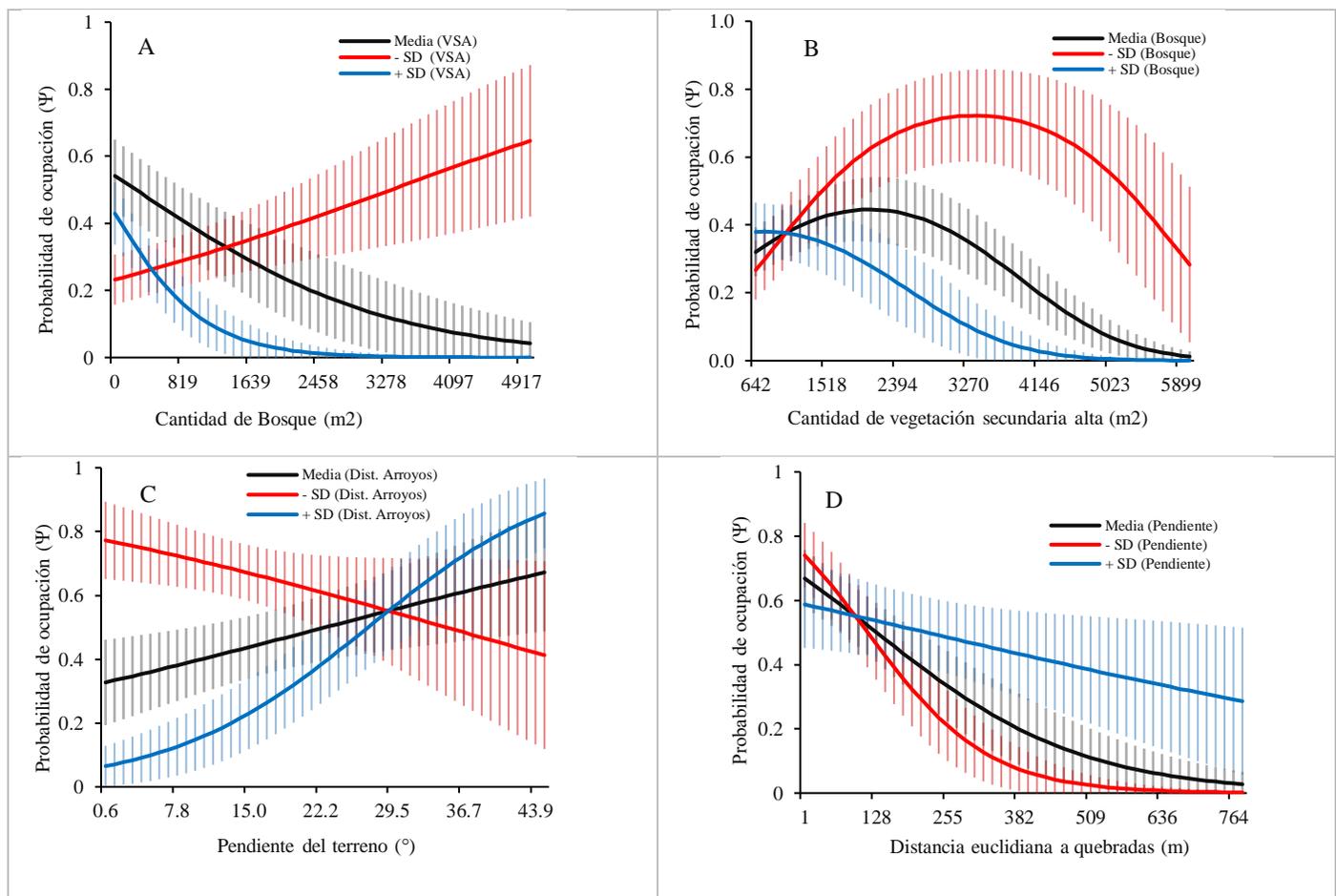
*Resumen de los resultados del mejor modelo realizado para explicar los cambios en la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa*

<b>Modelo = ~hora~ DistQ*Pen+B*VSA + VSA<sup>2</sup></b>				
<b>Ocupación (logit-scale):</b>				
	<b>Estimado</b>	<b>SE</b>	<b>z</b>	<b>P(&gt; z )</b>
<b>(Intercepto)</b>	-0.225	0.393	-0.573	0.567
<b>DistQ</b>	-0.904	0.334	-2.704	0.007
<b>Pen</b>	0.304	0.255	1.189	0.235
<b>B</b>	-0.828	0.428	-1.935	0.053
<b>VSA</b>	-0.15	0.305	-0.493	0.622
<b>VSA<sup>2</sup></b>	-0.906	0.33	-2.745	0.006
<b>DistQ:Pen</b>	0.636	0.247	2.578	0.010
<b>B:VSA</b>	-1.28	0.538	-2.378	0.017
<b>Detección (logit-scale):</b>				
	<b>Estimado</b>	<b>SE</b>	<b>z</b>	<b>P(&gt; z )</b>
<b>(Intercepto)</b>	1.88	0.658	2.85	0.00
<b>hora</b>	-7.89	1.987	-3.97	0.00

Sin embargo, existen 2 tipos de interacciones entre variables que afectan la magnitud de la respuesta en la probabilidad de ocupación de la especie (Figura 4). En cada una de las interacciones intervienen dos variables, las cuales pueden ser una variable predictora (que predice la respuesta en la probabilidad de ocupación de especies) o una variable moderadora de la respuesta (que la cantidad de la variable moderadora modera la respuesta de la probabilidad de ocupación a la variable predictora). La primera interacción es B:VSA. Según esta interacción, cuando existe la misma cantidad de una y otra, el valor de la interacción es mínimo en relación como cuando una de las dos está en mayor proporción, en donde la probabilidad de ocupación de la especie aumenta. La segunda interacción es DistQ:Pen. Según esta interacción, la coocurrencia de estas dos variables en un sitio afecta positivamente la respuesta en la probabilidad de ocupación de la especie.

**Figura 4**

Gráficas predictivas de la probabilidad de ocupación vs las covariables de ocupación.

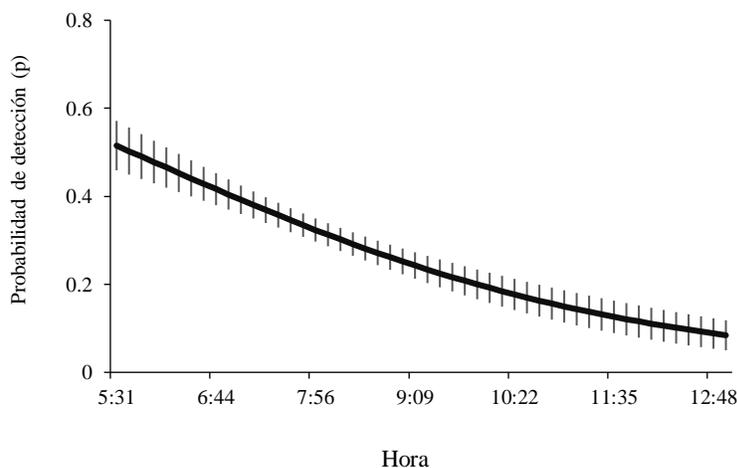


Las líneas continuas representan la respuesta de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa a cada una de las variables, A: Bosque (variable moderadora: Vegetación secundaria alta (VSA)); B: Vegetación secundaria alta (variable moderadora: Bosque); C: Pendiente (Variable moderadora: Distancia a arroyos); y D: Distancia a arroyos (Variable moderadora: Pendiente del terreno). El color de la línea continua representa el valor constante de la variable moderadora: Negro cuando tiene el valor de la media, rojo cuando tiene el valor negativo de la desviación estándar, es decir, la variable moderadora está en poca proporción, y azul cuando tiene un valor positivo de la desviación estándar, es decir, la variable moderadora está en abundante proporción. La zona sombreada representa el error estándar de la predicción de la probabilidad de ocupación.

Finalmente, el resultado del modelo muestra que la probabilidad de detección de la especie cambia en función de la hora en que se realizó cada muestreo en los puntos de conteo. Así que, la probabilidad de detección es mayor al amanecer, y disminuye a medida que se hace más tarde (Figura 5).

### Figura 5

*Gráfica predictiva de la probabilidad de detección vs la hora.*



Nota. La línea continua representa la respuesta de la probabilidad de detección del cucarachero paisa a la hora. La zona sombreada representa el error estándar de la predicción de la probabilidad de detección.

#### 1.7.1.2. Proyección espacial antes y después de la inundación de la represa (años 2015-2019)

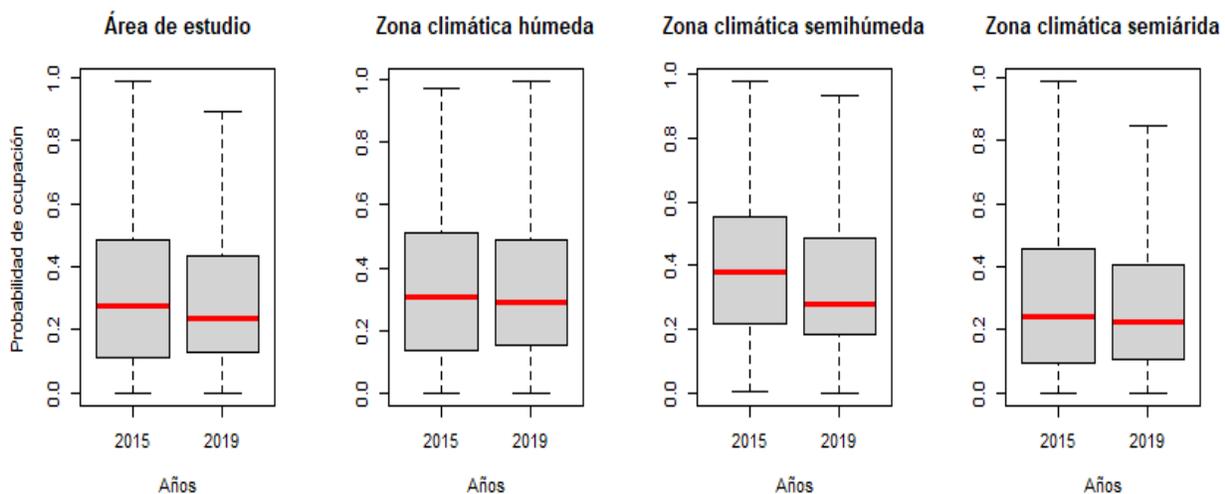
En cuanto al impacto que tuvo el llenado de la represa sobre la probabilidad de ocupación del cucarachero, encontramos que hubo cambios en la probabilidad de ocupación en toda el área de estudio (Figura 6, Figura 7). Estos cambios se evidenciaron en la disminución del número de sitios de buena calidad, y de la mediana de la probabilidad de ocupación.

En primer lugar, la prueba de rango de signos de Wilcoxon fue significativa para todas las zonas climáticas, y para el área de estudio en general ( $P$ -valor  $\approx 0$ ). Por lo que hay una diferencia sustancial en la mediana de la probabilidad de ocupación antes y después de la inundación de la represa. Estos cambios en general fueron negativos (Figura 7), observándose una disminución en la mediana de la probabilidad de ocupación de la especie. En general, la mediana de la probabilidad

de la ocupación pasó de 0.27 en 2015 a 0.23 en 2019. Sin embargo, la disminución fue diferente en cada zona climática: en la zona climática húmeda cambió de 0.31 (SD=0.23) a 0.29 (SD= 0.24); en la zona climática semihúmeda se observó un mayor cambio, en donde la mediana de probabilidad de ocupación pasó de 0.38 (SD= 0.22) a 0.28 (SD=0.21); y en la zona climática semiárida cambió de 0.24 (SD=0.24) a 0.22 (SD= 0.22).

### Figura 6

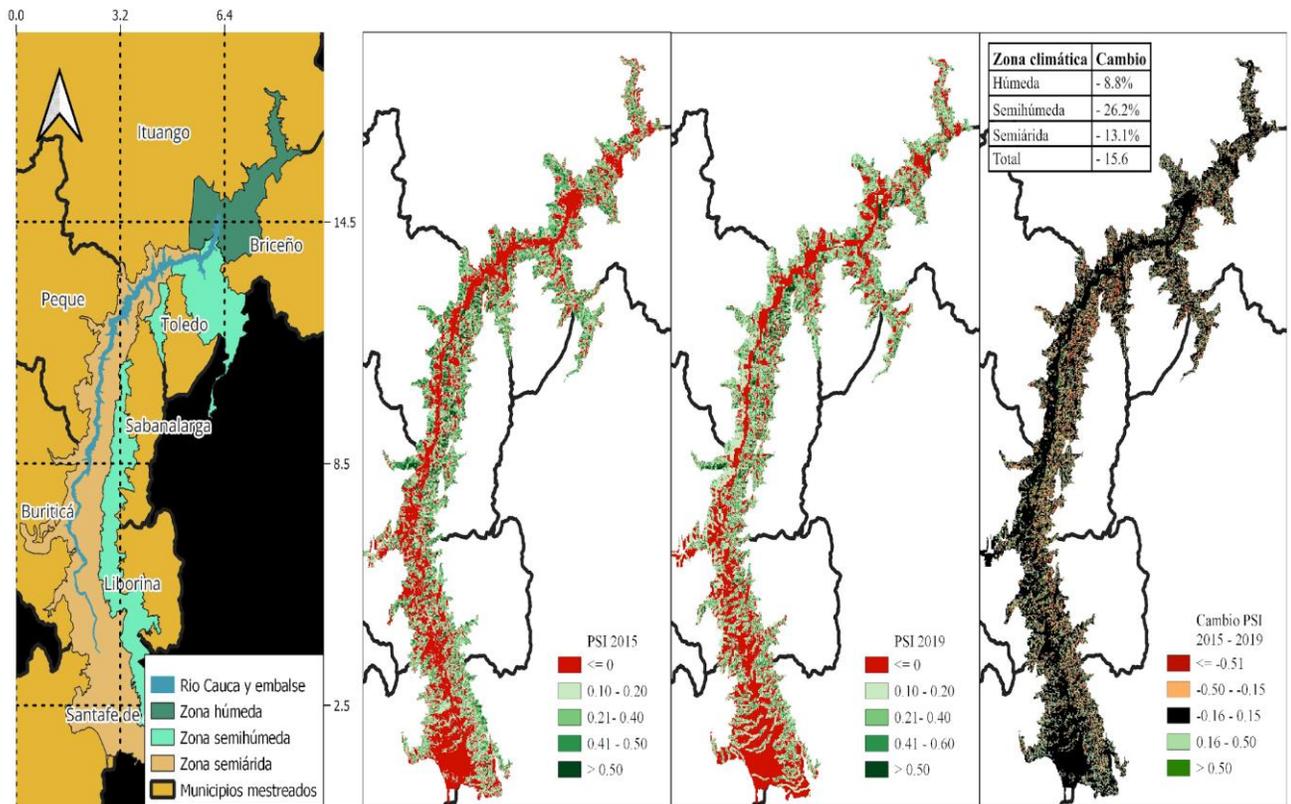
*Boxplot de la probabilidad de ocupación antes y después de la inundación de la represa, para toda el área de estudio, y para cada zona climática.*



Además, encontramos que en todas las zonas climáticas se presentó una disminución en sitios de muy buena calidad (probabilidad de ocupación  $\geq 0.5$ ). Presentándose una disminución en general para el área de estudio de 15.9%. Pero la disminución fue diferente en cada zona climática: en la zona climática semihúmeda fue en donde más se perdieron sitios de buena calidad, disminuyendo en un 26.2%; en la zona climática semiárida disminuyeron en un 13.1%; y en la zona climática húmeda disminuyeron en un 8.8%.

**Figura 7**

*Proyección espacial de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa para los años 2015 y 2019.*

**1.7.2. Variación temporal en la probabilidad de ocupación**

Según el criterio de cuasi información de Akaike corregido (QAICc) para tamaño muestral pequeño hubo 4 modelos que fueron mejores que los demás (Tabla 3). Estos modelos tuvieron un  $\Delta$ QAICc menor a 2 con referencia al modelo mejor puntuado. Como los modelos no fueron diferencialmente mejores entre ellos nosotros los promediamos con la función `model.avg` del paquete `MuMIn` de R (Barton, 2010). El modelo promediado incluyó 1 variable para colonización (verdor), una variable para extinción (temporada), 2 variables de ocupación (distancia a arroyos y pendiente), y dos variables de detección (temporada y fecha).

**Tabla 3**

*Resumen de los modelos de ocupación multitemporada contruidos para describir la variación temporal de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.*

Modelos	K	QAICc	$\Delta$ QAICc	QAICcWt	Cum.Wt	LL
<b>psi~ distQ + Pen, col ~ verdor, ext~ temporada, p ~ fecha + temporada</b>	<b>13</b>	<b>2095.49</b>	<b>0.00</b>	<b>0.20</b>	<b>0.20</b>	<b>-1032</b>
psi ~ distQ + Pen, col ~ verdor, ext ~ 1, p ~ Fecha + temporada	11	2095.62	0.13	0.19	0.39	-1034.9
psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~ temporada, p ~ fecha + temporada	12	2096.60	1.11	0.12	0.50	-1034
<b>psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~1, p ~ fecha + temporada</b>	<b>10</b>	<b>2097.23</b>	<b>1.75</b>	<b>0.08</b>	<b>0.59</b>	<b>-1037</b>
psi ~ distQ + Pen, col ~ humedad+verdor, ext ~ , p ~ fecha + temporada	12	2097.89	2.41	0.06	0.65	-1034.6
psi ~ distQ + Pen, col ~ verdor, ext ~temporada+verdor, p ~ fecha + temporada	14	2098.01	2.53	0.06	0.70	-1031.8
psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~verdor, p ~ fecha + temporada	11	2098.35	2.86	0.05	0.75	-1036.2
psi ~ distQ + Pen, col ~brillo, ext ~1, p ~ fecha + temporada	11	2098.60	3.11	0.04	0.79	-1036.4
psi ~ distQ + Pen, col ~humedad, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	11	2099.00	3.52	0.03	0.83	-1036.6
psi ~distQ, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	9	2099.01	3.52	0.03	0.86	-1039.2
psi ~Pen, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	9	2099.09	3.60	0.03	0.90	-1039.3
psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~verdor+temporada, p ~ fecha + temporada	13	2099.14	3.66	0.03	0.93	-1033.8
psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~humedad, p ~ fecha + temporada	11	2099.71	4.23	0.02	0.95	-1036.9
psi ~ distQ + Pen, col ~1, ext ~brillo, p ~ fecha + temporada	11	2099.90	4.42	0.02	0.97	-1037
psi ~ distQ + Pen, col ~temporada, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	12	2101.97	6.48	0.01	0.98	-1036.7
psi ~distQ+Pen+VSA+B, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	12	2102.41	6.92	0.01	0.99	-1036.9
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	8	2102.86	7.37	0.01	0.99	-1042.4
psi ~B, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada	9	2103.65	8.16	0	1	-1041.5
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada+estacion	9	2105.4	9.91	0	1	-1042.4
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ temporada	7	2107.94	12.45	0	1	-1046.2
<b>psi ~VSA, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada</b>	<b>9</b>	<b>2108.51</b>	<b>13.02</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>-1044</b>
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha	5	2108.53	13.04	0	1	-1048.9
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ estacion	5	2111.4	15.91	0	1	-1050.3
psi ~1, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ 1	4	2121.37	25.89	0	1	-1056.4

El resultado del modelo promediado muestra que la probabilidad de colonización y extinción de la especie cambia en función de 2 variables de la siguiente manera: La probabilidad de colonización disminuye con el verdor, es decir, que la probabilidad de que un sitio sea colonizado es mayor en sitios con bajo verdor llegando a ser de hasta 0.6; en contraste, a medida que aumenta el verdor, la probabilidad de que sea colonizado disminuye hasta 0.2. Por otro lado,

la probabilidad de extinción cambia con la temporada (Tabla 7, Figura 4); es decir, se ve afectada por condiciones particulares de cada temporada. La probabilidad de extinción fue más baja durante la primera temporada, siendo de 0.24, pero aumentó para las siguientes dos temporadas a un valor aproximado de 0.37.

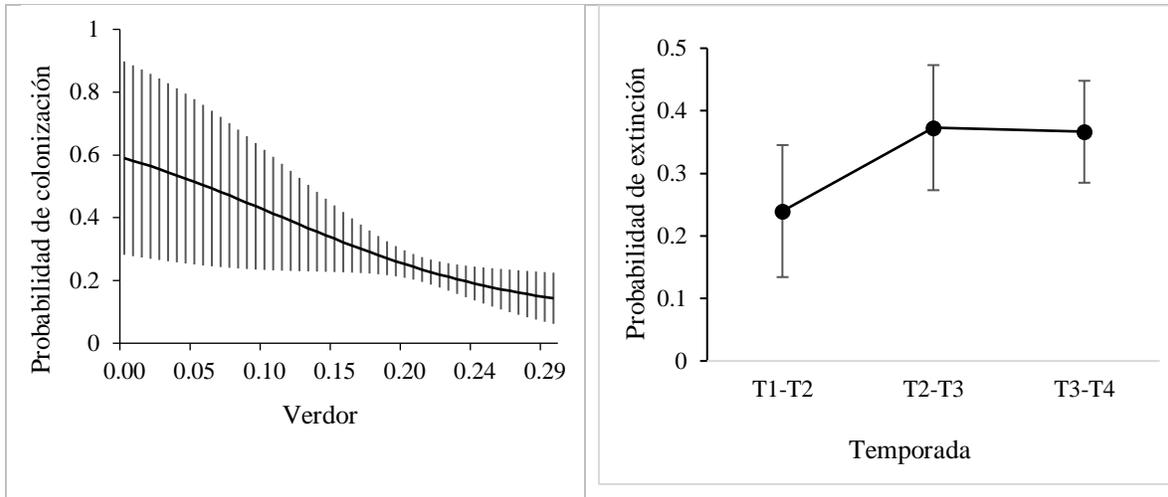
**Tabla 4**

*Resumen de los resultados del mejor modelo generado para explicar los cambios en la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.*

<b>Modelo = <math>\psi \sim \text{DistQ} * \text{Pen} + \text{B} * \text{VSA} + \text{VSA}^2 \text{ col} \sim \text{verdor ext} \sim \text{verdor} + \text{temporada}</math> <math>p \sim \text{fecha} + \text{temporada}</math></b>				
<b>Ocupación inicial</b>				
	Estimado	SE	z	P(> z )
(Intercepto)	-1.602	0.551	2.91	0.00
distQ	0.002	0.0001	2.01	0.04
Pen	0.054	0.026	2.01	0.04
<b>Colonización:</b>				
	Estimado	SE	z	P(> z )
(Intercepto)	0.40	1.51	0.27	0.79
verdor	-11.52	5.83	1.98	0.05
<b>Extinción:</b>				
	Estimado	SE	z	P(> z )
(Intercepto)	-1.21	0.64	1.91	0.06
temporadaT2	1.28	0.62	2.06	0.04
temporadaT3	1.23	0.67	1.85	0.06
<b>Detección:</b>				
	Estimado	SE	z	P(> z )
(Intercepto)	-2.64	0.90	2.95	0.00
fecha	3.27	1.19	2.75	0.01
temporadaT2	1.45	0.74	1.96	0.05
temporadaT3	-0.42	0.16	2.65	0.01
temporadaT4	1.23	0.74	1.67	0.09

**Figura 8**

Gráficas predictivas de la probabilidad de colonización y extinción vs las covariables predictoras (verdor y temporada).

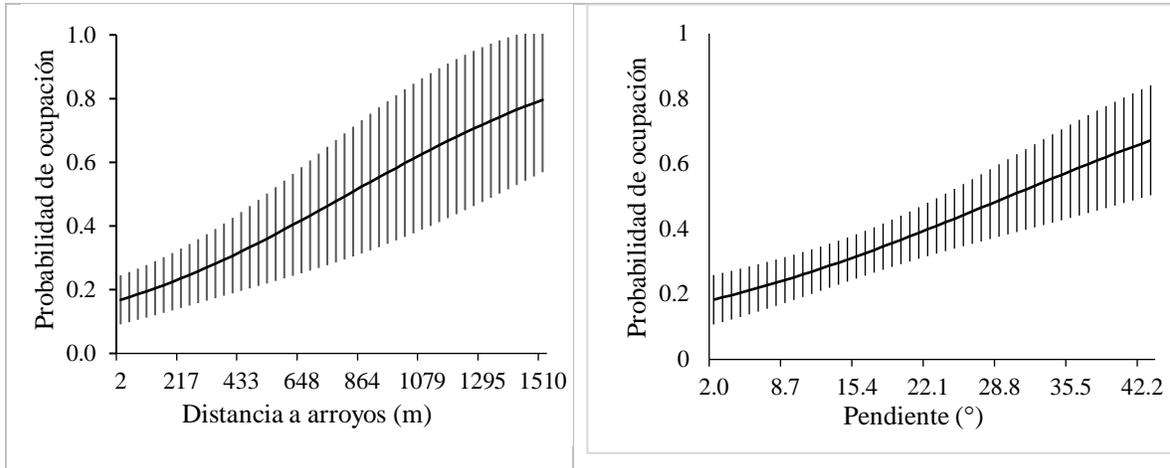


Nota. La línea continua representa la respuesta de la probabilidad de colonización y/o extinción del cucarachero paisa a cada una de las variables. La zona sombreada representa el error estándar de la predicción de la probabilidad de detección.

Por otro lado, el resultado del modelo promediado muestra que la probabilidad de ocupación de la especie cambió en función de 2 variables de la siguiente manera: Aumentaba con la distancia a arroyos y con la pendiente del terreno. Esto contradice lo que encontramos en el modelo de ocupación de una sola temporada, en el cual la ocupación aumenta cerca de quebradas. Pero se debe tener cuidado con la interpretación, ya que para los modelos de multi temporada tratamos de sólo incluir sitios con alta probabilidad de ocupación ( $> 0.3$ ), por lo que en términos de ocupación espacial este análisis presenta sesgos muestrales y de representatividad de las variables empleadas para calcular la probabilidad de ocupación (Figura 9).

**Figura 9**

Gráficas predictivas de la probabilidad de ocupación vs las covariables predictoras (distancia a arroyos y pendiente).

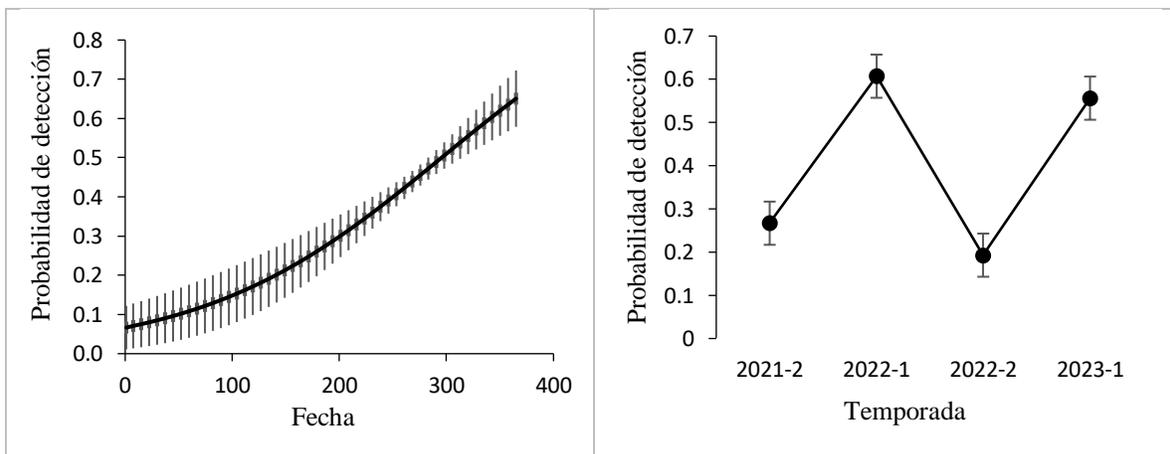


Nota. La línea continua representa la respuesta de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa a cada una de las variables. La zona sombreada representa el error estándar de la predicción de la probabilidad de detección.

Finalmente, el resultado del modelo promediado muestra que la probabilidad de detección de la especie cambia en función de la fecha y la temporada en que se realizó cada muestreo en los puntos de conteo. Así que, la probabilidad de detección es menor al inicio del año y luego aumenta (Tabla 4; Figura 10); además, parece estar afectada por factores particulares de cada temporada, haciendo que su probabilidad de detección aumente o disminuya entre temporadas.

**Figura 10**

Gráfica predictiva de la probabilidad de detección vs la hora y la temporada.



---

Nota. La línea continua representa la respuesta de la probabilidad de detección del cucarachero paisa a la hora. La zona sombreada representa el error estándar de la predicción de la probabilidad de detección.

## 1.8. Discusión

Realizamos este estudio con el fin de evaluar el efecto de diferentes variables espaciales y temporales sobre la probabilidad de ocupación, colonización y extinción del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*), una especie en peligro de extinción que habita el bosque seco tropical del cañón de Rio Cauca en Antioquia. Nuestros análisis indican que la probabilidad de que el cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) ocupe un determinado sitio se ve afectada por 4 variables: Cantidad de cobertura de bosque y de cobertura de vegetación secundaria alta, distancia a arroyos y pendiente del terreno (Tabla 2, Figura 4). El resultado del mejor modelo indica que la probabilidad de ocupación cambia en función de estas 4 variables del siguiente modo: la probabilidad de ocupación es mayor en sitios cercanos a arroyos y/o en terrenos con fuertes pendientes. Asimismo, la probabilidad de ocupación presenta una respuesta acampanada a la cobertura de vegetación secundaria alta, por lo que la probabilidad de ocupación es mayor en cantidades intermedias de esta cobertura (entre 1000 (20%) y 3000 (60%) m<sup>2</sup> de un buffer de 40 m de radio). Mientras que la probabilidad de ocupación disminuye en sitios donde la cobertura de bosque es predominante.

Sin embargo, encontramos que hay 2 tipos de interacciones entre variables que afectan a la magnitud y dirección de la respuesta en la probabilidad de ocupación de la especie. En cada una de las interacciones intervienen dos variables, en las que ambas variables pueden ser una variable predictora (que predice la respuesta en la probabilidad de ocupación de la especie) o una variable moderadora de la respuesta.

El primer tipo de interacción es B:VSA (B: bosque, VSA: vegetación secundaria alta). En esta interacción, las dos variables se moderan de manera negativa, pero el resultado depende también de la magnitud y dirección de la relación de ocupación con cada variable por separado. Cuando la cobertura de vegetación secundaria alta es la variable predictora, la respuesta acampanada en la probabilidad de ocupación de la especie cambia dependiendo de la cantidad de cobertura de bosque. Cuando hay poca cantidad de cobertura boscosa la probabilidad de ocupación en sitios con cantidades intermedias de la cobertura de vegetación secundaria alta aumenta. Mientras que cuando hay mucho bosque, la probabilidad de ocupación disminuye. Por otro lado,

cuando la cobertura de bosque es la variable predictora, aunque la probabilidad de ocupación disminuye con la cantidad de cobertura de bosque, cuando hay poca cobertura de vegetación secundaria alta en un sitio (menos que el promedio), la respuesta se invierte, y la probabilidad de ocupación aumenta con la cantidad de cobertura boscosa.

El segundo tipo de interacción es Distancia a arroyos y Pendiente (DistQ:Pen, respectivamente). En esta interacción las dos variables se moderan positivamente y su resultado final depende de la relación con cada variable por separado. Cuando la distancia a las quebradas aumenta, pero hay alta pendiente del terreno, la pendiente alta hace que la probabilidad de ocupación no disminuya drásticamente en ausencia de arroyos. Y, cuando la pendiente del terreno disminuye, pero el sitio está cerca de un arroyo, la probabilidad de ocupación aumenta.

Nuestros resultados respaldan lo que han descrito otros autores sobre el hábitat en que se puede encontrar al cucarachero paisa (BirdLife International, 2017; Lara et al., 2016; Rivera-Gutiérrez et al., 2018). Estos autores describen que la especie habita principalmente matorrales y fragmentos de bosque intervenido cerca a arroyos en el bioma de bosque seco o en transición a bosque húmedo; y que puede ser observado en cercas vivas, o cerca de matorrales y rastrojos (vegetación secundaria baja). Nuestros análisis muestran que en efecto la especie presenta preferencia por sitios con cantidades intermedias de cobertura de vegetación secundaria alta y cercanos a arroyos. Lo que además sugiere que presenta cierta preferencia por la heterogeneidad en las coberturas. Ya que, si bien los sitios deben estar cubiertos mayormente de vegetación secundaria alta, nuestros análisis muestran que es importante que haya otros tipos de coberturas. De modo que, si la vegetación secundaria alta es muy poca o, por el contrario, es muy dominante en un sitio, la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa baja drásticamente. Esto explica que, la vegetación secundaria baja, aunque puede ser utilizada, no parece ser un requerimiento para la ocupación de la especie; por ejemplo, en observaciones personales, hemos podido evidenciar que la especie usa coberturas de vegetación secundaria baja que están al borde de sus territorios sólo para forrajear. Además, encontramos que no es necesario que un sitio esté cerca de arroyos para poder ser ocupado, según nuestros resultados, sitios con una pendiente alta también pueden tener una alta probabilidad de estar ocupados. Creemos que la preferencia por sitios cercanos a quebradas y/o con pendientes altas pueden ser indicativos de sitios con alta retención de humedad, o con un área considerable de vegetación en buen estado (bosque o vegetación secundaria alta). En sitios con estas características es probable que lugares con alta pendiente presenten menores

disturbios, y presenten una menor exposición a radiación solar durante el día. Por lo que la elección de este tipo de sitios puede ser una estrategia adaptativa para soportar la marcada estacionalidad del bosque seco tropical (Achury et al., 2019; Pizzano et al., 2014). Por otro lado, evidenciamos que la especie presenta una clara preferencia por coberturas boscosas o en un grado avanzado de regeneración (vegetación secundaria alta), presentando una aparente preferencia por sitios heterogéneos. Pensamos que la aparente preferencia del cucarachero paisa por sitios con coberturas heterogéneas dominadas por vegetación secundaria alta, cercanos a cuerpos de agua y/o con alta pendiente podría explicarse por varias posibles razones: en primer lugar, dado el grado de intervención al que ha sido sometido el bosque seco históricamente, la respuesta de la especie puede ser un artefacto del grado de degradación de su hábitat natural, siendo que hoy en día el paisaje es dominado por coberturas de pastos, habiendo parches dispersos de vegetación secundaria alta y parches aún más pequeños de bosque (Negret et al., 2021; Pizano et al., 2015), y por tanto, esperamos que más parches heterogéneos sean ocupados que parches con solo bosque; por lo que estas aves, como muchas aves de bosque seco, parece tolerar disturbios intermedios y por lo tanto puede ocupar zonas con grados intermedios de disturbio (Pizzano et al., 2014). Sin embargo, otras explicaciones factibles pueden ser la hipótesis de la perturbación intermedia, la productividad estacional del bosque seco y la dispersión del sonido. Primero, la hipótesis de la perturbación intermedia propone que la diversidad es máxima en niveles intermedios de perturbación, debido a que la diferencia en los estados sucesionales de las coberturas proveen mayor diversidad de recursos, permitiendo a un mayor número de especies coexistir (Roxburgh et al., 2004). Por lo que seguramente, la heterogeneidad en un sitio le permite al cucarachero paisa acceder a una mayor diversidad de recursos alimenticios (invertebrados) (Lara et al., 2016; Rivera-Gutierrez et al., 2018, Diaz person. Obs.). Segundo, los bosques secos tropicales presentan una dinámica temporal y cíclica en la caída de las hojas al inicio de la temporada seca y la aparición de nuevas hojas al inicio de la temporada húmeda. Es decir, una dinámica temporal en la productividad de biomasa, en donde la disponibilidad de agua y la duración e intensidad de la sequía estacional condicionan el comportamiento fenológico de las plantas. Y, por tanto, de toda la comunidad que depende directa o indirectamente de la producción primaria de las plantas, incluyendo al cucarachero paisa. Y, por último, la preferencia (Richards, 1981) también puede ser explicada por las propiedades acústicas de ambas coberturas. Siendo el cucarachero paisa una especie territorial, es probable que prefiera coberturas que permitan una mejor propagación del sonido, pues esto favorece el tamaño máximo

del territorio que puede defender efectivamente. Territorios en donde la propagación del sonido es mejor pueden ser más fácilmente defendidos, lo que le permitiría poder defender territorios más grandes, y por tanto poder acceder a más recursos (Bueno-Enciso et al., 2016).

La dinámica estacional en la productividad de biomasa en el bosque seco también nos puede ayudar a entender la preferencia del cucarachero paisa por las coberturas de vegetación secundaria alta sobre las coberturas de bosque. Los árboles en bosques maduros suelen tener mayor competencia por luz y por agua, que otras coberturas. Las raíces largas y profundas de los árboles les ayudan a mantener una mayor humedad a lo largo de todo el año, permitiendo en muchos casos también mantener sus hojas siempre verdes. Esta competencia por agua y por luz afecta la dinámica del sotobosque en las coberturas boscosas en el bosque seco. Mientras que en las coberturas de vegetación secundaria hay una explosión en la productividad durante la época húmeda, debido a la interacción entre los rayos del sol y el sotobosque; esto mismo no ocurre en las coberturas boscosas, al menos no en la misma magnitud (Martínez-Yrizar, 1995; Pizzano et al., 2014).

En cuanto a la proyección espacial de la ocupación para los años 2015 y 2019, nuestros resultados muestran que si hubo un cambio en la probabilidad de ocupación antes (2015) y después (2019) de la inundación del embalse de la hidroeléctrica Ituango. Observamos una disminución tanto en la mediana de la probabilidad de ocupación como en el número de sitios de buena calidad. Por un lado, la prueba de rango de signos de Wilcoxon nos mostró que hubo un cambio significativo en la mediana de la probabilidad de ocupación para toda el área de estudio, y para cada zona climática (Figura 6; P-valor  $\approx 0$ ). Según nuestro análisis gráfico, hubo una disminución en la mediana de la probabilidad de ocupación, siendo la disminución más grande en la zona climática semihúmeda. Por el otro lado, encontramos que también hubo una disminución de los sitios con muy buena calidad para la ocupación del cucarachero paisa (probabilidad de ocupación  $\geq 0.5$ ) (Figura 7). Encontramos que hubo una disminución de sitios de calidad para toda el área de estudio de un 15.6%. Pero, al igual que ocurrió con la mediana de la probabilidad de ocupación, la disminución fue diferente para cada zona climática. La mayor disminución en sitios de calidad se dio para la zona semihúmeda (-26.2%), seguido de la zona semiárida (-13.1%) y la zona húmeda (-8.8%). Por tanto, aunque sí hubo un cambio significativo en la probabilidad de ocupación del cucarachero antes y después de la inundación de la represa, es importante destacar que, en la zona húmeda, en donde esperábamos que el impacto fuera mayor, el impacto fue menor en comparación con otras zonas climáticas. Aunque la zona húmeda pudo haber experimentado un menor grado de

transformación, aún se observó una disminución en la mediana de la probabilidad de ocupación y en el número de sitios de buena calidad. Sin embargo, la zona climática más afectada fue la semihúmeda, en donde la mediana de la probabilidad de ocupación se redujo de 0.38 a 0.28, y el número de sitios de buena calidad disminuyó en un 26%.

Nuestros resultados respaldan que la construcción del embalse de la hidroeléctrica Ituango ocasionó una reducción en el hábitat de la especie, generando una reducción en la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa. Aunque este impacto varió según las zonas climáticas, la disminución observada en la probabilidad de ocupación indica que el hábitat de la especie se vio afectado negativamente, aunque en menor medida en la zona húmeda. Al considerar la proyección de Lara et al. (2016) de un impacto del 50% en el área que la especie podía ocupar, nuestros resultados indican que la disminución observada en la probabilidad de ocupación y en los sitios de buena calidad sí estuvieron en línea con esas expectativas. Sin embargo, la disminución en el área que la especie podía ocupar ocurrió en una menor proporción. Sin embargo, es posible que existan consecuencias a más largo plazo y que estemos todavía presenciando una fase de ajuste a las nuevas condiciones.

Finalmente, no tuvimos resultados concluyentes en el análisis de ocupación multi temporada, ya que no logramos un buen ajuste de los modelos, por lo que es necesario la recolección de más datos para poder obtener resultados confiables que nos ayuden a entender los factores que afectan temporalmente la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa. Aun así, observamos tendencias en las dinámicas de colonización y extinción de la especie que parecen ser importantes y por tanto valen la pena ser discutidas, pues pueden ser relevantes. Dicho esto, encontramos que variables como el verdor y la temporada parecen estar afectando la probabilidad de ocupación temporalmente, a través de los parámetros de colonización y extinción. Por un lado, la probabilidad de extinción varía según la temporada, siendo que observamos una menor probabilidad de extinción durante la temporada 2021-2 (probabilidad= 0.24), pero parece que ha aumentado en las siguientes temporadas (probabilidad = 0.37). No tenemos claro qué dinámicas en el entorno pueden estar causando un aumento en la probabilidad de extinción de la especie en los diferentes sitios, pero dado el riesgo de extinción que enfrenta es imprescindible ahondar en el tema. Por otro lado, observamos que la probabilidad de colonización aumenta a medida que disminuye el verdor en un sitio. Creemos que esa relación puede ser explicada por la calidad del sitio (Bonte et al., 2006; Cosentino and Droney, 2016; Goiti et al., 2003; Greggor et al., 2016).

Seguramente la disminución de sitios con alto verdor ha forzado a que los individuos colonicen sitios con menor verdor. Los sitios con menor verdor son sitios con menor calidad, por lo que los individuos que los ocupan no deben permanecer demasiado en él, lo que aumenta las dinámicas de colonización en sitios con bajo índice de verdor. En cambio, sitios con alto índice de verdor deben ser sitios de mejor calidad, teniendo más disponibilidad de recursos. Estos sitios deben ser territorios más deseados y, por lo tanto, permanecen más tiempo ocupados, por lo que tienen menos variaciones en términos de colonización y extinción. Sin embargo, según esto, esperaríamos que la probabilidad de extinción también fuera menor en estos sitios. Pero ninguno de los 4 modelos seleccionados incluyó al verdor como una variable explicativa de extinción, aunque los modelos 5to y 6to en valores de  $\Delta\text{QAICc}$  si lo incluyeron (Tabla 3). Es posible que en análisis adicionales el verdor tome relevancia en la dinámica de extinción. Adicionalmente, aunque en el análisis de ocupación multi temporada no incluimos covariables de cambio en las diferentes coberturas, si creemos que pueden ser variables determinantes en las dinámicas de colonización y extinción de la especie, y que por tanto deberían ser incluidas en futuros análisis. Finalmente, a pesar de no haber tenido resultados concluyentes, pensamos que nuestros hallazgos indican que la metodología de monitoreo pasivo puede arrojar datos para estimar variables de gran importancia en la conservación de estas aves, como lo son las tasas de colonización y extinción en relación con variables de las coberturas y el paisaje. Sin embargo, es necesario enriquecer los datos, replanteando el tiempo de cada visita o mejorando el análisis de detección de señales acústicas empleado para crear la matriz de detecciones, pues tuvimos más ceros de los esperados, lo que afectó el ajuste del modelo; o recolectando más datos para poder obtener resultados más robustos que nos ayuden a entender bien de qué manera diferentes factores están afectando los parámetros de colonización y extinción del cucarachero paisa.

Los hallazgos de este estudio tienen importantes implicaciones para la conservación del cucarachero paisa. Nuestros resultados destacan la importancia de conservar y proteger áreas con características específicas que son preferidas por la especie. Como sitios cercanos a arroyos y con pendiente pronunciada. Asimismo, es crucial mantener un equilibrio adecuado entre la cobertura de bosques y la vegetación secundaria alta, ya que la distribución equitativa de ambas coberturas puede afectar negativamente la probabilidad de ocupación de la especie. Además, considerando el impacto negativo que tuvo la inundación de la represa en la probabilidad de ocupación y en la reducción de sitios de buena calidad para el cucarachero paisa, se deben implementar medidas de

manejo adecuadas para mitigar estos efectos, como la conservación de áreas de sitios con las características mencionadas o la restauración de hábitats adecuados. Por último, la influencia negativa del verdor en la colonización y la temporada en la extinción de la especie resalta la importancia de hacer un monitoreo continuo y prolongado en el tiempo para comprender mejor cómo los cambios estacionales y las condiciones ambientales afectan a la su ocupación, ojalá complementados con otras técnicas que directamente monitoreen otros parámetros poblaciones como la supervivencia, mortalidad y dispersión. Estos resultados proporcionan una base sólida para la formulación de estrategias y acciones específicas orientadas a la conservación del cucarachero paisa y su hábitat en peligro.

## Capítulo 3

### **Factores que afectan la variación espacial en el canto del cucarachero paisa, una especie endémica y amenazada.**

#### **1.9. Introducción**

La variación biológica es la base de la biodiversidad y se refiere a las diferencias observadas entre individuos de una misma especie, ya sea en términos de su genética, morfología, fisiología, comportamiento u otros rasgos. Estas diferencias son fundamentales para la evolución y la adaptación de las especies a diferentes ambientes, pues aumentan su capacidad de adaptación y resiliencia frente a perturbaciones (Loo, 2011). Por lo que la comprensión de cómo las características ambientales y geográficas influyen en las adaptaciones de las especies, es fundamental para entender los mecanismos que impulsan la variación biológica (Solomon, Berg, and Martin, 2013). Algunas características ambientales y geográficas que pueden afectar la variación biológica entre diferentes poblaciones de la misma especie pueden ser, por ejemplo, la distancia geográfica, la conectividad o la variación ambiental. A pesar de esto, se ha estudiado más ampliamente el efecto de estos factores sobre la diversidad biológica desde un contexto genético (Frankham et al., 2004; Loo 2011). Sin embargo, el repertorio vocal de las aves también puede ser altamente diverso y estar influenciado por una variedad de factores ambientales y geográficos (García-Navas et al., 2015; Laiolo and Laiolo, 2008). Esto es especialmente verdad en especies de aves cantoras (Passeriformes), en quienes la comunicación acústica desempeña un papel fundamental en diferentes funciones de interacción social, selección de pareja, delimitación territorial, entre otros (Catchpole and Slater, 2008; Slabbekoorn and Smith, 2002).

Dentro de los Passeriformes, el suborden de las aves oscinas tiene un proceso complejo de aprendizaje del canto, mediante el cual los juveniles aprenden sus cantos a través del aprendizaje social, escuchando y copiando los cantos de los adultos en su entorno (Trösch et al., 2017). Este proceso de imitación y práctica es crucial para desarrollar repertorios de cantos que permiten la comunicación intraespecífica, ya que a medida que los pájaros jóvenes practican y ajustan sus cantos, adquieren la habilidad de producir vocalizaciones complejas y melodiosas que les permite atraer pareja durante la época reproductiva, establecer y defender sus territorios de otros machos, entre otros (Rivera-Gutiérrez et al., 2010; Sosa-López and Mennill, 2014). En el aprendizaje del

canto a través del proceso de imitación y aprendizaje social, los pájaros jóvenes escuchan y copian los cantos de los adultos en su entorno, lo que puede dar lugar a variaciones en el canto entre individuos de la misma especie que han sido expuestos a diferentes modelos de canto, o que introducen errores en su canto durante el proceso de aprendizaje (mutaciones culturales) (Laiolo and Laiolo, 2008). Así mismo, factores ambientales pueden generar presiones de selección sobre las señales acústicas que se transmiten mejor en cada entorno particular (Kirschel et al., 2009). O también, la distancia geográfica y/o la falta de conectividad entre diversas poblaciones puede llevar a la degradación cultural (pérdida de cantos) debido a la falta de flujo de individuos entre poblaciones y a bajos tamaños poblacionales, similar a como ocurre con la deriva genética (Laiolo et al., 2008; Laiolo and Laiolo, 2008; Laiolo and Tella, 2005a, 2005b, 2007). Esto tiene grandes implicaciones en términos de conservación, puesto que el estudio de la disimilitud del canto entre poblaciones podría ayudar a entender la estructura poblacional de una especie, incluso cuando la migración mantiene la homogeneización genética en las poblaciones.

Para diversos cucaracheros (aves pertenecientes al suborden Oscina) se ha descrito que el canto desempeña un papel crucial en la comunicación intraespecífica, teniendo diversas funciones como el cortejo, el establecimiento y defensa de territorios, la defensa contra depredadores y la comunicación social (Rabenold, 1984; Richards, 1981; Rose, 2013; Sosa-López and Mennill, 2014b; Trillo and Vehrencamp, 2005). Por lo que se presume que para el cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) la comunicación vocal también desempeña un papel indispensable. El cucarachero paisa, que es una especie de ave endémica del cañón del Río Cauca antioqueño y se encuentra principalmente en el bioma de bosques seco tropical en Colombia, está en peligro de extinción (EN, VU) porque el tamaño de sus poblaciones parece estar disminuyendo debido a que ha perdido la mayoría de su hábitat y los remanentes están muy fragmentados, además, la especie presenta poca diversidad genética (BirdLife International 2017; Lara et al., 2016; Zapata et al., 2020). Sin embargo, a pesar de la importancia del canto en la historia de vida del cucarachero paisa, los factores que influyen en la diversidad vocal y en la estructuración de su repertorio de cantos aún no se han estudiado. Por lo tanto, en este estudio, investigamos cómo diferentes variables ambientales y geográficas pueden influir en la disimilitud del canto entre las poblaciones de cucarachero paisa a lo largo de un gradiente ambiental que va desde el bioma de bosque seco tropical en el sur, hasta el bioma de bosque húmedo tropical en el norte, y una zona de transición entre ellos, abarcando tres zonas climáticas: húmeda, semihúmeda y semiárida.

En este estudio evaluamos la relación entre la disimilitud en el repertorio del canto y diversas variables ambientales y geográficas utilizando modelos generalizados de disimilitud (GDM). Los resultados de nuestro estudio revelaron patrones significativos de asociación entre la disimilitud del repertorio de cantos y cuatro variables: distancia geográfica, temperatura media anual, estacionalidad de la temperatura y conectividad del paisaje (resistencia). Comprender mejor los factores que influyen en el repertorio vocal del cucarachero paisa puede ayudar a orientar los esfuerzos de conservación y manejo de sus hábitats, contribuyendo así a su preservación y a garantizar la comunicación efectiva entre las poblaciones.

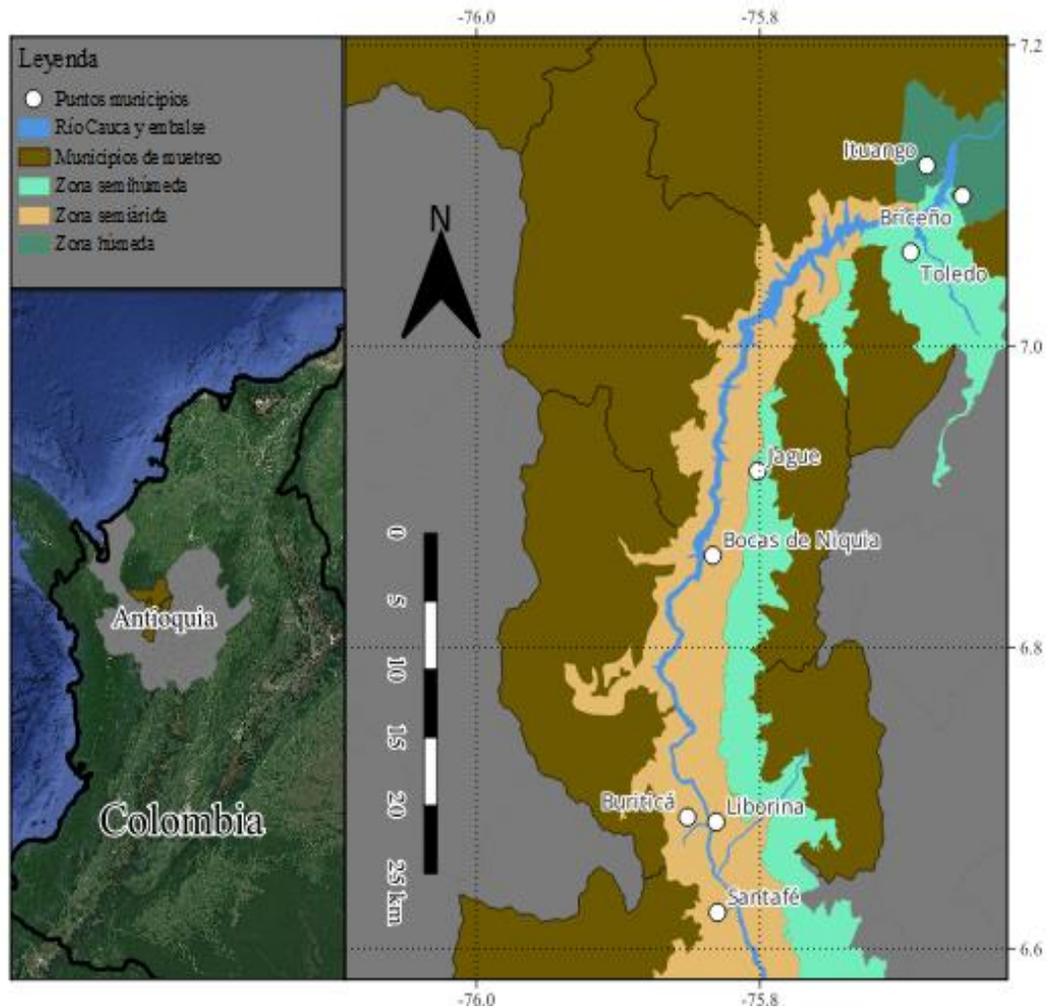
## **1.10. Métodos**

### ***1.10.1. Área de estudio***

Seleccionamos 8 sitios en el norte de la distribución del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) (6.442025°N, -75.82291°O; 7.226587°N, -75.482488°O) (Figura 11). Los sitios seleccionados se sitúan sobre un gradiente que va desde el bioma de bosque seco tropical en el sur, hasta el bioma de bosque húmedo tropical en el norte, y una zona de transición entre ellos. A través de los biomas, las coberturas de bosque se encuentran altamente fragmentadas y aisladas entre ellas por una matriz de pastos.

**Figura 11**

*Sitios de muestreo del repertorio vocal del cucarachero paisa (Thryophilus sernai).*

**1.10.2. Grabación del repertorio del canto**

Hicimos grabaciones en diferentes territorios del cucarachero paisa en cada sitio entre los años 2019 y 2022. Para tener una muestra representativa del repertorio vocal en cada sitio, buscamos al menos 4 territorios en cada uno. Los territorios del cucarachero paisa fueron áreas defendidas por un macho dominante, ocasionalmente acompañado por una hembra. Nosotros supusimos que el macho dominante fue el individuo que cantaba más y que era más agresivo, como otros estudios (Hall, Rittenbach, and Vehrencamp 2015; Rabenold 1984; Rose, 2013).

Antes de grabar el repertorio vocal nosotros capturamos a los individuos presentes en cada territorio, para asegurar que fueran individuos diferentes, y, de esta manera no incurrir en el remuestreo de individuos. Para la captura de los individuos usamos redes de niebla y playback (reproducción del canto de la especie). Siempre tratábamos de atrapar a la pareja de individuos presentes en cada territorio, pero no siempre fue posible. Generalmente, uno de los individuos era más agresivo y vocalmente activo que el otro, y atrapábamos este más fácilmente. Entonces, asumimos en estos casos que el individuo capturado era el macho dominante. Después de atrapar a los individuos, los marcamos con un anillo de metal y bandas de colores en una única combinación por sitio. Asumimos que, debido a la distancia geográfica, la alta territorialidad y a que el muestreo del repertorio se realizaba en una ventana de tiempo pequeña luego del anillamiento, consideramos que la migración de individuos entre nuestros sitios de estudio no era probable.

Nosotros grabábamos durante la mañana (entre las 5:30 y las 10:00 horas) cada macho dominante que fue marcado, con énfasis en las horas del amanecer. Porque en este horario el macho dominante y su pareja reproductiva (sólo si la tiene) recorrían su territorio haciendo complejas exhibiciones vocales. De esta manera, durante las exhibiciones vocales del amanecer, el macho dominante utiliza la mayor parte de su repertorio de canto (Sosa-López and Mennill, 2014). Para grabar el repertorio de canto de los machos dominantes, los seguimos a lo largo de sus territorios mientras hacíamos la grabación, o grabábamos de manera oportunista si un macho dominante cantaba de repente, y era identificado. Finalmente, las grabaciones focales se guardaron en formato WAV y a una tasa de muestreo de 44,1 kHz y 16 bits de resolución. Grabamos utilizando ya sea grabadora Marantz PMD661, o una grabadora Tascam DR-100-MkIII, en ambos casos con un micrófono direccional SENNHEISER ME67.

### **1.11. Clasificación de las canciones**

Clasificamos todos los cantos únicos del repertorio vocal del cucarachero paisa mediante espectrogramas generados en Raven Pro-1.6.1 (Yang K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics 2023). Para clasificar los diferentes cantos, primero hicimos una clasificación manual a partir de las características visuales observadas en los espectrogramas. El espectrograma fue configurado con un tamaño de ventana de 950. Esta clasificación se hizo para cada macho dominante, y a cada nuevo canto le asignamos un código y la añadimos a un catálogo virtual.

Luego, comparamos todos los cantos únicos identificadas manualmente con una correlación de espectrograma. Hicimos la correlación del espectrograma con la herramienta de correlación espectrográfica de Raven Pro-1.6.1 (Yang K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics, 2023). Las correlaciones se realizan "deslizando" dos entradas de espectrogramas, una junto a la otra en el tiempo y calculando el valor de correlación en una serie de incrementos de tiempo. Para cada selección, Raven informa la correlación máxima y el tiempo de retraso asociado (Yang K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics 2023). El análisis de correlación del espectrograma nos dio un valor de similitud. Con ese valor, reclasificamos los cantos previamente clasificados manualmente. Para hacer la reclasificación, comparamos los cantos con alta similitud (similitud  $\geq 0.4$ ) y verificamos si era el mismo canto. En total identificamos 97 cantos diferentes. Utilizamos los cantos únicos resultantes de la reclasificación con la correlación espectrográfica para realizar los análisis posteriores. Probamos la representatividad de la muestra del repertorio vocal en cada sitio con los índices de Chao 2, Jack Knife1 y Jack Knife2. Los índices dieron una aproximación del número real de cantos que forman parte del repertorio (Hammer, Harper, and Ryan 2020; Moreno, 2001). Consideramos que una muestra cercana al 80% era una muestra suficiente para llevar a cabo comparaciones entre sitios. En nuestro caso, en todos los índices tuvimos valores cercanos al 80%, por lo que consideramos que tuvimos buena representatividad del tamaño total del repertorio del cucarachero paisa en cada uno de los sitios (Anexo 5).

### **1.12. Análisis estadístico**

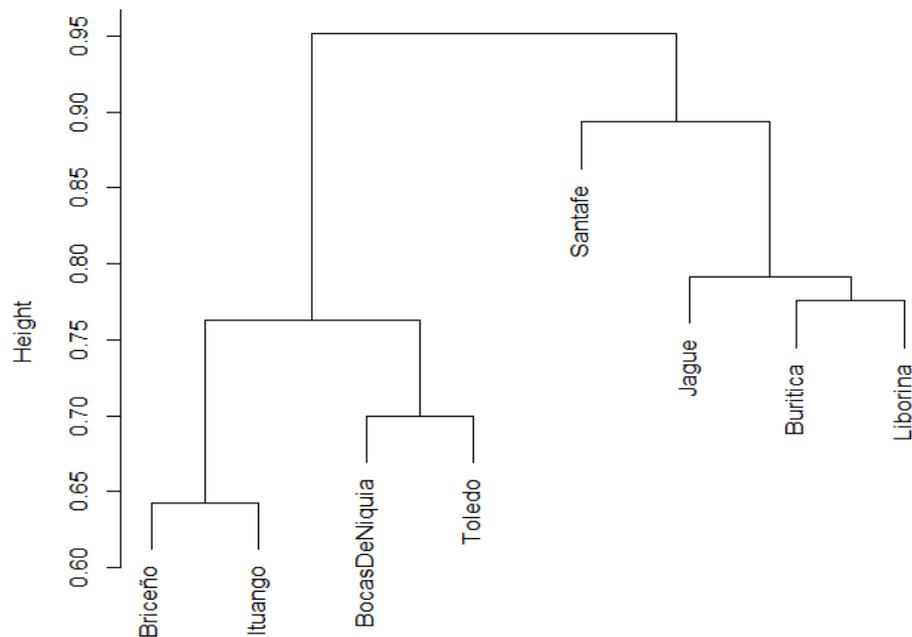
Nuestra unidad de muestreo fueron los sitios (poblaciones). Comparamos repertorios de cantos entre sitios con el índice de similitud de Jaccard. El índice de similitud de Jaccard nos permitió observar cuántos elementos del repertorio de canto eran compartidos entre las diferentes poblaciones (sitios) (Moreno, 2001). Luego, usamos el modelo de disimilitud generalizada (GDM) para evaluar el efecto de la conectividad, la distancia geográfica y la distancia ambiental sobre la similitud en los repertorios de canto. Estos modelos nos permitieron analizar patrones espaciales, mediante la comparación de matrices de disimilitud con matrices de conectividad, distancia geográfica y distancia ambiental. (Fitzpatrick et al., 2022). Este análisis fue realizado con el paquete gdm del software R (Fitzpatrick et al., 2022). El paquete gdm proporciona funciones para ajustar, evaluar, resumir y graficar Modelos de Disimilitud Generalizados y hacer predicciones (a

través del espacio y/o a través del tiempo) y mapear patrones biológicos transformando variables de predicción ambientales.

Para realizar el análisis de gdm empleamos la matriz de disimilaridad de Jaccard como variable dependiente, y variables de distancia geográfica, ambiental y de conectividad como variables predictoras. Para obtener la distancia geográfica empleamos la ubicación geográfica de uno de los individuos muestreados en cada localidad; para calcular las distancias ambientales empleamos cinco variables disponibles en la base de datos de wordclim 2 (Fick and Hijmans, 2017). De entre las 19 variables disponibles, descartamos variables que tuvieran una correlación mayor al 60% con otras variables, al final elegimos sólo cinco: temperatura media anual (Bio1), estacionalidad en la temperatura (%) (Bio4= desviación estándar\*100), precipitación anual (Bio12), precipitación el cuarto más lluvioso (Bio16 y precipitación del cuarto más frío (Bio19). Finalmente, calculamos la conectividad con el software circuitscape (Hall et al., 2021), el cual calcula la conectividad como un valor de resistencia, es decir, medía la resistencia al libre movimiento de un individuo empleando la teoría de circuitos y de libre caminante (Hall et al., 2021). La matriz que empleamos para calcular la resistencia fue el raster obtenido de la proyección de la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa para el año 2019 (Figura 7; Anexo 4).

### 1.13. Resultados

Mediante el análisis de similitud de Jaccard encontramos que los sitios fueron agrupados en tres grupos, de acuerdo con los cantos que componían sus repertorios (Figura 12) Esto es, encontramos 3 composiciones de cantos diferentes entre los 8 sitios. El dendrograma separó a los sitios ubicados más al norte (Ituango, Toledo y Briceño) junto con Bocas de Niquia (Sabanalarga) en un gran grupo. Por otro lado, agrupó a Liborina y Buriticá con el Jague (Sabanalarga), y quedó Santafé como otro grupo relacionado con las localidades mencionadas previamente. Además, observamos que la disimilitud en las localidades del sur fue mayor. Por el contrario, la disimilitud fue menor en las localidades del norte.

**Figura 12***Análisis de similitud de Jaccard.*

El modelo de disimilitud generalizada mostró que un 66% de la variación espacial en la composición de los repertorios de canto fue explicada por la distancia geográfica, las distancias ambientales (temperatura media anual, estacionalidad de la temperatura) y la resistencia (conectividad) (Tabla 5).

**Tabla 5***Resumen de los resultados obtenidos para el análisis de GDM.*

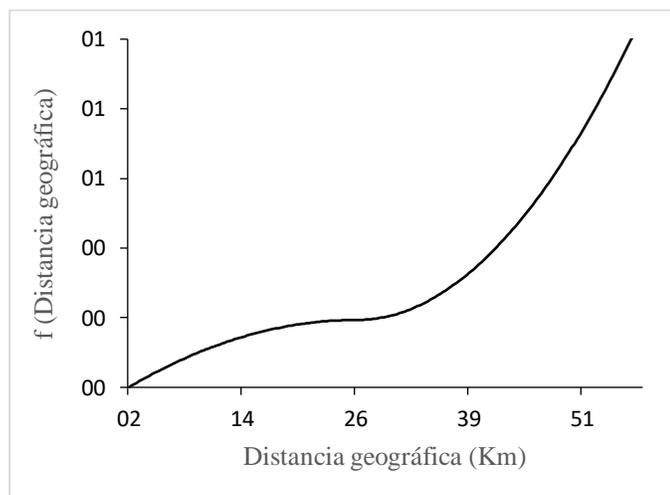
<b>GDM Modelling Summary</b>	
<b>Samples: 28</b>	
<b>NULL Deviance: 1.186</b>	
<b>[GDM Deviance: 0.404</b>	
<b>Percent Deviance Explained: 65.96%</b>	
<b>PREDICTOR ORDER BY SUM OF I-SPLINE COEFFICIENTS:</b>	
<b>Predictor 1: Distancia geográfica</b>	<b>Predictor 2: estacionalidad de la temperatura</b>
Splines: 3	Splines: 3
Min Knot: 0.016	Min Knot: 41.359
50% Knot: 0.238	50% Knot: 43.254
Max Knot: 0.518	Max Knot: 43.978

Coefficient: 0.193	Coefficient: 0
Coefficient: 0	Coefficient: 0.092
Coefficient: 0.882	Coefficient: 0.256
Sum of coefficients for Geographic: 1.075	Sum of coefficients for seasonality_temp: 0.348
<b>Predictor 3: Conectividad (resistencia)</b>	<b>Predictor 4: Temperatura promedio anual</b>
plines: 3	Splines: 3
Min Knot: 0.106	Min Knot: 23.254
50% Knot: 0.139	50% Knot: 24.125
Max Knot: 0.214	Max Knot: 25.567
Coefficient: 0	Coefficient: 0
Coefficient: 0.341	Coefficient: 0
Coefficient: 0	Coefficient: 0.298
Sum of coefficients for Resistance: 0.341	Sum of coefficients for temp_anual: 0.298

La variable predictora que más explicó la disimilitud en el repertorio del canto fue la distancia geográfica. La cual predice que a medida que aumenta la distancia, también aumenta la disimilitud entre el repertorio de los sitios. Esta variable cambia más drásticamente a partir de una distancia de 34 km. Antes de la distancia igual o menor a 34 km hay una menor tasa de cambio en el repertorio, pero a distancias mayores de 34 km la disimilitud es más alta, prediciendo una disimilitud del 100% a distancias de 57 km (Figura 13).

### Figura 13

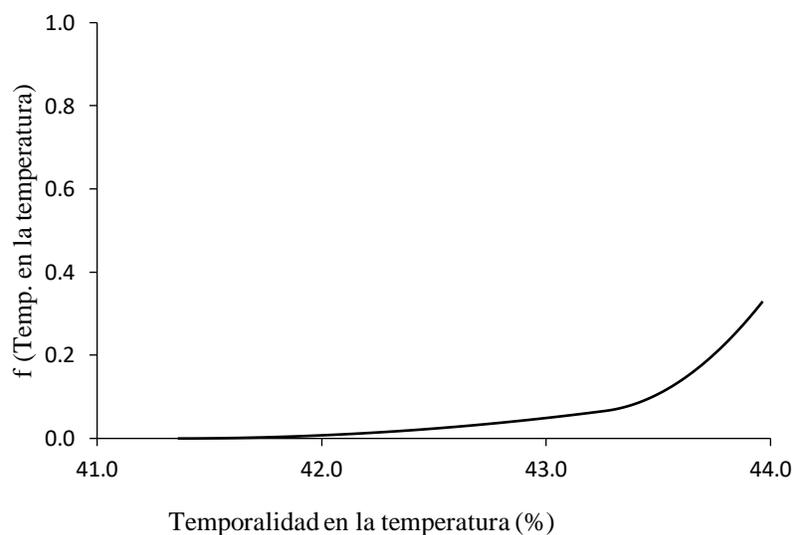
Valor transformado de la distancia geográfica vs la distancia geográfica.



La segunda variable predictora que más explicó la disimilitud en el repertorio del canto fue la estacionalidad en la temperatura. En sitios con alta estacionalidad en la temperatura anual la disimilitud en sus cantos aumenta. La tasa de cambio en el repertorio es mayor en temporalidades de la temperatura superiores a 43%, antes de ese valor la tasa de cambio es más baja (Figura 14).

### Figura 14

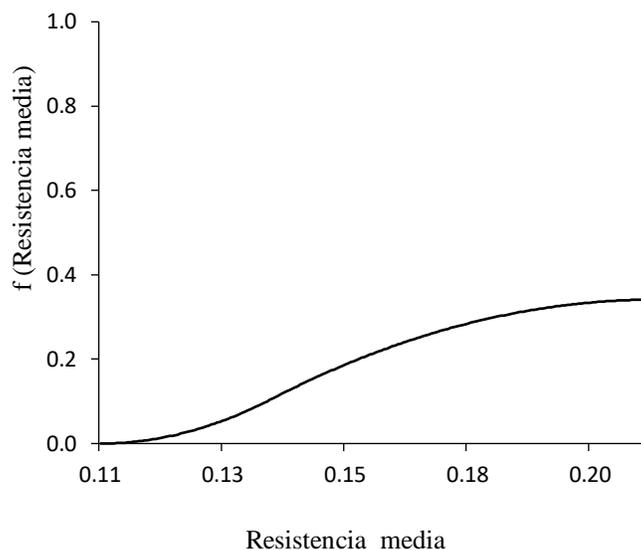
Respuesta de la disimilitud a la estacionalidad en la temperatura (desviación de la temperatura anual \* 100).



La tercera variable predictora que más explicó la disimilitud en el repertorio del canto fue la de resistencia media. La cual predice que a medida que aumenta la resistencia media, también aumenta la disimilitud entre el repertorio de los sitios. Pero, el mayor aumento en disimilitud ocurre en valores de resistencia menores a 0.15, a partir de este la tasa de cambio en el repertorio disminuye hasta alcanzar un valor máximo de 0.3 (Figura 15). Es decir, que cuando el paisaje presenta resistencia al movimiento de los individuos el repertorio sufre la mayor diferenciación a resistencias bajas, luego la tasa diferenciación entre sitios disminuye y se estabiliza a una resistencia de 0.17.

**Figura 15**

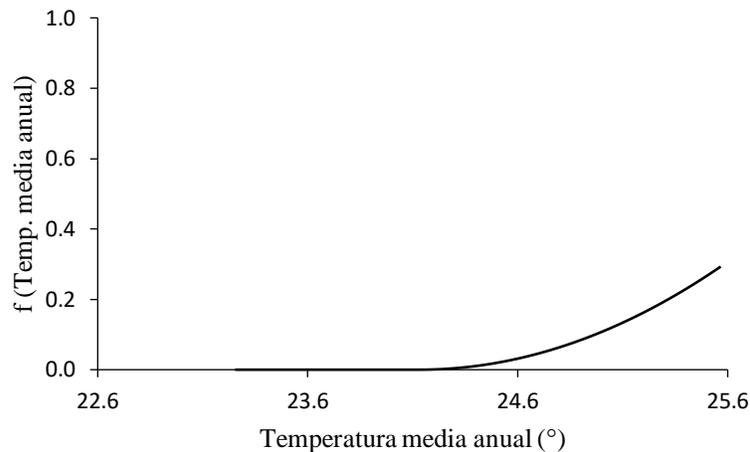
*Respuesta de la disimilitud a la resistencia.*



Finalmente, la última variable predictora que fue importante explicando los cambios en la disimilitud en el repertorio del canto fue la temperatura media anual. Esta variable predice que el repertorio siempre va a ser más diferente entre sitios frescos y cálidos, que entre solo cálidos o solo fríos. Sin embargo, la misma diferencia entre sitios cálidos, genera una mayor disimilitud, que entre sitios frescos.

**Figura 16**

Respuesta de la disimilitud a la temperatura media anual.

**1.14. Discusión**

Realizamos este estudio para evaluar la relación entre la disimilitud en el repertorio del canto del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) y diversas variables ambientales y geográficas. Nuestros resultados revelaron que sí existen patrones significativos de asociación entre la disimilitud en el repertorio del canto del cucarachero paisa y varias variables ambientales y geográficas (Tabla 5). En particular, encontramos que la disimilitud varía en función de 4 variables: la distancia geográfica, la temporalidad de la temperatura, la temperatura media anual y la resistencia (que es sinónimo de pérdida de conectividad en el hábitat).

En primer lugar, encontramos que el aumento en la distancia geográfica entre sitios aumentaba la disimilitud del repertorio de cantos de las diferentes poblaciones (Figura 12). La influencia de la distancia geográfica sobre la respuesta en la disimilitud del repertorio de cantos es consistente con el modelo de aislamiento por distancia. En donde, a medida que la distancia entre las poblaciones aumenta, es más probable que se produzcan diferencias genéticas y culturales debido al aislamiento geográfico y la falta de flujo genético (Newton, 1998; Purushotham & Robin, 2016; Rockwood, 2015). En el caso del canto de las aves, las variaciones en el repertorio vocal pueden acumularse a lo largo del tiempo, lo que resulta en diferencias distintivas entre las poblaciones separadas geográficamente (Purushotham and Robin, 2016). Nuestros hallazgos

respaldan la idea de que la distancia geográfica desempeña un papel importante en la estructuración del repertorio vocal en *Thryophilus sernai*. Una contribución importante de este estudio es que el efecto de la distancia no es lineal, y que, a partir de distancias de más de 34 km, el efecto de la distancia sobre la disimilitud se incrementa.

También encontramos una relación positiva entre la resistencia y la disimilitud en el canto. Nuestros análisis muestran que a medida que aumenta la resistencia del paisaje al libre movimiento del cucarachero paisa, es decir, a medida que se pierde conectividad en el paisaje, posiblemente causada por la fragmentación y la alteración de los hábitats naturales, también se limita la interacción entre las poblaciones del cucarachero paisa (Figura 14). Por lo que nuestros resultados sugieren que puede haber una erosión cultural del canto, en donde las poblaciones aisladas están desarrollando repertorios vocales distintivos a medida que se adaptan a su entorno local y se comunican con sus vecinos más cercanos. Otros estudios han encontrado resultados similares, en donde se muestra como la fragmentación y la heterogeneidad en el paisaje afectan la transmisión cultural del canto, ocurriendo una degradación de los repertorios a medida que aumenta el aislamiento de las poblaciones (Bregman et al., 2014; Hart et al., 2018; Laiolo and Tella, 2005b, 2007). Además, en algunos estudios también se ha encontrado que, además de la transmisión cultural, la dispersión y el flujo genético también se ven afectados negativamente por la fragmentación (Lachlan et al., 2013; Laiolo and Tella, 2005b; Robin et al., 2011). Parece haber una correlación entre la degradación cultural y la pérdida de flujo genético en ambientes fragmentados (Frankham et al., 2004; Loo, 2011; Méndez, Tella, and Godoy, 2011; Purushotham and Robin, 2016; Trösch et al., 2017; Wright, 1943). A pesar de la ausencia de datos genéticos en nuestros análisis, creemos que esta correlación también puede ocurrir en el cucarachero paisa. Estos hallazgos evidencian que puede haber poca conectividad y, posiblemente, poco flujo genético entre algunas poblaciones del cucarachero paisa, sobre todo al sur del área de estudio, y especialmente en Santafé (Figura 11). Esta pérdida de conectividad y flujo genético supone varios riesgos para las poblaciones, como la pérdida de diversidad genética, un aumento en el riesgo de extinción, la acumulación de mutaciones dañinas y características genéticas desfavorables y la reducción de la capacidad adaptativa (Frankham et al., 2004; Newton, 1998; Rockwood, 2015). Estos resultados resultan de especial interés para una especie amenazada y con poca variabilidad genética, como es el caso del cucarachero paisa (Lara et al., 2016; Zapata et al., 2020), resaltando la importancia de

la conservación y restauración de los corredores ecológicos para mantener la conectividad del paisaje y preservar la diversidad vocal del cucarachero paisa.

Por último, encontramos una relación positiva entre el aumento en la temperatura media anual y en la temporalidad de la temperatura y la disimilitud en el repertorio de cantos (Figura 13; Figura 15). Este resultado podría darse porque los individuos se dispersen menos en sitios más calientes que en sitios más fríos, o porque las poblaciones del cucarachero paisa en diferentes condiciones térmicas pueden estar adaptando su canto de manera diferente. Podría ser probable que las diferencias en la temperatura resultan en diferentes presiones selectivas sobre las características vocales, lo que contribuye a la divergencia en los repertorios de cantos entre las poblaciones del cucarachero paisa. Por ejemplo, un estudio realizado por Snell-Rood (2012) encontró que la absorción del sonido podría generar presión de selección, generando divergencia en las señales acústicas a lo largo de los gradientes climáticos. Esto debido a que la absorción del sonido varía con la temperatura, la humedad y la frecuencia del sonido, por lo que los individuos pueden variar la estructura de la señal acústica (canto) en respuesta a los cambios en el clima, en el espacio o el tiempo. Además, en este estudio, también proponen que las señales que se pueden ver menos afectadas por ambientes con alta absorción del sonido son las de frecuencia baja, mayor ancho de banda y mayor duración. Por otro lado, Kirschel et al. (2009) propone que los cambios en las señales acústicas pueden ocurrir como consecuencia de la competencia por el espacio acústico, por lo que, dependiendo del ambiente, los individuos podrían terminar eligiendo transmitir cierto tipo de señales sobre otros con el fin de comunicarse de manera más efectiva. Creemos que sería interesante poder evaluar en futuros estudios de manera directa el efecto de la competencia por el espacio acústico y de la absorción del sonido por el ambiente. Conocer más sobre el cambio en el comportamiento acústico del cucarachero paisa frente a estos factores podría arrojar información útil sobre su respuesta ante cambios en el ambiente.

En conjunto, nuestros hallazgos resaltan la influencia de la distancia geográfica, el aumento en la temperatura y la pérdida de conectividad del paisaje en la disimilitud del canto de *Thryophilus sernai*. Estos resultados proporcionan una visión más completa de los factores ambientales y geográficos que moldean la diversidad vocal en esta especie. Además, destacan la importancia de considerar estos factores en los esfuerzos de conservación y manejo de los hábitats del cucarachero paisa, con el fin de preservar la integridad de sus repertorios vocales y promover la comunicación efectiva entre las poblaciones.

### Capítulo 3

#### Variación temporal en el comportamiento vocal del cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*)

##### 1.15. Introducción

El cucarachero paisa (*Thryophilus sernai*) es una especie endémica de Colombia, asociada principalmente a coberturas de bosque seco. Este ecosistema está restringido a tierras bajas y presenta una estacionalidad muy marcada en las lluvias (pluviosidad media anual entre 250 y 2000 mm) con períodos secos más prolongados, durante los cuales suceden cambios importantes en los procesos ecológicos y en el paisaje en general, por lo que es un ecosistema muy estacional. Estos bosques mantienen climas cálidos durante todo el año, y la mayoría de los árboles son caducifolios, por lo que durante la época seca pierden sus hojas como una estrategia para conservar agua, ocasionando una pérdida de dosel y permitiendo que los rayos solares lleguen al suelo. Estas circunstancias hacen que especies que logran establecerse y mantenerse allí tengan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten sobrevivir a las condiciones inhóspitas (González-M. et al., 2014; Pizano et al., 2015). De este modo, algunos mamíferos migran, mientras algunas especies de insectos modifican su respiración a razón de perder menos agua (González-M. et al., 2014). Así, este tipo de limitaciones parecen condicionar la distribución del cucarachero únicamente a la cuenca alta del río Cauca en Antioquia, en donde se estima que su área de distribución se restringe a no más de 1700 Km<sup>2</sup> (Lara et al., 2016). Sin embargo, el bosque seco, hogar del cucarachero paisa (*T. sernai*) es uno de los ecosistemas más amenazados del mundo, y se estima que en Colombia actualmente sólo se conserva un 8% de la cobertura original (Pizzano et al., 2014). Razón por la cual el cucarachero paisa se encuentra en peligro de extinción (EN, VU) (BirdLife International, 2017; Lara et al., 2016) y sus principales amenazas son su rango de distribución restringido y la pérdida y fragmentación de su hábitat (BirdLife International, 2017). Por lo tanto, obtener información que permita mejorar las acciones de conservación sobre la especie son imperativas.

La bioacústica tiene un gran potencial para generar información relevante para la conservación derivada de las señales acústicas de un comportamiento en particular, aunque ese potencial es poco aprovechado. Las aves pueden generar señales acústicas para defender su territorio, atraer pareja, comunicar presencia de recursos, mantener la cohesión de la bandada o informar la presencia de depredadores (Catchpole and Slater, 2008). Estudios recientes han examinado las respuestas comportamentales a impactos antropogénicos, enlazando el uso de

ecología del comportamiento con la ecología de la conservación. Se ha propuesto un marco teórico de tres temas en donde el comportamiento es relevante: i) impactos antropogénicos sobre un comportamiento que afecta el fitness, ii) manejo basado en comportamiento, ya sea para cambiarlo o preservarlo, iii) indicadores comportamentales, en donde los comportamientos en sí mismos son una fuente de información acerca de la especie o el hábitat (Teixeira et al., 2019).

Frente al tercer punto, el estudio en los patrones de la actividad vocal de las aves puede proveer información valiosa sobre la ecología de una especie, ayudando a entender cómo varía un comportamiento en respuesta a diferentes factores (Rose, 2013; Teixeira et al., 2019). La variación en la actividad vocal en las aves se refiere a cambios en el comportamiento del canto a lo largo del tiempo como respuesta a diferentes etapas del ciclo anual. Así, por ejemplo, durante la época reproductiva los machos suelen cantar de forma más activa y melodiosa para atraer pareja y para establecer y defender un territorio (Hall et al., 2015). Esta variación vocal es una característica importante de la comunicación de las aves, y puede ocurrir como consecuencia tanto de factores endógenos (por ejemplo, época reproductiva, niveles hormonales), como exógenos (por ejemplo, fotoperiodo, clima, ruido, entre otros) (Pérez-Granados and Schuchmann, 2020). Sin embargo, pese a haber una gran cantidad de investigaciones al respecto en zonas templadas, sus resultados no son necesariamente extrapolables al neotrópico, por lo que en el neotrópico aún falta mucho trabajo al respecto (Pérez-Granados and Schuchmann, 2020).

En este estudio nuestro objetivo se centra en el tercer punto. Nosotros realizamos una descripción de la variación temporal del comportamiento vocal del cucarachero paisa, una especie endémica y en peligro (EN, VU) que habita en un paisaje altamente transformado en el norte del cañón del Río Cauca en Antioquia – Colombia (BirdLife International, 2017; Lara et al., 2016). Nuestros resultados proveen información novedosa sobre el efecto de diferentes factores ambientales sobre el comportamiento vocal de la especie. Esperamos que este nuevo conocimiento pueda ser integrado en los esfuerzos de conservación que actualmente se llevan a cabo para preservar al cucarachero paisa.

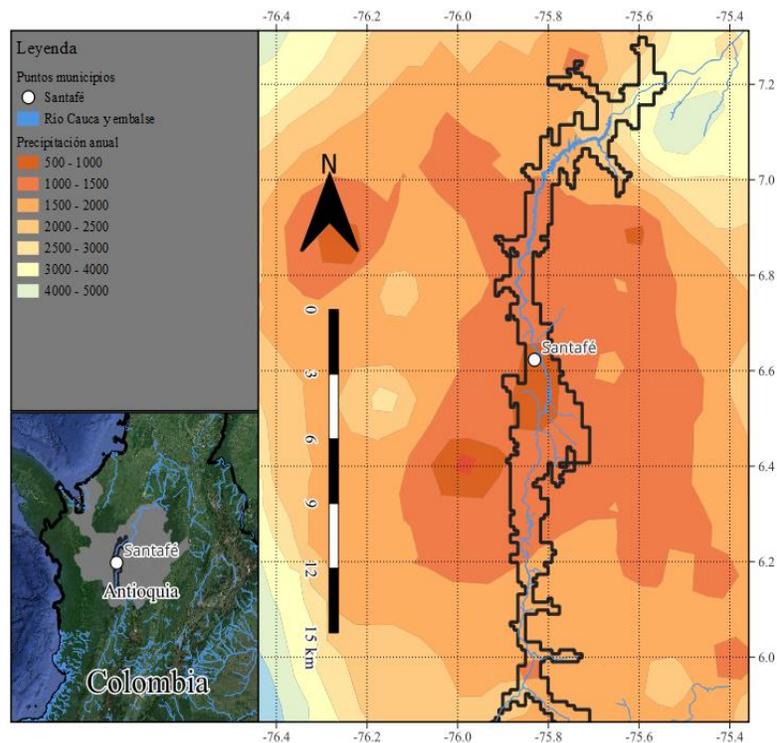
## 1.16. Métodos

### 1.16.1. Área de estudio

Seleccionamos un sitio en la localidad de Santafé (Figura 17). Esta localidad se encuentra ubicada en la región más seca del área de distribución del cucarachero paisa.

### Figura 17

*Sitio de muestreo del repertorio vocal del Cucarachero paisa en Santa Fe.*



### 1.16.1. Muestreo

Los datos fueron obtenidos con ayuda de una grabadora acústica pasiva (SM3), que fue dispuesta en un territorio previamente identificado de cucarachero paisa. Los datos fueron recolectados durante un año, y la grabadora fue programada para realizar grabaciones de un minuto cada 10 minutos desde las 6:00 hasta las 18:00 horas. La grabadora fue instalada a un metro y medio de altura. Las grabaciones se realizaron en formato (WAV), a una tasa de muestreo de 44.1 kHz y 16 bits.

### ***1.16.3. Detección de señales acústicas***

Para detectar las señales acústicas (cantos) en las grabaciones del cucarachero paisa se empleó el análisis de Random Forest de la plataforma de libre acceso de Arbimon (Rainforest Connection 2023). El análisis de Random Forest es un método de aprendizaje conjunto de clasificación de señales acústicas que opera mediante la construcción de una multitud de árboles de decisión en el momento del entrenamiento. El algoritmo fue entrenado con ayuda de grabaciones previamente obtenidas en campo (2.2.3). En total usamos 600 grabaciones para entrenar el modelo (300 presente / 300 ausente) y 120 para evaluarlo (60 presente/ 60 ausente). El modelo logró tener una precisión del 78.72% y una exactitud del 72.5%. Corrimos este modelo de Random Forest sobre las 25285 grabaciones obtenidas durante un año en la localidad de Santafé. Se detectó al cucarachero paisa en el 6.3% de las grabaciones (1591).

### ***1.16.4. Datos climáticos***

Nosotros recolectamos los datos climáticos desde estaciones meteorológicas presentes dentro del área de estudio. Las variables climáticas que empleamos en el análisis fueron: Temperatura media diaria (°C), humedad relativa media diaria (%), y precipitación media diaria (mm). Sin embargo, decidimos descartar los valores de humedad ya que presentaban una alta correlación con la temperatura (correlación = 86%).

### ***1.16.5. Análisis de datos***

Ajustamos una regresión lineal generalizada mixta (GLMM) para evaluar el efecto de las condiciones climáticas en la actividad vocal. El número total de grabaciones diarias con al menos una vocalización fue la variable respuesta, mientras las variables climáticas se incluyeron como predictores en el modelo (efecto fijo), y el mes como un factor de efecto aleatorio.

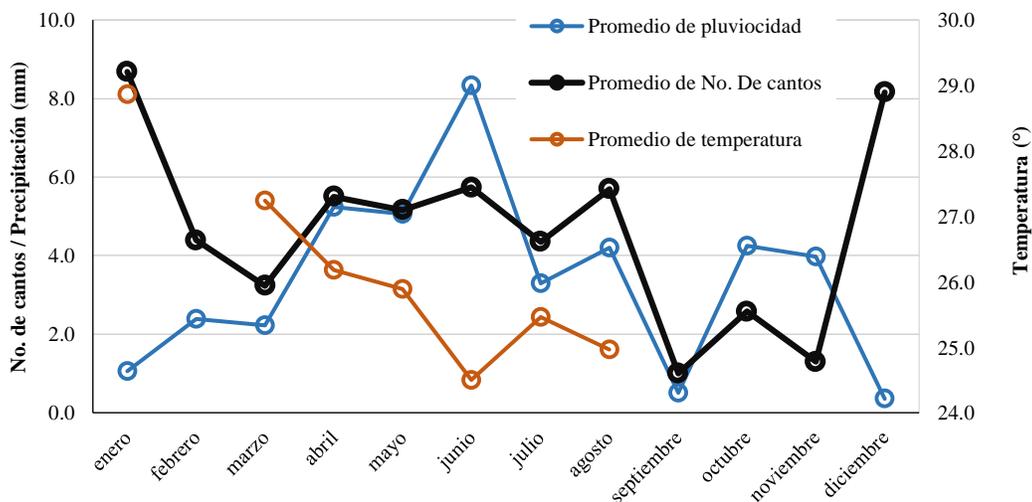
Seleccionamos los mejores modelos basándonos en el valor de criterio de información Akaike corregido (AICc) para muestras pequeñas. Seleccionamos los modelos que tuvieran una diferencia igual o menor a 2 frente al valor de AICc más bajo (Tabla 3). Luego usamos la función `r.squaredGLMM` de la librería `MuMin` para calcular el pseudo r-cuadrado de la varianza explicada por el modelo. Y, finalmente, realizamos predicciones de las variables predictivas usando la función `predict`. Los análisis fueron realizados con el software R 4.3.1 (R Core Team 2023).

### 1.17. Resultados

En total muestreamos 25285 grabaciones entre septiembre de 2021 y agosto de 2022. De entre las cuales el análisis de Random Forest reconoció al cucarachero paisa en 1591 grabaciones (6.3%), repartidas entre 315 días. Se observa un mayor pico de actividad vocal entre los meses de diciembre y enero, entre los cuales registramos vocalización de la especie en promedio de 8.16 y 8.7 veces al día respectivamente. También se observa un segundo pico de actividad a mitad de año, entre los meses de abril a agosto, en donde tiene una actividad vocal entre 4.35 y 5.7. En febrero también hay una actividad vocal similar a la de estos últimos meses mencionados (4.39 registros). Además, se registraron 2 reducciones en la actividad vocal, la primera reducción en actividad vocal se dio en marzo, en donde ocurrieron en promedio 3.23 registros por día; y la segunda reducción, y la más fuerte, se dio entre los meses de septiembre, octubre y noviembre, en donde la actividad bajó entre 1 y 2.6 registros en promedio por día (Figura 18).

#### Figura 18

*Variación promedio en la actividad vocal del cucarachero paisa durante un año.*



*Nota.* El mejor modelo entre los cuatro evaluados incluía ambas variables climáticas, Precipitación media diaria y temperatura media diaria (Precipitación y temperatura de aquí en adelante) (Tabla 6).

**Tabla 6**

Resumen de los modelos de GLMM construidos para describir la variación temporal en la actividad vocal del cucarachero paisa.

Modelo	(Intrc)	prec	tem	df	logLik	AICc	delta	weight
<b>No. Cantos ~ pluv + temp + 1 mes</b>	<b>5.414</b>	<b>0.012</b>	<b>-0.142</b>	<b>4</b>	<b>-487.905</b>	<b>984.1</b>	<b>0</b>	<b>0.996</b>
No. Cantos ~ temp + 1 mes	5.513		-0.144	3	-494.437	995	11.0	0.004
No. Cantos ~ pred + 1 mes	1.366	0.014		3	-865.241	1736.6	752.5	0.000
No. Cantos ~ 1 + 1 mes	1.419			2	-874.849	1753.7	769.7	0.000

Nota. Prec: Precipitación media diaria, temp: temperatura media diaria.

El resultado del mejor modelo muestra que la actividad vocal (número de cantos registrados) aumenta con la Precipitación y disminuye con la temperatura (Tabla 7). Este modelo logró explicar hasta un 49% de la variación en la actividad vocal según el R cuadrado condicional, es decir, incluyendo tanto los factores fijos como aleatorios del modelo GLMM. Sin embargo, la temperatura y la Precipitación sólo explicaron un 20.85% de la variación vocal (R cuadrado marginal), por lo que hay una variación aleatoria importante que varía con la temporalidad de los meses y que contribuyen significativamente al cambio en la actividad vocal del cucarachero paisa.

**Tabla 7**

Resumen de los resultados del mejor modelo realizado para explicar los cambios temporales en la actividad vocal del cucarachero paisa.

modelo lineal generalizado mixto por maximum likelihood (Laplace Approximation) [glmerMod]				
Family: poisson (log)				
Pseudo r-squared of trigamma:				
Marginal: 20.85%		Condicional: 49.6%		
Formula: cantos ~ temperatura + Precipitación + (1   mes)				
Scaled residuals:				
Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.4555	-0.936	-0.1709	0.4476	10.119
Random effects:				
Groups name		Variance		Std.Dev.
mes (intercept)		0.1241		0.3522
Number of obs: 171, groups: mes, 7				
Fixed effects:				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	5.414	0.628	8.628	2.00E-16
temperatura	-0.142	0.024	-6.015	1.79E-09
Precipitación	0.012	0.003	3.765	0.000166

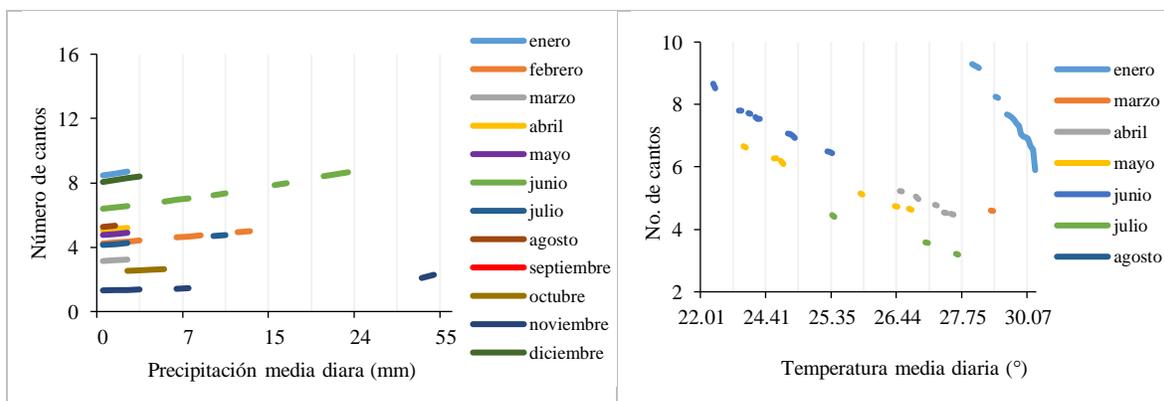
Correlation of Fixed Effects:		
	(Intr)	temperatura
temperatura	-0.975	
Precipitación	-0.046	0.018

Nota. En pseudo- r-squared of trigamma marginal: Varianza explicada por las variables predictoras, condicional: Varianza explicada por las variables predictoras (efectos fijos) y las variables de efectos aleatorios.

Adicionalmente, aunque la variación vocal se vio afectada tanto por la temperatura como por la precipitación, se observa que la actividad vocal varió ampliamente entre diferentes meses (Figura 18). Es decir, por un lado, observamos que la actividad vocal se relaciona negativamente con la temperatura, sin embargo, observamos que la actividad vocal es mayor en meses como enero o agosto, mientras que en julio la actividad vocal es mínima. Además, en enero se observa, que, pese a presentarse temperaturas máximas, la actividad vocal es mayor que en otros meses, pero también disminuye más rápidamente con menores aumentos en la temperatura. Por otro lado, la actividad vocal se relaciona positivamente con la precipitación, además, también observamos que la actividad vocal es mayor en los meses de enero, diciembre, junio y agosto. Pero, contrario a lo que ocurre con la temperatura, la actividad vocal no aumenta demasiado con cambios en la precipitación, variando sólo en uno o dos registros.

### Figura 19

Gráficas predictivas de la actividad vocal vs las covariables predictoras (temperatura y humedad).



Nota. Cada uno de los colores representa el mes para el cual se realiza la predicción.

### 1.18. Discusión

Nuestros resultados muestran que si existe una relación entre la actividad vocal del cucarachero paisa con la temperatura y la precipitación (Tabla 7). Además, la variación aleatoria

asociada a los meses explicó gran parte de la actividad vocal, esto seguramente se dio debido a que los meses es una variable que presenta autocorrelación temporal, y, por lo tanto, cualquier variable que agrupe días consecutivos seguramente va a explicar una parte considerable de la variación.

Por un lado, encontramos una relación positiva significativa entre la actividad vocal del cucarachero paisa y la precipitación, y una relación negativa con la temperatura (Tabla 7; Figura 18). Aunque estas dos variables no se encontraban correlacionadas (Tabla 7), durante la época de lluvias la temperatura es diferencialmente más baja que en época seca, como consecuencia de, por ejemplo, la nubosidad, entre otros factores. Este resultado muestra que durante períodos de mayor precipitación la especie presenta mayor actividad vocal. Una posible explicación de este hallazgo es que, en el bosque seco, las temporadas de lluvias se asocian con periodos de mayor disponibilidad de recursos alimenticios, como insectos y frutas (Pizzano et al., 2014). Además, las altas temperaturas pueden afectar la fisiología y el comportamiento de los cucaracheros, ya que las altas temperaturas pueden influir en su disponibilidad de recursos, limitar su actividad metabólica o afectando negativamente la calidad de las señales vocales. En cuanto a la disponibilidad de alimentos, en el bioma de bosque seco tropical, las especies pueden experimentar escasez de alimentos y condiciones adversas, lo que puede llevar a la reducción del canto del cucarachero paisa como una estrategia de adaptación. Ya que, durante períodos de escasez de alimento, las especies pueden enfrentar dificultades para obtener suficiente energía y nutrientes necesarios para mantener una actividad vocal intensa. Como resultado, reducir su canto puede ser una forma de conservar energía y minimizar el gasto metabólico. Y, en cuanto a la calidad de las señales acústicas, Snell-Rood (2012) encontró que una mayor temperatura y una menor humedad afectaban negativamente a la transmisión de señales acústicas, pues estos entornos presentaban una mayor absorción de onda, que entornos más frescos y húmedos.

Por otro lado, vimos que un porcentaje muy grande de variación en la actividad vocal ( $\approx 30\%$ ; Tabla 7) era explicado por el efecto aleatorio de los meses. Esto indica que otra variación asociada a la temporalidad del año desempeña un papel importante en la actividad vocal del cucarachero paisa. Esto se ve reflejado, por ejemplo, en que, durante enero, pese a ser el mes más caliente, es en donde la actividad vocal era más alta. Pensamos que una posible causa de esto puede ser la época reproductiva del cucarachero paisa. Los cambios estacionales, como la disponibilidad de recursos o la reproducción, pueden estar relacionados con las variaciones en la actividad vocal de la especie. El Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados (2020) ha reportado que la especie

tiene dos picos reproductivos, el primero y más grande durante los meses de febrero y marzo, y el segundo durante los meses de abril y mayo; sin embargo, la temporada de lluvias en Santafé se concentra sobre todo entre los meses de abril a noviembre. Por lo que los picos reproductivos ocurren previo al inicio de la temporada de lluvias, y, en correspondencia, los picos de actividad vocal ocurren previo a los picos reproductivos. En otras palabras, el pico de actividad vocal en diciembre y enero seguramente es una respuesta a la temporada de reproducción que se avecina, pues, como en otras especies de cucaracheros, y de aves, la actividad vocal juega un papel crucial en la comunicación entre individuos y en la delimitación de los territorios para la reproducción (Hall et Al. 2015; Rabenold 1984; Richards 1981; Rose 2013; Sosa-López and Mennill 2014; Trillo and Vehrencamp, 2005). Durante este período, los cucaracheros pueden estar marcando su presencia y estableciendo sus territorios, o buscando pareja, lo que implica una mayor actividad vocal para mantener y defender su área de reproducción. En consecuencia, no sólo la precipitación y la temperatura juegan un papel crucial en la actividad vocal del cucarachero paisa, sino que, otros factores no medidos como la actividad reproductiva, que a su vez son mediadas por la estacionalidad del bosque seco también podrían estar generando presiones de selección sobre el comportamiento vocal de la especie.

En conclusión, nuestro estudio proporciona evidencia sobre la relación que existe entre la actividad vocal del cucarachero paisa y variables ambientales, como la precipitación, la temperatura y la temporalidad (meses del año). Estos resultados ofrecen información valiosa para comprender la ecología y el comportamiento de la especie. La comprensión de cómo los factores ambientales influyen en la actividad vocal y el comportamiento en general del cucarachero paisa puede ayudar a identificar factores que favorezcan la persistencia de la especie en un lugar. La conservación de hábitats con las características ambientales adecuadas, como patrones de precipitación y temperaturas óptimas, puede ser crucial para garantizar la preservación de la especie.

Sin embargo, nuestro estudio tuvo varias limitaciones. Por un lado, sólo evaluamos la actividad vocal en un sitio, ya que, pese a contar con datos para otros 2 sitios sobre el gradiente (en Toledo y en Liborina) la función Random Forest de Arbimon (Rainforest Connection 2023) empezó a presentar fallas, por lo que no nos dio tiempo a buscar alternativas para procesar esos archivos. Por lo que incluirlos ayudaría a dar una perspectiva más completa sobre el efecto del gradiente ambiental sobre la actividad vocal del cucarachero paisa. Además, los factores que

incluimos en el modelo ofrecieron una explicación limitada del sistema. Futuras investigaciones pueden profundizar en los mecanismos subyacentes de estas relaciones y considerar otros factores ambientales para obtener una imagen más completa de la ecología vocal del cucarachero paisa. Y que puedes decir de los falsos positivos y/o negativos en la identificación de los cantos del cucarachero usando Arbimon?

## Capítulo 4

### 1.19. Discusión y conclusión general

En términos generales, el presente estudio provee información novedosa sobre la relación del cucarachero paisa, una especie amenazada, con su entorno. Proporcionando nuevos conocimientos que tienen un gran potencial para ser utilizados en acciones de conservación en pro de la preservación de la especie.

En primer lugar, logramos determinar los tipos de sitios que ocupa el cucarachero paisa. Estos deben ser sitios cercanos a arroyos y con pendiente pronunciada. Estos sitios además deben contar con coberturas de vegetación secundaria alta y boscosa. Sin embargo, es crucial mantener un equilibrio adecuado entre la cobertura de bosques y la vegetación secundaria alta, ya que la coocurrencia excesiva de ambas coberturas puede afectar negativamente la probabilidad de ocupación de la especie.

En segundo lugar, pudimos cuantificar que la inundación de la represa de Hidroituango redujo en general los sitios de buena calidad y en la probabilidad de ocupación de la especie ( $>0.5$ ). Por lo que es importante realizar medidas de manejo adecuadas para mitigar estos efectos, como la conservación de áreas de sitios con las características mencionadas anteriormente o la restauración de hábitat.

En tercer lugar, aunque los resultados en el modelo de ocupación multi-temporada no fueron concluyentes, sugieren que el aumento del verdor en sitios de alta calidad parece influir negativamente en la probabilidad de colonización de la especie; mientras que, factores asociados a la temporada afecta la extinción. Para poder confirmar estos hallazgos es importante mejorar nuestro modelo y hacer un monitoreo continuo y prolongado en el tiempo para comprender mejor cómo los cambios estacionales y las condiciones ambientales afectan a los parámetros poblacionales de la especie.

En cuarto lugar, nuestros hallazgos lograron determinar que existe un efecto de la distancia geográfica, el aumento en la temperatura y la pérdida de conectividad del paisaje en la diferenciación de los tipos de cantos del cucarachero paisa. Las poblaciones del norte.... y las poblaciones del sur difieren en los tipos de cantos. Sin embargo, aunque parece, no es claro si existe una diferenciación en el repertorio vocal, o si existe una relación entre la variación del repertorio vocal con la estructura genética de las poblaciones. Por lo que más estudios relacionados a con esto deberían ser efectuados.

Y en último lugar, encontramos que existe una relación entre la actividad vocal del cucarachero paisa con la precipitación, la temperatura y la temporalidad (meses del año). Es decir, encontramos que la especie aumenta su actividad con un aumento en las lluvias y temperaturas frescas, mientras que disminuye en épocas secas y de altas temperaturas.

En conclusión, encontramos que el cucarachero paisa es una especie muy susceptible a cambios en su entorno, siendo que sus preferencias de hábitat y su comportamiento en general se ve afectado por diversos factores ambientales, que varían tanto espacial como temporalmente. Sin embargo, aún falta por abordar importantes vacíos de información que deberían ser estudiados en el futuro.

### **1.20. Recomendaciones generales**

Se debe continuar el monitoreo acústico pasivo a fin de lograr determinar adecuadamente cuales son los factores que modifican las probabilidades de colonización y extinción de los sitios que la especie ocupa.

Aunque se logró determinar que la distancia geográfica, la conectividad del paisaje y la temperatura juegan un papel importante en la estructuración del repertorio del canto del cucarachero paisa, es importante complementar con estudios genéticos que permitan evidenciar que tan fragmentadas se encuentran las poblaciones, a fin de poder proponer y/o restaurar corredores críticos para el flujo genético y cultural de la especie.

A pesar de que determinamos que la pluviosidad y la temperatura juegan un papel importante en el comportamiento vocal de la especie, hay un alto porcentaje de varianza que no se logra explicar. Es importante realizar nuevos estudios que aborden otros factores y un mayor gradiente ambiental.



## 2. Referencias

- Abrahams, Carlos. 2018. 'Bird Bioacoustic Surveys – Developing a Standard Protocol'. *In Practice* 102(102):20–23.
- Abrahams, Carlos, and Matthew Geary. 2020. 'Combining Bioacoustics and Occupancy Modelling for Improved Monitoring of Rare Breeding Bird Populations'. *Ecological Indicators* 112(January):106131. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106131.
- Achury, Rafael, José Aguilar, Luisa Ardila, Paula Caycedo-Rosales, Angélica Díaz-Pulido, Marcia Muñoz, Susana Rodríguez-Buriticá, and Roy González. 2019. 'Bosque Seco Tropical. Guía de Especies'. *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*.
- Aide, T. Mitchell, Carlos Corrada-Bravo, Marconi Campos-Cerqueira, Marconi Campos-Cerqueira, Giovany Vega, and Rafael Alvarez. 2013. 'Real-Time Bioacoustics Monitoring and Automated Species Identification'. *PeerJ* 1(e103).
- Echeverry-Galvis, A., Orlando Acevedo-Charry, María, Avendaño, Jorge Enrique, Gómez, Camila, Stiles, F. Gary, Estela, Felipe A. and Cuervo, Andrés M. 2022. 'Checklist of the Birds of Colombia 2022: Additions, Taxonomic Changes, and Status Update'. *Ornitología Colombiana* 22.
- Araya-Salas, Marcelo, and Smith-Vidaurre, Grace. 2017. 'WarbleR: An R Package to Streamline Analysis of Animal Acoustic Signals'. *Methods in Ecology and Evolution* 8(2):184–91. doi: 10.1111/2041-210X.12624.
- Barton, K. 2010. 'MuMIn: Multi-Model Inference. R Package Version 1.47.5'. <http://CRAN.R-Project.Org/Package=MuMIn>.
- Bautista Plazas, S. 2020. *Patrones de Diversidad Alfa y Beta Para Quince Complejos de Páramo de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia.
- BirdLife International. 2017. '*Thryophilus sernai*'. *The IUCN Red List of Threatened Species 2017*.
- Bonte, Dries, Jeroen Vanden Borre, Luc Lens, and Jean-Pierre Maelfait. 2006. 'Geographical Variation in Wolf Spider Dispersal Behaviour Is Related to Landscape Structure'. *Animal Behaviour* 72(3):655–62. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.11.026.

- Bregman, Tom P., Cagan H. Sekercioglu, and Joseph A. Tobias. 2014. 'Global Patterns and Predictors of Bird Species Responses to Forest Fragmentation: Implications for Ecosystem Function and Conservation'. *Biological Conservation* 169:372–83. doi: 10.1016/j.biocon.2013.11.024.
- Bueno-Enciso, Javier, Esperanza S. Ferrer, Rafael Barrientos, and Juan José Sanz. 2016. 'Habitat Structure Influences the Song Characteristics within a Population of Great Tits *Parus major*'. *Bird Study* 63(3):359–68. doi: 10.1080/00063657.2016.1212812.
- Catchpole C.K., and Slater P.J.B. 2008. *Bird Song Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Cosentino, Bradley J., and David C. Droney. 2016. 'Movement Behaviour of Woodland Salamanders Is Repeatable and Varies with Forest Age in a Fragmented Landscape'. *Animal Behaviour* 121:137–46. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.08.013.
- Earth Resources Observation and Science (EROS) Center. 2018. 'USGS EROS Archive - Digital Elevation - Global Multi-Resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010)'. Retrieved 21 August 2020 (<https://www.usgs.gov/centers/eros/science/usgs-eros-archive-digital-elevation-global-multi-resolution-terrain-elevation>).
- Fick, S. E., and R. J. Hijmans. 2017. 'WorldClim 2: New 1-km Spatial Resolution Climate Surfaces for Global Land Areas'. *International Journal of Climatology* 37(12):4302–15.
- Fiske, I., and R. Chandler. 2011. 'Unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance'. *Journal of Statistical Software* 43(10):1–23.
- Fitzpatrick, M., K. Mokany, G. Manion, D. Nieto-Lugilde, S. Ferrier, S. Ferrier, and M. M. Fitzpatrick. 2022. *Package 'Gdm'*.
- Frankham, Richard, Jonathan D. Ballou, David A. Briscoe, and Karina H. McInnes. 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
- García-Navas, Vicente, Esperanza S. Ferrer, Conchi Cáliz-Campal, Javier Bueno-Enciso, Rafael Barrientos, Juan José Sanz, and Joaquín Ortego. 2015. 'Spatiotemporal and Genetic Contingency of Extrapair Behaviour in a Songbird'. *Animal Behaviour* 106:157–69. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.05.020.
- Goiti, U., J. R. Aihartza, I. Garin, and J. Zabala. 2003. 'Influence of Habitat on the Foraging Behaviour of the Mediterranean Horseshoe Bat, *Rhinolophus euryale*'. *Acta Chiropterologica* 5(1):75–84.
- González-M., R., P. Isaacs, H. García, and C. Pizano. 2014. 'El Bosque Seco Tropical En Colombia: Memoria Técnica para la verificación en campo del Mapa de Bosque Seco Tropical en Colombia

- Escala 1:100.000'. *Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos "Alexander von Humboldt"*, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- GOOGLE LLC. 2022. 'Google Earth. Software.'
- Gorelick, N., M. Hancher, M. Dixon, S. Ilyushchenko, S. Ilyushchenko, and S. Ilyushchenko. 2017. 'Google Earth Engine: Planetary-Scale Geospatial Analysis for Everyone'. *Remote Sensing of Environment*.
- Greggor, Alison L., Oded Berger-Tal, Daniel T. Blumstein, Lisa Angeloni, Carmen Bessa-Gomes, Bradley F. Blackwell, Colleen Cassady St Clair, Kevin Crooks, Shermin de Silva, Esteban Fernández-Juricic, Shifra Z. Goldenberg, Sarah L. Mesnick, Megan Owen, Catherine J. Price, David Saltz, Christopher J. Schell, Andrew V. Suarez, Ronald R. Swaisgood, Clark S. Winchell, and William J. Sutherland. 2016. 'Research Priorities from Animal Behaviour for Maximising Conservation Progress'. *Trends in Ecology and Evolution* 31(12):953–64. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.001.
- Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados (Ecoevo). 2020. *Informe Final Fase I: Proyecto "Diseño, Implementación y Socialización de Estrategias de Monitoreo, Seguimiento, Manejo, Protección y Conservación, de Especies Focales de Aves Presentes En El Área de Influencia Directa Del Proyecto Ituango"*. Medellín.
- Hall, K. R., R. Anantharaman, V. A. Landau, M. Clark, B. G. Dickson, A. Jones, J. Platt, A. Edelman, and V. B. Shah. 2021. 'Circuitscape in Julia: Empowering Dynamic Approaches to Connectivity Assessment'. *Land* 10(3):301.
- Hall, Michelle L., Maria R. D. Rittenbach, and Sandra L. Vehrencamp. 2015. 'Female Song and Vocal Interactions with Males in a Neotropical Wren'. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3(FEB). doi: 10.3389/fevo.2015.00012.
- Hammer, O., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2020. 'PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis'. 9.
- Hart, Patrick J., Esther Sebastián-González, Ann Tanimoto, Alia Thompson, Tawn Speetjens, Madolyn Hopkins, and Michael Atencio-Picado. 2018. 'Birdsong Characteristics Are Related to Fragment Size in a Neotropical Forest'. *Animal Behaviour* 137:45–52.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma, and Anne Chao. 2016. 'INEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R Package Version 2.0.8'. *R-Project* 1–18.

- Huang, C., B. Wylie, L. Yang, C. Homer, and G. Zylstra. 2002. 'Derivation of a Tasselled Cap Transformation Based on Landsat 7 At-Satellite Reflectance'. *International Journal of Remote Sensing* 23(8):1741–48.
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2015. 'Mapa de Bosque No Bosque- Área Continental (Escala Fina LANDSAT) Año 2015'. Retrieved 6 June 2022 (<http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>).
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2017. 'Mapa de Ecosistemas Continentales, Marinos y Costeros de Colombia 2017. Versión 2.1'. Retrieved 6 June 2022 (<http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>).
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2019. 'Mapa de Bosque No Bosque Colombia- Área Continental (Escala Fina LANDSAT) Año 2018'. Retrieved 6 June 2022 (<http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>).
- Kirschel, A. N., W. Buermann, T. B. Smith, and H. Slabbekoorn. 2009. 'Birdsong Tuned to the Environment: Green Hylia Song Varies with Elevation, Tree Cover, and Noise'. *Behavioral Ecology* 20(5):1089–95.
- Lachlan, Robert F., Machteld N. Verzijden, Caroline S. Bernard, Peter Paul Jonker, Bram Koese, Shirley Jaarsma, Willemijn Spoor, Peter J. B. Slater, and Carel Ten Cate. 2013. 'The Progressive Loss of Syntactical Structure in Bird Song along an Island Colonization Chain'. *Current Biology* 23(19):1896–1901. doi: 10.1016/j.cub.2013.07.057.
- Laiolo, P. 2008. *Characterizing the Spatial Structure of Songbird Cultures*. *Ecological Applications*, 18 (7), p. 1774 – 1780. DOI: 10.1890/07-1433.1
- Laiolo, Paola, and José L. Tella. 2005a. 'Habitat Fragmentation Affects Culture Transmission: Patterns of Song Matching in Dupont's Lark'. *Journal of Applied Ecology* 42(6):1183–93. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01093.x.
- Laiolo, P., and J. L. Tella. 2007. 'Erosion Landscapes of Animal Cultures in Fragmented America of Ecological Society'. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(2):68–72.
- Laiolo, P., M. Vögeli, D. Serrano, and J. L. Tella. 2008. 'Song Diversity Predicts the Viability of Fragmented Bird Populations'. *PLoS ONE* 3(3). doi: 10.1371/journal.pone.0001822.
- Lara, C. E., A. M. Cuervo, and C. D. Cadena. 2016. 'Thryophilus Sernai'. Pp. 2530–0256 in *Libro rojo de aves de Colombia, Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada de Santa Marta y bosques húmedos del centro,*

- norte y oriente del país.*, edited by L. M. Renjifo, Á. M. Amaya-Villarreal, J. Burbano-Girón, and J. Velásquez-Tibatá. Bogotá DC., Colombia: Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Humboldt.
- Lara, Carlos Esteban, Andrés M. Cuervo, Sandra V Valderrama, Diego Calderón, And Carlos Daniel Cadena. 2012. A new species of wren (Troglodytidae : *Thryophilus* ) from the dry cauca river canyon , northwestern colombia. *The Auk*, 129(3), 537-550.
- Llano-Mejía, J., H. F. Rivera-Gutierrez, and J. L. Parra. 2019. ‘Efecto del gradiente de humedad en el ensamblaje de las comunidades de Aves en el Cañón Del Rio Cauca’. *Facultad de Ciencias Exactas Naturales, Universidad de Antioquia*.
- Loo, Judy a. 2011. *Manual de Genética de La Conservación Principios Aplicados de Genética*. Zapopan, Jalisco: Comisión Nacional Forestal de México.
- MacKenzie, D. I., and L. L. Bailey. 2004. ‘Assessing the Fit of Site-Occupancy Models’. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. E. Hines, M. G. Knutson, and A. B. Franklin. 2003. ‘Estimating Site Occupancy, Colonization, and Local Extinction When a Species Is Detected Imperfectly’. *Ecology* 84(8):2200–2207.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, G. B. Lachman, S. Droege, J. Andrew Royle, and C. A. Langtimm. 2002. ‘Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are Less than One’. *Ecology* 83(8):2248–55.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey, and J. E. Hines. 2018. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Second. London, UK: Academic Press is an imprint of Elsevier.
- MacKenzie, Darryl I., James D. Nichols, James E. Hines, Melinda G. Knutson, and Alan B. Franklin. 2003. ‘Estimating Site Occupancy, Colonization, and Local Extinction When a Species Is Detected Imperfectly’. *Ecology* 84(8):2200–2207. doi: 10.1890/02-3090.
- MAD, ANLA, and CORANTIOQUIA CORPOURABA. 2018. ‘Informe de auditoría de cumplimiento: Gestión de las autoridades ambientales en el proceso de licenciamiento del Proyecto Hidroeléctrico Ituango’. *Contraloría*.
- Martínez-Yrizar, A. 1995. ‘Biomass Distribution and Primary Productivity of Tropical Dry Forests.’ Pp. 326–45 in *Seasonally dry tropical forests*.
- Mazerolle, M. J. 2017. *Package ‘AICcmodavg’*. *R Package*.

- Méndez, María, José L. Tella, and José A. Godoy. 2011. 'Restricted Gene Flow and Genetic Drift in Recently Fragmented Populations of an Endangered Steppe Bird'. *Biological Conservation* 144(11):2615–22. doi: 10.1016/j.biocon.2011.07.011.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos Para Medir La Biodiversidad*. Vol. 1. edited by Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, and Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza (España): Manuales y tesis SEA.
- Negret, P. J., M. Maron, R. A. Fuller, H. P. ossingham, J. E. Watson, and J. S. Simmonds. 2021. 'Deforestation and Bird Habitat Loss in Colombia'. *Biological Conservation* 257(109044).
- Newton, Ian. 1998. *Population Limitation in Birds*. UK: Academic Press.
- Pérez-Granados, Cristian, and Karl L. Schuchmann. 2020. 'Diel and Seasonal Variations of Vocal Behavior of the Neotropical White-Tipped Dove (*Leptotila Verreauxi*)'. *Diversity* 12(10):1–15. doi: 10.3390/d12100402.
- Pizano, C., R. González-M., R. López, R. D. Jurado, H. Cuadros, A. Castaño-Naranjo, A. Rojas, K. Pérez, H. Vergara-Varelaj, A. Idárraga, P. Isaacs, and H. García. 2015. 'El Bosque Seco Tropical En Colombia: Distribución y Estado de Conservación'. *Universidad Icesi; Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Universidad Del Rosario; Universidad Distrital Francisco José de Caldas; Asociación GAICA; Universidad del Atlántico; Instituto para la investigación y La Preservación del medio ambiente* (May). doi: 10.21068/B001.2015.202.
- Pizzano, C. and H. Gracia. 2014. *El Bosque Seco Tropical En Colombia*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos biológicos Alexander von Humbolt (IAvH).
- Purushotham, Chetana B., and V. V. Robin. 2016. 'Sky Island Bird Populations Isolated by Ancient Genetic Barriers Are Characterized by Different Song Traits than Those Isolated by Recent Deforestation'. *Ecology and Evolution* 6(20):7334–43. doi: 10.1002/ece3.2475.
- QGIS Development Team. 2023. 'QGIS Geographic Information System'.
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rabenold, Kerry N. 1984. 'Cooperative Enhancement Of Reproductive Success in Tropical Wren Societies'. *Ecology* 65(3):871–85.
- Rainforest Connection. 2023. 'Arbimon'. *Pattern Matching Analysis*.

- Renjifo, Luis Miguel, María Fernanda Gomez, Jorge Velásquez-Tibatá, Ángela María Amaya-Villarreal, Gustavo H. Kattan, Juan David Amaya-Espinel, and Jaime Burbano-Girón. 2016. *Libro Rojo de Aves de Colombia, Volumen II: Bosques Húmedos de Los Andes y La Costa Pacífica*.
- Rahman, Shoumik, and Victor Mesev. 2019. 'Change Vector Analysis, Tasseled Cap, and NDVI-NDMI for Measuring Land Use/Cover Changes Caused by a Sudden Short Term Severe Drought: 2011 Texas Event.' *Remote Sensing* 11(19):2217.
- Richards, Douglas G. 1981. 'Estimation of Distance of Singing Conspecifics by the Carolina Wren'. *The Auk* 98(1):127–33.
- Rivera-Gutierrez, H. F., G. M. Lentijo-Jimenez, G. A. Chinome-Torres, J. Llano-Mejía, D. Martinez-Alvarado, C. González-Quevedo, M. F. Gómez-Ahumada, and J. L. Parra. 2018. *Aves del Cañón del Río Cauca: Guía Ilustrada de La avifauna en el área de influencia del proyecto Hidroituango*. Medellín, Colombia.: Universidad de Antioquia y Empresas Públicas de Medellín.
- Rivera-Gutierrez, H. F., E. Matthysen, F. Adriaensen, and H. Slabbekoorn. 2010. 'Repertoire Sharing and Song Similarity between Great Tit Males Decline with Distance between Forest Fragments'. *Ethology* 116(10):951–60.
- Robin, V. V., Madhusudan Katti, Chetana Purushotham, Aditi Sancheti, and Anindya Sinha. 2011. 'Singing in the Sky: Song Variation in an Endemic Bird on the Sky Islands of Southern India'. *Animal Behaviour* 82(3):513–20. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.05.032.
- Rockwood, Larry L. 2015. 'Metapopulation Ecology'. in *Introduction to population ecology*. John Wiley & Sons.
- Rose, Anne. 2013. 'Changes in Canyon Wren Vocalizations in Advance Breeding Season'. " *Ursidae: The Undergraduate Research Journal at the University of Northern Colorado* 2(3).
- Roxburgh, S. H., K. Shea, and J. B. Wilson. 2004. 'The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence'. *Ecology* 85(2):359–71.
- Royle, J. A., J. D. Nichols, and M. Kéry. 2005. 'Modelling Occurrence and Abundance of Species When Detection Is Imperfect'. *Oikos* 110(2):353–59.
- Sistema de Información Ambiental de Colombia SIAC. 2018. 'Catálogo de Mapas: Red Hídrica de Colombia'. Retrieved 21 August 2020 (<http://www.siac.gov.co/catalogo-de-mapas>).
- Slabbekoorn, Hans, and Thomas B. Smith. 2002. 'Bird Song, Ecology and Speciation'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357(1420):493–503. doi: 10.1098/rstb.2001.1056.

- Snell-Rood, E. C. 2012. 'The Effect of Climate on Acoustic Signals: Does Atmospheric Sound Absorption Matter for Bird Song and Bat Echolocation?' *The Journal of the Acoustical Society of America* 131(2):1650–58.
- Solomon, E. P., L. R. Berg, and D. W. Martin. 2013. *Biología: Ecología de Comunidades*. Novena edi. Mexico, D.F.: Cengage learning inc.
- Sosa-López, J. Roberto, and Daniel J. Mennill. 2014. 'The Vocal Behavior of the Brown-Throated Wren (Troglodytes Brunneicollis): Song Structure, Repertoires, Sharing, Syntax, and Diel Variation'. *Journal of Ornithology* 155(2):435–46. doi: 10.1007/s10336-013-1024-6.
- Teixeira, Daniella, Martine Maron, and Berndt J. Rensburg. 2019. 'Bioacoustic Monitoring of Animal Vocal Behavior for Conservation'. *Conservation Science and Practice* 1(8):1–15. doi: 10.1111/csp2.72.
- The Cornell Lab of Ornithology. 2023. 'Antioquia Wren (Thryophilus Sernai)'. *Birds of the World*. Retrieved 21 August 2023 (<https://ebird.org/species/antwre2?siteLanguage=es>).
- Trillo, P. A., and S. L. Vehrencamp. 2005. 'Song Types and Their Structural Features Are Associated with Specific Contexts in the Banded Wren'. *Animal Behaviour* 70(4):921–35. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.02.004.
- Trösch, Miléna, Wendt Müller, Marcel Eens, and Arne Iserbyt. 2017. 'Genes, Environments and Their Interaction: Song and Mate Choice in Canaries'. *Animal Behaviour* 126:261–69. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.02.006.
- Whittaker, R. H. 1972. 'Evolution and Measurement of Species Diversity'. *TAXON* 21(2):213–51.
- Wilson, D. E., Cole F. R., Nichols, J. D., Rudran, R. y Foster, M. S. 1996. 'Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methodos for Mammals'. *Smithsonian Institution Press*. 406.
- Wood, Connor M., Viorel D. Popescu, Holger Klinck, John J. Keane, R. J. Gutiérrez, Sarah C. Sawyer, and M. Zachariah Peery. 2019. 'Detecting Small Changes in Populations at Landscape Scales: A Bioacoustic Site-Occupancy Framework'. *Ecological Indicators* 98(July 2018):492–507. doi: 10.1016/j.ecolind.2018.11.018.
- Wright, S. 1943. 'Isolation by Distance'. *Genetics* 28(2):114–38.
- Yang K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics. 2023. 'Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.6.1) [Computer Software]'.

Zapata, D., H. F. Rivera-Gutierrez, J. L. Parra, and C. Gonzalez-Quevedo. 2020. 'Low Adaptive and Neutral Genetic Diversity in the Endangered Antioquia Wren (*Thryophilus Sernai*)'. *Conservation Genetics*, 21, 1051-1065.

### 3. Anexos

#### Anexo 1. Creación del mapa de coberturas vegetales

Hicimos mapas de coberturas para la época de lluvias antes (2015-2016) y después (2020-2021) del llenado del embalse (Tabla 8), mediante una clasificación supervisada de imágenes satelitales, empleando el método de *random forest* en la plataforma de Google Earth Engine (GEE) (Gorelick et al., 2017).

Primero obtuvimos las imágenes satelitales por separado para tres zonas del área de influencia: húmeda, semi húmeda y semi árida, siguiendo la clasificación climática del mapa de ecosistemas generales del IDEAM (IDEAM - Instituto de Hidrología, 2017). Con ayuda de GEE obtuvimos una imagen satelital Sentinel-2 con la función `ee.Image.Collection` para cada zona a una resolución espacial de 10 m, tratando las imágenes para corregir la reflectancia superficial atmosférica (Gorelick et al. 2017). También, generamos un filtro con la función `maskS2clouds` para obtener imágenes con un porcentaje de píxeles con nubes inferior al 10%. De esta manera obtuvimos un mosaico de imágenes con baja cobertura de nubes (<10%) para el área en cada periodo. Posteriormente, calculamos la mediana para cada píxel en zonas en donde se dio solapamiento de píxeles, obteniendo una imagen satelital única para cada periodo.

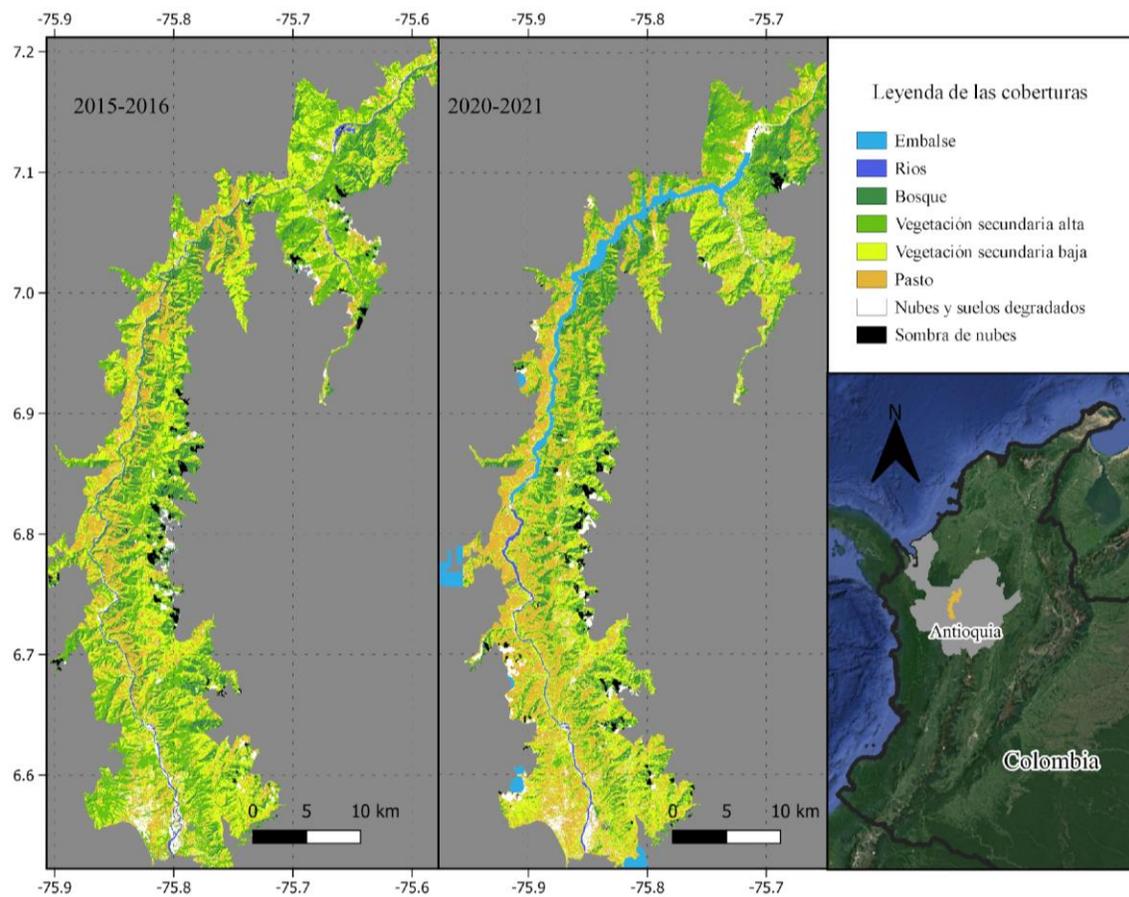
#### Tabla 8

*Periodos de tiempo descritos por las imágenes satelitales obtenidas para cada zona.*

Zona	Periodo 2015-2016		Periodo 2020-2021	
	Inicial	Final	Inicial	Final
Húmeda	23/06/2015	19/12/2016	8/01/2020	10/02/2021
Semi húmeda	8/01/2015	25/12/2015	8/01/2020	10/02/2021
Semi árida	8/01/2015	25/12/2015	8/01/2020	20/11/2020

Luego, creamos semillas para diferentes coberturas de interés para entrenar el modelo de *random forest* de GEE. Para esto, sobre la imagen satelital de cada zona ubicamos puntos en las coberturas de Bosque (B), vegetación secundaria alta (Vsa), vegetación secundaria baja (Vsb), Pastos (Pa), suelo degradado, nubes-sombra de nubes, ríos y embalse. Para conocer la apariencia de las coberturas en la imagen satelital de cada zona (color del pixel o valor de reflectancia) utilizamos puntos de coberturas con verificación de campo (parcelas de vegetación en puntos de conteo). Adicionalmente, ubicamos puntos en áreas espectralmente similares a las descritas durante verificación en campo. Para ciertas coberturas seguimos algunos criterios adicionales, así, para Bosque, ubicamos puntos en lugares en donde la capa de bosque-no bosque del IDEAM de 2015 y 2018 predecía presencia de bosque (IDEAM - Instituto de Hidrología 2015, 2019); para los puntos con vegetación secundaria alta, ubicamos puntos en áreas con una huella espectral similar a la de Bosque pero que no fueron incluidos en la predicción del IDEAM; para vegetación secundaria baja y pastos ubicamos puntos en zonas en donde un análisis multitemporal mostró cambios en periodos cortos de tiempo (este análisis se realizó consultando las imágenes disponibles en Google Earth; (GOOGLE LLC 2022). De esta manera, áreas de pastos con cambios en la huella espectral fueron considerados como vegetación secundaria baja. Por otro lado, zonas de vegetación secundaria baja y alta con cambios en la huella espectral debido a la tala o acondicionamiento de terreno fueron consideradas como pastos o zonas degradadas.

Finalmente, realizamos la clasificación supervisada de las imágenes satelitales obtenidas mediante la función `ee.Classifier.smileRandomForest` de GEE. Para esto, seleccionamos aleatoriamente el 60% de las semillas para realizar la clasificación, y el 40% de las semillas restantes las usamos para validar la imagen clasificada. Como más del 80% de los puntos de validación fueron clasificados de manera adecuada, consideramos que la clasificación supervisada de las imágenes satelitales fue adecuada.

**Figura 20***Mapa de coberturas para cada periodo.*

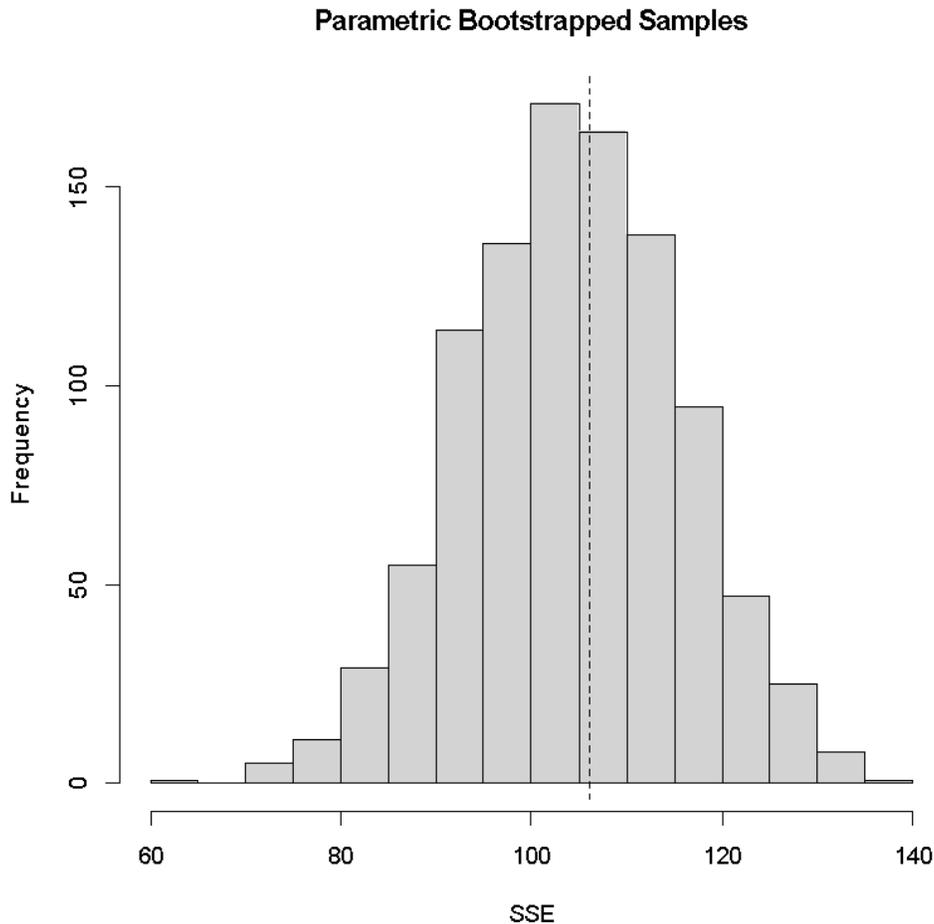
**Anexo 2. Análisis de bondad de ajuste realizado para el mejor modelo encontrado para describir espacialmente la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.**

Nosotros encontramos que el modelo  $\text{DistQ*Pen+B*VSA+ VSA}^2$  no presentó sobredispersión. Para evaluar la bondad de ajuste del modelo  $\sim\text{hora} \sim \text{DistQ*Pen+B*VSA+ VSA}^2$  usamos dos técnicas, una gráfica y otra estadística. Para la evaluación gráfica usamos la función parboot del paquete unmarked. Esta función simula conjuntos de datos basados en un modelo ajustado, modifica el modelo y evalúa una estadística de ajuste especificada por el usuario para cada simulación. Comparando la distribución muestral con la observada proporciona un medio para evaluar la bondad de ajuste o evaluar la incertidumbre del modelo (Fiske and Chandler, 2011). En

este caso, la forma de la gráfica se aproxima a una distribución normal, lo que sugiere que el modelo tiene un buen ajuste.

### Figura 21

*Parboot. Método paramétrico de Bootstrap para modelos de ocupación ajustados.*



Por otro lado, para la evaluación estadística usamos la función `mb.gof.test` del paquete `AICcmodavg` de R (Mazerolle and Mazerolle, 2017). Esta función calcula la prueba de bondad de ajuste para modelos de ocupación de una sola temporada basados en el chi-cuadrado de Pearson de (MacKenzie and Bailey 2004). Este análisis permite obtener una estimación del parámetro de sobredispersión ( $\hat{C}$ ) para el modelo en interés dividiendo el valor observado del estadístico de chi-cuadrado por la media del valor obtenido en la simulación. Se considera que el modelo tiene un buen ajuste si el valor de sobredispersión es cercano a 1. En nuestro caso el valor de chi-cuadrado fue superior a 0.05, por lo que se rechaza la hipótesis nula, es decir que no hay

sobredispersión. Y el valor de C-hat es cercano a 1, por lo que también apoya el supuesto de que el modelo no presenta sobredispersión.

### Tabla 9

*Análisis de bondad de ajuste de Mackensie y Bailey para modelos de ocupación de una sola temporada.*

MacKenzie and Bailey goodness-of-fit for single-season occupancy model				
Pearson chi-square table:				
	Cohorte	Observado	Eseprado	Chi-square
00000000_	0	71	70.77	0
00000010_	0	1	1.01	0
00000100_	0	2	0.99	1.03
00001000_	0	2	0.92	1.28
00001010_	0	1	0.46	0.63
00010000_	0	4	1.04	8.43
00010010_	0	1	0.53	0.42
00011011_	0	1	0.11	7.29
00100000_	0	2	1.04	0.89
00100011_	0	2	0.23	13.9
00101000_	0	1	0.43	0.76
00101001_	0	1	0.2	3.32
00110000_	0	2	0.48	4.87
01000000_	0	1	0.95	0
01000100_	0	1	0.41	0.85
01000101_	0	1	0.2	3.22
01001000_	0	1	0.44	0.72
01010101_	0	1	0.1	8.17
01011001_	0	2	0.11	33.83
01101000_	0	1	0.19	3.33
01110010_	0	1	0.12	6.13
01110111_	0	1	0.03	33.1
10000000_	0	1	0.9	0.01
10001101_	0	1	0.09	9.17
10010000_	0	2	0.4	6.31
10011000_	0	1	0.18	3.64
10110011_	0	1	0.05	17.02
11000000_	0	2	0.37	7.32
11000101_	0	1	0.1	8.5
11100011_	0	1	0.05	19.27
11110011_	0	1	0.03	37.56

11110111_	0	2	0.01	305.22
11111000_	0	1	0.04	20.77
0000000_	1	3	2.92	0
0100010_	1	1	0.03	31.7
0100101_	1	1	0.03	37.19
000000.0_	2	1	0.85	0.03
000.0000_	3	1	1.46	0.15
000.0001_	3	1	0.07	12.83
000.1000_	3	1	0.03	27.04
0.000000_	4	1	0.9	0.01
.0000000_	5	1	1.23	0.04
.0101000_	5	1	0.01	118.16
.0000.00_	6	1	0.93	0.01
.000..00_	7	1	0.63	0.22
.0.00000_	8	1	0.36	1.12
Chi-square statistic = 833.0442				
Number of bootstrap samples = 1000				
P-value = 0.514				
Quantiles of bootstrapped statistics:				
0%	25%	50%	75%	100%
376	659	844	1152	11867
Estimate of c-hat = 0.8				

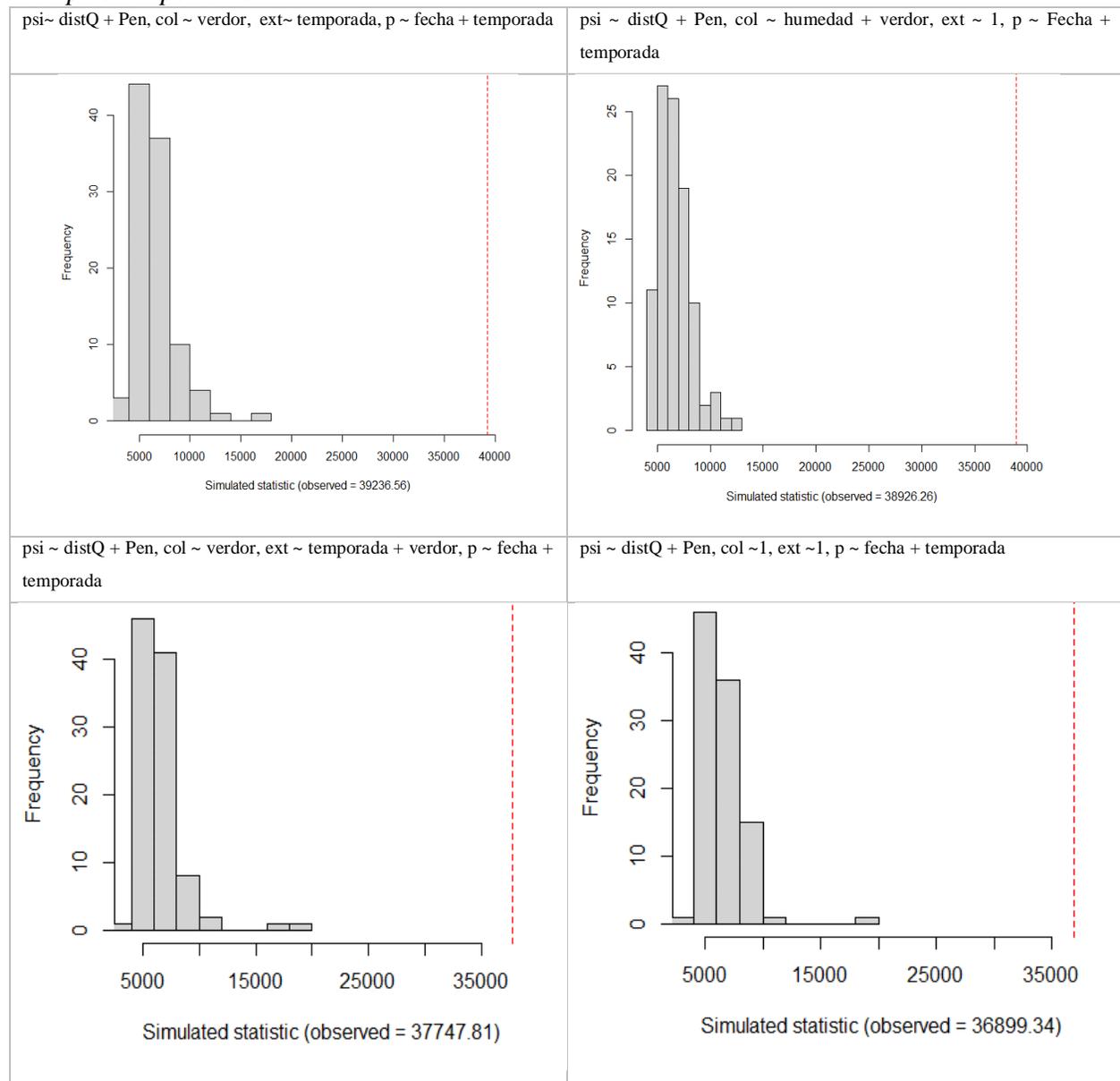
## Anexo 2. Análisis de bondad de ajuste realizado para los mejores modelos encontrados para describir temporalmente la probabilidad de ocupación del cucarachero paisa.

Para la evaluación de la bondad de ajuste de los mejores modelos de ocupación multi temporada usamos la función `mb.gof.test` del paquete `AICcmodavg` de R (Mazerolle, 2017). Esta función calcula la prueba de bondad de ajuste para modelos de ocupación de una sola temporada basados en el chi-cuadrado de Pearson de MacKenzie and Bailey (2004). Este análisis permite obtener una estimación del parámetro de sobredispersión ( $C\text{-hat}$ ) para el modelo en interés dividiendo el valor observado del estadístico de chi-cuadrado por la media del valor obtenido en la simulación. Se considera que el modelo tiene un buen ajuste si el valor de sobredispersión es cercano a 1. En nuestro caso el valor de chi-cuadrado fue inferior a 0.05 en todos los casos, por lo que se acepta la hipótesis nula, es decir que hay sobredispersión. Y el valor de  $C\text{-hat}$  es superior a

1 ( $C\text{-hat} > 5$ ; Tabla 10), por lo que también se apoya el supuesto de que el modelo presenta sobredispersión.

## Figura 22

Análisis gráfico de bondad de ajuste de Mackenzie y Bailey para modelos de ocupación de múltiples temporadas.



**Tabla 10**

*Análisis estadístico de bondad de ajuste de Mackensie y Bailey para modelos de ocupación de múltiples temporadas.*

<b>psi ~ distQ + Pen, col ~ verdor, ext ~ temporada, p ~ fecha + temporada</b>				<b>psi ~ distQ + Pen, col ~ humedad + verdor, ext ~ 1, p ~ Fecha + temporada</b>			
Goodness-of-fit for dynamic occupancy model				Goodness-of-fit for dynamic occupancy model			
Number of seasons: 4				Number of seasons: 4			
Chi-square statistic:				Chi-square statistic:			
Season 1	Season 2	Season 3	Season 4	Season 1	Season 2	Season 3	Season 4
1521.411	12024.148	6410.907	19280.097	1517.429	11965.84	6366.705	19076.288
Total chi-square = 39236.56				Total chi-square = 38926.26			
Number of bootstrap samples = 1000				Number of bootstrap samples = 1000			
P-value = 0				P-value = 0			
Quantiles of bootstrapped statistics:				Quantiles of bootstrapped statistics:			
0% 25% 50% 75% 100%				0% 25% 50% 75% 100%			
4032 5522 6245 7369 16933				3608 5075 5998 7180 12606			
Estimate of c-hat = 5.94				Estimate of c-hat = 6.24			
<b>psi ~ distQ + Pen, col ~ verdor, ext ~ temporada + verdor, p ~ fecha + temporada</b>				<b>psi ~ distQ + Pen, col ~ 1, ext ~ 1, p ~ fecha + temporada</b>			
Goodness-of-fit for dynamic occupancy model				Goodness-of-fit for dynamic occupancy model			
Number of seasons: 4				Number of seasons: 4			
Chi-square statistic:				Chi-square statistic:			
Season 1	Season 2	Season 3	Season 4	Season 1	Season 2	Season 3	Season 4
1508.553	13439.119	6177.942	16622.199	1509.495	12747.13	6181.179	16461.537
Total chi-square = 37747.81				Total chi-square = 37747.81			
Number of bootstrap samples = 100				Number of bootstrap samples = 100			
P-value = 0				P-value = 0			
Quantiles of bootstrapped statistics:				Quantiles of bootstrapped statistics:			
0% 25% 50% 75% 100%				0% 25% 50% 75% 100%			
3873 5188 6034 7278 18726				3873 5188 6034 7278 18726			
Estimate of c-hat = 5.79				Estimate of c-hat = 5.79			

#### Anexo 4. Análisis de conectividad con circuitscape

Circuitscape es un programa de código abierto que utiliza la teoría de circuitos para modelar la conectividad en paisajes heterogéneos. Para lo cual usa la teoría de circuitos y la teoría de caminata aleatoria. Para el análisis se debe agregar una capa raster con valores que representan resistencias (Hall et al., 2021). En nuestro caso, nosotros utilizamos una proyección de probabilidad de ocupación del cucarachero paisa en toda el área de estudio que realizamos para el año 2019 (Figura 7) como capa de resistencias. Usamos esa capa, ya que los valores de probabilidad de ocupación de cada pixel pueden ser entendidos como un tipo de permeabilidad del cucarachero, presentando una alta probabilidad para sitios por donde puede moverse fácilmente y establecerse, y sitios con baja probabilidad como sitios en donde no se mueve fácilmente y no se puede establecer. En esta proyección, bajos valores representaban alta resistencia, mientras que valores altos representaban poca resistencia. Además, agregamos un punto de cada una de las 8 localidades como nodos entre los cuales se midió la resistencia efectiva. Las resistencias efectivas pueden relacionarse con procesos ecológicos, como el movimiento individual.

**Tabla 11**

*Resultados de la resistencia medida por circuitscape, a partir de la capa de ocupación proyectada para el año 2019.*

Liborina	Burítica	0.02365356
Liborina	Santafe	0.05804761
Liborina	Niquia	0.08035152
Liborina	Ituango	0.21426592
Liborina	Toledo	0.19371062
Liborina	Briceño	0.20730923
Liborina	Jague	0.10155258
Burítica	Santafe	0.05959358
Burítica	Niquia	0.08805932
Burítica	Ituango	0.22197367
Burítica	Toledo	0.20141838
Burítica	Briceño	0.21501699
Burítica	Jague	0.10926034
Santafe	Niquia	0.12278099
Santafe	Ituango	0.25669537
Santafe	Toledo	0.23614007
Santafe	Briceño	0.24973868
Santafe	Jague	0.14398204
Niquia	Ituango	0.14688739

Niquia	Toledo	0.12633208
Niquia	Briceño	0.1399307
Niquia	Jague	0.03407383
Ituango	Toledo	0.04452832
Ituango	Briceño	0.03302093
Ituango	Jague	0.127807
Toledo	Briceño	0.03448563
Toledo	Jague	0.10725164
Briceño	Jague	0.1208503

## **Anexo 2. Representatividad del muestreo para el tamaño del repertorio del canto del cucarachero paisa.**

Para verificar que el muestreo del repertorio de los cantos del cucarachero paisa fue suficiente empleamos 3 índices que estiman la riqueza en una muestra: Chao2, Jack Knife 1 y Jack Knife 2. Estas medidas tienen como objetivo corregir los sesgos que pueden surgir debido a la presencia de cantos raros o no detectados en las muestras, proporcionando estimaciones más precisas de la riqueza de cantos de cada localidad (Wilson et al., 1996). Por un lado, el índice de Chao2 es una estimación de la riqueza de especies basada en el número de especies raras en una muestra. Esta medida tiene en cuenta tanto el número de especies presentes en la muestra como el número de especies que solo se encuentran en una única muestra (especies raras). Proporciona una estimación del número total de especies presentes, teniendo en cuenta las especies raras que pueden no haber sido detectadas en la muestra. Por otro lado, los índices de Jack Knife 1 y Jack Knife 2 también se utilizan para estimar la riqueza, pero se basan en un enfoque de remuestreo. El índice de Jack Knife 1 se basa en la eliminación de una muestra aleatoria de la muestra original y luego se calcula la riqueza. Esto se repite varias veces y se promedian los resultados para obtener una estimación más precisa de la riqueza. Mientras que, el índice de Jack Knife 2 es similar al Jack Knife 1, pero en lugar de eliminar solo una muestra aleatoria, se eliminan todas las combinaciones posibles de una cantidad determinada de muestras. Esto permite obtener una estimación más robusta de la riqueza al considerar diferentes combinaciones de muestras posibles (Bautista Plazas, 2020; Hsieh, Ma, and Chao, 2016; Whittaker 1972; Wilson, et al., 1996).

Los sitios con el tamaño del repertorio más pequeño fueron Santafé y Toledo, en donde se estima que existen 16 y 17 cantos respectivamente. Mientras que, los sitios con el repertorio más grande fueron Buriticá y el Jague, con 38 y 36 cantos respectivamente.

**Tabla 12**

*Resumen de los resultados los diferentes índices para la riqueza estimada los repertorios de cantos de cada localidad.*

Índice	Briceño	s d	Bocas de Niquia	s d	Buriti ca	s d	Ituang o	s d	Jag ue	s d	Libori na	s d	Santa fe	s d	Toled o	s d
Riqueza observada	30	0	22	0	38	0	27	0	36	0	22	0	16	0	17	0
Chao2	32	1 4	24	8	45	1 7	30	1 2	46	2 6	26	1 4	18	1 0	22	1 7
Jackknife1	31	8	23	7	39	1 1	28	7	37	1	23	7	16	5	17	6
Jackknife2	34	1 2	25	9	43	1 5	30	1 1	41	1 6	26	1 1	18	7	19	9
Promedio	32	1 2	24	8	42	1 5	29	1 0	41	1 8	25	1 1	18	7	19	1
Mínimo	34	1 4	25	9	45	1 7	30	1 2	46	2 6	26	1 4	18	1 0	22	1 7

Para verificar la representatividad promedio dividimos la riqueza observada sobre el promedio de la riqueza estimada. Y, para calcular la representatividad mínima, dividimos la riqueza observada entre la riqueza estimada más alta. La representatividad promedio nos muestran que el muestreo fue suficiente ( $\geq 80\%$  de los cantos registrados). La representatividad mínima también muestra que nuestro muestreo fue suficiente para la mayoría de los sitios, a excepción de dos sitios, Toledo y Jague. Sin embargo, el valor fue muy aproximado al 80%, por lo que consideramos que el muestreo fue suficiente para poder realizar comparaciones entre los diferentes sitios.

**Tabla 13**

*Representatividad del muestreo del repertorio del canto del cucarachero paisa para cada una de las localidades*

Representatividad	Briceño	Bocas de Niquia	Buriticá	Ituango	Jague	Liborina	Santafé	Toledo
representatividad mínima	89.4%	88.2%	85.2%	88.8%	78.2%	84.9%	88.0%	78.5%
representatividad promedio	93.0%	92.9%	90.3%	92.0%	86.8%	88.4%	91.2%	88.2%