



Estornino pinto (*Sturnus vulgaris*). Foto: Jorge E. Schondube

AVES EN PAISAJES MODIFICADOS POR ACTIVIDADES HUMANAS

Jorge E. Schondube^{1*}, Carlos Chávez-Zichinelli^{1,2}, Roberto Lindig-Cisneros¹, Eliasaf C. López-Muñoz^{1,3}, Ian MacGregor-Fors^{1,4}, Elisa Maya-Elizarrarás¹, Lorena Morales-Pérez¹, Concepción Salaverria^{1,5}, Javier Quesada-Lara^{1,6} y Claudia Tapia-Harris^{1,7}.

¹Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. ²El Colegio de Puebla A. C. ³Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. ⁴Instituto de Ecología A. C. ⁵Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

⁶Museu de Ciències Naturals de Barcelona. ⁷Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada.

*chon@cieco.unam.mx

Resumen

Los paisajes que se generan por actividades humanas pueden ser diversos y complejos, o extremadamente simplificados. Las aves responden rápidamente a cambios en la estructura, tamaño y conformación de los parches de hábitats donde están presentes, por lo que, pueden funcionar como importantes bioindicadores. En este capítulo se muestran los resultados de 12 años de estudiar las respuestas de las aves a actividades humanas en diferentes regiones de México. Se utilizó una aproximación de gradientes de perturbación para explorar como las aves responden a la antropización de sus hábitats, donde se midió tanto su riqueza de especies y sus abundancias, como aspectos demográficos, conductuales y fisiológicos de diferentes especies. Se encontró que los patrones de riqueza de especies, abundancias, y estructura de comunidades se repiten en los paisajes estudiados en diferentes zonas del país, sin importar el clima y/o el tipo de vegetación original que dominaba en la zona. A nivel fisiológico, las respuestas de diferentes especies son muy variables, permitiendo entender de forma mecánica sus capacidades para sobrevivir en sitios perturbados. Debido a que existe una gran diversidad de respuestas a la perturbación humana por las aves, no es sencillo utilizar a especies particulares como bioindicadores. Sin embargo, se encontró que la estructura de comunidades y el comportamiento de estos animales nos ofrecen información crucial para evaluar la calidad de los hábitats modificados por actividades humanas. Finalmente, el manejo adecuado de hábitats modificados por actividades humanas permite recuperar comunidades de aves complejas y diversas, similares a las que existían antes de la perturbación humana.

Palabras clave: Comunidades de aves, ecofisiología animal, ecología urbana, restauración ecológica, conservación de la avifauna.

Introducción

Ninguna especie de vertebrado ha sido capaz de afectar tanto su entorno como lo han hecho los humanos. Aunque hay múltiples especies animales que son capaces de modificar sustancialmente los ecosistemas donde habitan, como los elefantes, los castores, y las hormigas, los cambios al ambiente generados por nuestra especie van más allá, afectando procesos ecológicos a nivel planetario (Jones *et al.*, 1994; Wilby *et al.*, 2001; Sanderson *et al.*, 2002). Este proceso de cambio global tal vez solo sea comparable con las modificaciones que sufrió nuestro planeta con la aparición de los primeros seres fotosintéticos hace aproximadamente 2,400 millones de años (Olson, 2006). La transformación a gran escala del planeta por actividades humanas inició aproximadamente hace 12,000 años, con la invención de la agricultura (Leakey y Lewin, 1992;

Dirzo y Raven, 2003; Barnosky *et al.*, 2011), cuya consecuencia más notable en términos ambientales es que alrededor del 40% de los productos de la fotosíntesis a nivel planetario son utilizados por la especie humana (Vitousek *et al.*, 1986). Actualmente el impacto en las masas continentales es tal, que más del 85% de su superficie muestra alguna señal de perturbación humana directa (Sanderson *et al.*, 2002; Torres-Romero y Olalla-Tárraga, 2014).

La transformación de los ambientes naturales por actividades humanas generan paisajes complejos donde coexisten un gran número de hábitats en diferentes arreglos espaciales (Vitousek *et al.*, 1997; Correa-Ayram *et al.*, 2017). De este modo encontramos mosaicos de paisaje que incluyen áreas urbanas, zonas agrícolas, pastizales ganaderos, áreas de vegetación secundaria y remanentes de la vegetación na-

tural de múltiples tamaños, en sitios que en el pasado estaban cubiertos por ecosistemas con poca, o nula perturbación humana (Pickett y Cadenasso, 1995; Geri *et al.*, 2010). Estos cambios en la composición y acomodo de los elementos del paisaje, tienen efectos importantes para las comunidades de fauna silvestre que los habitan (Lookingbill *et al.*, 2013; Pérez-García *et al.*, 2014). Mientras que algunos de los elementos de los paisajes modificados por actividades humanas tienen efectos claramente negativos para la fauna silvestre, otros pueden incluso promover el crecimiento poblacional de diversas especies (Fahring, 2001; Quesnelle *et al.*, 2013; Carrara *et al.*, 2015). Ante cambios tan importantes en los sistemas naturales, es importante preguntarnos: ¿qué debemos hacer para lograr mantener comunidades de fauna diversas y funcionales en ambientes modificados por actividades humanas?.

Para lograr esto, es necesario conocer las formas en que la fauna responde a la transformación de sus hábitats naturales por medio de estudiar sus respuestas tanto a nivel de comunidades, como de poblaciones e individuos (Melles *et al.*, 2003; Morante-Filho *et al.*, 2015). Estudios que integran información a nivel individual (fisiología y comportamiento) con aspectos demográficos y de estructura y función de comunidades, nos permiten no sólo describir patrones, sino ligarlos con los mecanismos y procesos que los generaron (Schmidt-Nielsen, 1997; Karasov y Martínez del Rio, 2007). Esto es crucial si se pretende hacer un manejo adecuado de las comunidades de fauna, ya que los estudios que solo incluyen información de riqueza de especies y abundancia de individuos, aunque muestran patrones, no nos permiten hacer predicciones (Mouquet *et al.*, 2015). Para esto se requieren datos demográficos y de respuestas individuales que permiten entender las causas de los patrones, y determinar qué procesos son los que controlan los patrones de diversidad (Van, 1983; Fletcher *et al.*, 2006).

Con el objetivo de entender la forma en que la fauna responde a las actividades humanas, en este trabajo se planteó utilizar a las aves como modelo de estudio. Para lograrlo se estudió a las comunidades de aves en elementos del paisaje que representan gradientes de intensidad de perturbación. Se definió intensidad de perturbación como la fuerza con la que se realiza un cambio en los hábitats naturales, pudiendo ser medida como la diferencia estructural entre el hábitat original y el hábitat creado por actividades humanas (MacGregor-Fors *et al.*, 2012). De modo que los hábitats con una estructura similar a la de los hábitats originales se consideran con una intensidad baja de perturbación, y aquéllos muy diferentes (como los ambientes urbanos), representan una alta intensidad de perturbación. En estos gradientes se incluyó el mayor número posible de hábitats presentes en el paisaje de nuestros sitios de estudio (MacGregor-Fors y Schondube, 2011a; MacGregor-Fors *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015a).

En este capítulo se presenta un resumen del trabajo que hemos generado en los últimos 12 años estudiando comunidades de aves en paisajes modificados por actividades humanas en diferentes regiones de México. Las preguntas de investigación de este estudio son las siguientes: 1) ¿Qué patrones de riqueza y abundancia de aves se pueden encontrar en gradientes de intensidad de perturbación?, 2) ¿Qué tan comunes son estos patrones?, 3) ¿Qué factores los explican?, y 4) ¿Cómo se puede utilizar esta información para manejar adecuadamente poblaciones de aves en paisajes modificados por actividades humanas?

Métodos

Debido a que este capítulo es un resumen de nuestro trabajo previo, esta sección solo incluye una descripción básica de las metodologías utilizadas. Estas pueden ser consultadas a detalle en las publicaciones citadas en el texto.

Área de estudio

Los muestreos para este trabajo se realizaron en tres regiones de México asociadas a diferentes tipos de vegetación original. El proceso de cambio de uso del suelo en nuestras tres regiones de estudio se caracteriza por la conversión directa de la vegetación nativa a campos de cultivo, pastizales ganaderos y/o zonas urbanas; o su conversión a bosques secundarios y/o zonas de matorral por actividades relacionadas a la extracción de diversos recursos (madera, resina, plantas utilizadas como alimento u ornato, tierra, fauna), o el abandono de zonas productivas. Los tipos de vegetación y regiones que incluimos en este estudio son:

- 1) Bosques templados subtropicales de montaña (Cuitzeo), localizados en la zona centro-noreste del estado de Michoacán de Ocampo (19°30' – 20°05' N; 100°35' – 101°30' O). Esta región de estudio es parte de la cuenca de Cuitzeo, una cuenca endorreica localizada dentro de la Faja Volcánica Transmexicana (Cram e Israde, 2011). La cuenca cubre un área aproximada de 2,046 km² y esta compuesta por colinas, colinas altas y planicies con un baja diversidad en su relieve (Mendoza *et al.*, 2010). La cuenca tiene una altitud promedio de 1,840 m sobre el nivel del mar, y un clima que varía de seco templado a húmedo con una temperatura media anual de 15°C y una precipitación promedio anual de 1,000 mm (Bocco *et al.*, 2012). La vegetación nativa de la región incluía bosques templados (pino, encino y bosques mixtos de pino-encino), caracterizados por una relativamente baja diversidad de árboles y una alta diversidad de arbustos y herbáceas (Rzedowski, 2006). Las principales fuerzas de cambio de uso del suelo incluyen a la agricultura, los aprovechamientos forestales y el desarrollo urbano, lo que ha generado un paisaje caracterizado por fragmentos de bosques templados, con áreas agrícolas (*e.g.*, sorgo, maíz, trigo), zonas urbanas, pastizales ganaderos, huertas y plantaciones (*e.g.*, aguacate, pino, eucaliptos; Bocco *et al.*, 2012).
- 2) Bosque tropical húmedo/bosque mesófilo de montaña (Las Margaritas), localizados en la región noreste del estado de Puebla, entre los pueblos de Hueytamalco y Ayotoxco de Guerrero (19°58' – 20°02' N; 97°17' – 97°59' O). Esta zona tiene una altitud promedio de 500 m sobre el nivel del mar, con una variación que va de los 200 a los 800 m de altitud. Presenta un clima tropical húmedo con una temperatura media anual de 21°C y una precipitación promedio anual de 3,000 mm (Villareal Espino-Barros *et al.*, 2005). Originalmente la región estaba cubierta por bosque tropical húmedo en sus partes bajas y bosque mesófilo de montaña en sus partes altas, con árboles de 25 a 40 m de altura (Rzedowski, 2006). El paisaje de esta región se compone de fragmentos de bosque tropical húmedo y bosque mesófilo de montaña inmersos en pastizales ganaderos, bosques secundarios con diferentes edades de abandono, matorrales, áreas urbanas, huertas (*e.g.*, plátano, café), y algunas zonas agrícolas (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015a).
- 3) Bosque tropical caducifolio (Chamela), localizado en la costa del estado Jalisco, entre los pueblos de Zapata y Juan Gil, incluyendo a la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC; 19° 23' – 19° 36' N; 104° 57' – 105° 03' O). Esta región tiene una altitud promedio de 150 m sobre el nivel del mar. Presenta un clima cálido-subhúmedo con una temperatura media anual de 24.6°C y una precipitación promedio anual de 788 mm (García-Oliva *et al.*, 2002). Originalmente esta región estaba cubierta por bosque tropical caducifolio continuo, creciendo en las laderas y la parte superior de las colinas, y por bosque tropical subcaducifolio presente en los arroyos y planicies aluviales (Rzedowski, 2006). El bosque tropical caducifolio presenta árboles

densos con alturas que varían de los cinco a los 10 m, y se caracteriza por mostrar una marcada estacionalidad en la cual la mayor parte de los árboles pierden sus hojas de noviembre a mayo, durante la temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Durante las últimas cinco décadas, la región de Chamela ha sido altamente alterada por actividades humanas, generándose un paisaje que incluye pastizales ganaderos en uso y abandonados, zonas agrícolas (*e.g.*, chile, sorgo, maíz), huertas (*e.g.*, mango, plátano, papaya y coco), bosques secundarios, zonas urbanas, y bosque tropical caducifolio conservado dentro de la RBCC (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009).

El trabajo llevado a cabo en estas tres regiones ha tenido diferentes intensidades y objetivos. Mientras que en las tres regiones se muestrearon la riqueza de especies y densidad de aves, y las características estructurales de los principales elementos del paisaje presentes (bosques conservados, bosques secundarios, matorrales, zonas urbanas, zonas agrícolas, y pastizales ganaderos), solo en Cuitzeo y en Chamela se ha llevado a cabo trabajo de demografía y conducta, y solo en Cuitzeo trabajo de fisiología de aves. El trabajo en Cuitzeo se inició en el 2005 y en Chamela en el 2006, y continúa a la fecha en ambas regiones, mientras que el trabajo de campo en Las Margaritas se llevó a cabo durante el 2007 y 2008. Adicionalmente, hemos llevado a cabo trabajo de campo con aves en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro en la región de la Meseta Purépecha, y la zona de Tzintzuntzan, ambos sitios localizados en el estado de Michoacán de Ocampo.

Métodos de muestreo de aves

Se estudió a las comunidades de aves de todos los sitios de estudio tanto en verano como en invierno, para poder separarlas en sus componentes estacional (residentes reproductivas, migratorias de verano y migratorias de invierno). En cada región se establecieron de 20 a 50 puntos de conteo de radio indefinido en cada tipo de hábitat muestreado (Bibby *et al.*, 2000). El total de puntos de

conteo muestreados varió entre regiones (594 en Cuitzeo, 300 en Chamela y 240 en Las Margaritas). Cada punto de conteo estuvo separado de los otros puntos por una distancia mínima de 250 m para asegurar independencia de datos (Huff *et al.*, 2000). En cada punto se registró a todas las aves vistas u oídas durante un periodo de diez minutos (Ralph *et al.*, 1995; Ralph *et al.*, 1996; Bibby *et al.*, 2000). El tiempo de duración de los puntos fue determinado haciendo curvas de acumulación de detecciones, y magnifica el tiempo de detección de especies nuevas, disminuyendo los riesgos de contar doble a los individuos de aves presentes (Fuller y Langslow, 1984). Los puntos de conteo fueron llevados a cabo en las primeras tres horas después del amanecer (Ralph *et al.*, 1996).

Se utilizaron distanciómetros láser (marca Bushnell, modelo Yardage Pro Scout 6x) para medir de forma precisa la distancia del observador a la posición original donde cada ave fue detectada. Las distancias al punto de detección original fueron utilizadas para determinar densidades de aves por medio de analizar los datos utilizando el programa Distance 5.0 (Thomas *et al.*, 2005). Este programa calcula los cambios de probabilidad de detección de las aves en relación con su distancia al observador, lo que permite estimar el número de aves presentes no detectadas (Buckland *et al.*, 2001). Todos los puntos de conteo fueron llevados a cabo por cinco observadores que recibieron el mismo entrenamiento, y fueron capacitados para generar datos comparables. Adicionalmente se llevó a cabo captura de aves tanto en Cuitzeo como en Chamela con la técnica de redes de niebla y el protocolo estandarizado definido por Ralph *et al.* (1996). Para algunas especies se tomaron muestras de excretas y sangre para determinar su condición fisiológica.

Estudios de fisiología

Para determinar las respuestas de estrés de diferentes especies de aves, se utilizaron muestras fecales para medir concentraciones de corticosterona. Se decidió determinar

concentraciones de corticosterona en excretas porque estas muestras integran el nivel de estrés experimentado por las aves durante el día anterior a su captura, en lugar de representar el estrés generado por la captura y el manejo de las aves (Millspaugh y Washburn, 2004; Touma y Palme, 2005). Para medir el funcionamiento del sistema inmunológico adquirido, se determinaron las concentraciones totales de inmunoglobulinas (Igy, IgM, e IgA) en las mismas aves. Se tomaron muestras de sangre de las aves capturadas, y se analizaron para determinar niveles de inmunoglobulinas utilizando una prueba de ELISA, siguiendo el protocolo descrito por Martínez et al. (2003). Detalles de las metodologías utilizadas para determinar nivel de estrés y respuesta inmune pueden ser encontrados en Chávez-Zichinelli et al. (2010, 2013).

Métodos para evaluación de hábitat

En todos nuestros sitios de estudio se determinó la estructura de cada uno de los hábitats muestreados por medio de medir diferentes elementos de la vegetación y otros elementos como rocas, suelo desnudo y estructuras humanas. Estas variables fueron medidas en parcelas circulares de 25 m de radio, colocadas en los mismos sitios donde se llevaron a cabo los puntos de conteo para aves. Las variables medidas de la vegetación fueron: 1) el número de estratos de la vegetación, 2) la altura promedio de cada estrato (árboles, arbustos y hierbas incluyendo helechos), 3) el porcentaje de cobertura de cada estrato, 4) el porcentaje de suelo desnudo y rocas, 5) los tamaños mínimos y máximos de diámetro a la altura del pecho para los árboles de la parcela, y 6) la composición florística de especies de árboles, y el número de especies de árboles y arbustos (Ralph et al., 1995; Bibby et al., 2000). Adicionalmente se llevó a cabo una medición detallada de las estructuras humanas, y de variables que reflejan la actividad humana y la presencia de depredadores. Estas variables pueden ser consultadas a detalle en MacGregor-Fors y Schondube (2011a) y MacGregor-Fors et al. (2012).

Resultados y discusión

Patrones de riqueza y abundancia de aves en gradientes de intensidad de perturbación

El trabajo con aves en paisajes modificados por actividades humanas fue iniciado midiendo la riqueza y abundancia de aves en diferentes hábitats de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán (ver descripción del sitio en sección de métodos). El trabajo se llevó a cabo durante el verano (junio-agosto) de 2006 y durante el invierno (diciembre-enero) de 2006-2007, con muestreos en los principales hábitats de la cuenca: asentamientos humanos, plantaciones, cultivos, matorrales, pastizales, bosques de encino, bosques mixtos de pino-encino y bosques de coníferas. Se esperaba encontrar que los hábitats con una mayor intensidad de perturbación (asentamientos urbanos, cultivos y pastizales en ese orden) tendrían riquezas de especies y abundancias menores a los hábitats con menor intensidad de perturbación.

Se encontró un total de 126 especies de aves terrestres, de las cuales 91 fueron residentes reproductivas y 35 migratorias que utilizan la zona durante un periodo del año. El número de especies registradas en nuestro trabajo representa el 45% del total de las que han sido reportadas para la cuenca (Villaseñor-Gómez y Villaseñor-Gómez, 2010). La distribución espacial de la riqueza y la abundancia de las aves mostró una relación estrecha con el tipo de hábitat (Fig. 1). Como se esperaba, los hábitats con menor intensidad de perturbación antropogénica, como bosques y matorrales, exhibieron mayores valores de riqueza de especies (~85 y 50, respectivamente) y abundancias (~40 ind./ha) que los hábitats con mayor intensidad de perturbación humana (~20 especies y ~15 y 20 ind./ha en pastizales y zonas de cultivo respectivamente). Sin embargo, nuestras predicciones no se cumplieron en todos los casos. Por ejemplo, las plantaciones de *Eucalyptus* spp., a pesar de ser un hábitat creado por el hombre con poca diversidad estructural y dominado por una o dos especies de árboles exóticos de este género, mostraron valores altos de riqueza y abundancia

(60 especies y 60 ind./ha; Fig. 1). Adicionalmente, en los asentamientos humanos las aves presentaron una mayor riqueza de especies y una mayor abundancia que lo esperado dada la intensidad de la perturbación presente en estos sitios (Fig. 1).

Cuando se comparó la riqueza de especies y las abundancias de aves a nivel de puntos de muestreo entre las zonas urbanas y los hábitats con baja intensidad de perturbación humana (bosques), se encontró que las zonas urbanas presentaron una riqueza 60% menor a la de los bosques; mientras que sus abundancias fueron hasta tres veces mayores (Fig. 2; MacGregor-Fors *et al.*, 2012). Se han reportado resultados similares para ciudades ubicadas en diferentes latitudes y hábitats (matorral desér-

tico, bosques de coníferas, pastizales, bosques de *Eucalyptus*, bosques lluviosos subtropicales y templados, matorrales costeros, y bosques de encino (ver Chace y Walsh, 2006, y trabajos citados en ese estudio). Nuestros resultados indican que este patrón también ocurre en latitudes tropicales, y que por lo tanto puede ser considerado como un patrón global. Este patrón de diversidad cruzado (forma de “X”), en el que la riqueza de especies disminuye y la abundancia de aves se incrementa cuando se comparan hábitats urbanos con hábitats naturales sin perturbación, también puede encontrarse estacionalmente en zonas de cultivo, donde la abundancia de unas pocas especies de aves granívoras se incrementa dramáticamente justo antes de la cosecha (MacGregor-Fors *et al.*, 2012).

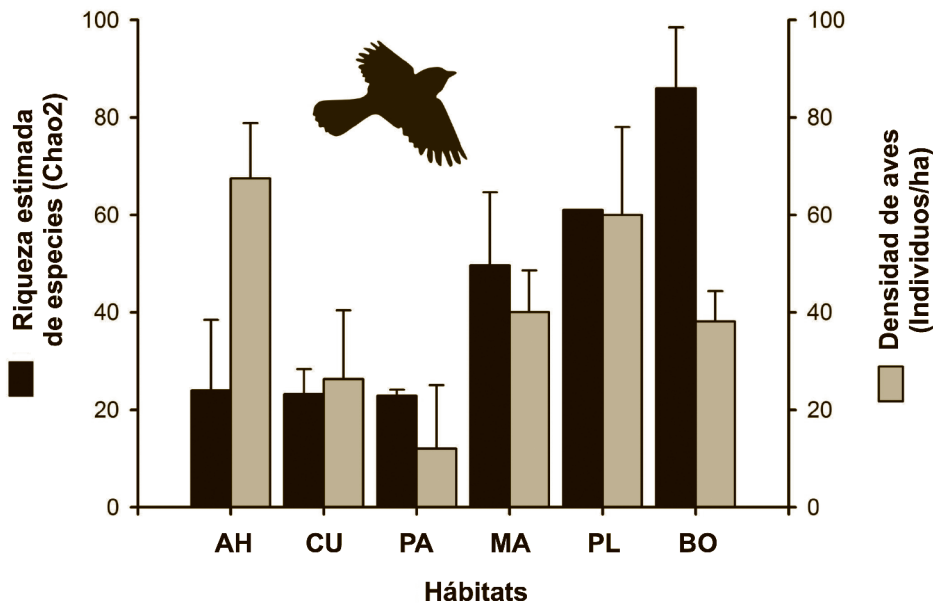


Figura 1. Valores de diversidad (riqueza y abundancia) de las aves registradas en los principales hábitats de la cuenca de Cuitzeo. El patrón de diversidad de aves varió con respecto al tipo de hábitat. Los bosques nativos y matorrales, hábitats en los que la presión antropogénica es menor, mostraron valores altos de riqueza de especies con abundancias intermedias. Para el caso de los hábitats modificados por el hombre, los asentamientos humanos, cultivos y pastizales exhibieron comunidades de aves depauperadas y formadas por una gran cantidad de individuos de unas pocas especies generalistas y oportunistas. Las plantaciones de *Eucalyptus* spp. exhibieron valores altos de riqueza de especies y de abundancia de aves similares a los presentes en los bosques. AH = asentamientos humanos, CU = cultivos, PA = pastizales, MA = matorrales, PL = plantaciones, BO = bosques nativos. Modificado de Schondube *et al.* (2010).

En el caso de las zonas urbanas de la cuenca de Cuitzeo, este patrón de cambios en la riqueza y abundancia de aves en forma de “X” (ver Fig. 2), parece ser causado por: 1) la pérdida de múltiples especies nativas asociada a los cambios en las características del hábitat que genera la urbanización; y 2) la invasión de la ciudad por dos especies exóticas que son agresivas y/o están adaptadas para aprovechar los recursos alimenticios, y sitios de anidación que los humanos generan de forma indirecta en las ciudades (*Passer domesticus* y *Columba livia*). Estas especies se encuentran de manera abundante, y dominan las

comunidades de aves urbanas en esta región, desplazando agresivamente a especies nativas (MacGregor-Fors *et al.*, 2010a). Nuestros resultados indican que la mayoría de las especies nativas en el área son incapaces de invadir y sobrevivir dentro del hábitat urbano como sugiere Emlen (1974), y generalmente se comportan solo como especies adaptables a ambientes suburbanos (siguiendo la clasificación de Blair, 1996). Esto es particularmente importante en las aves migratorias de invierno, grupo donde muy pocas especies son capaces de utilizar el hábitat urbano para invernar (MacGregor-Fors *et al.*, 2010b).

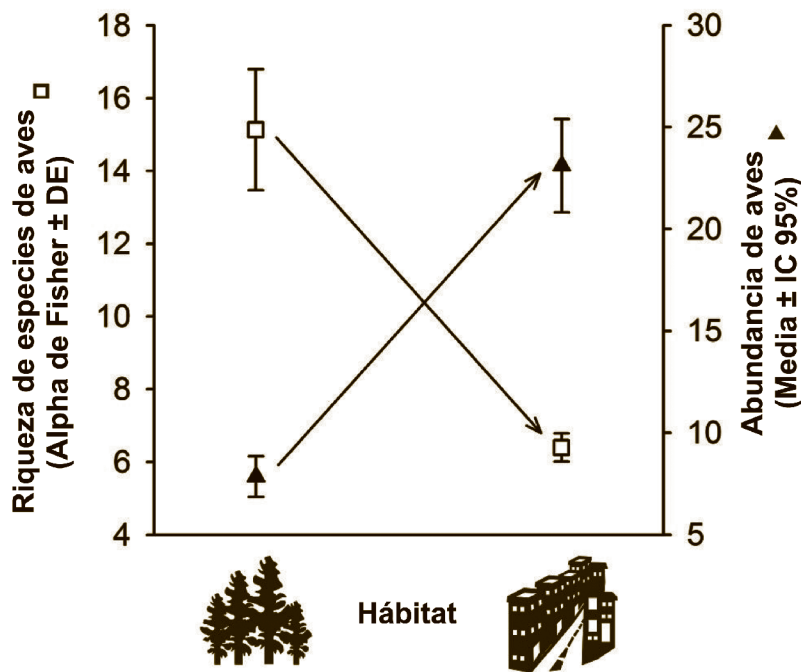


Figura 2. Patrón “X” de la diversidad de aves causado por la conversión de bosques a zonas urbanas en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. La riqueza de especies fue mayor en los hábitats originales (bosques) que en las zonas urbanas. Las abundancias de las aves fueron un orden de magnitud mayores en los asentamientos urbanos que en los hábitats naturales. Cuadros representan riqueza de especies, triángulos representan abundancias. Las flechas indican la dirección del cambio en la riqueza de especies y la abundancia de aves, generada por la conversión de los bosques a zonas urbanas. Modificado de MacGregor-Fors *et al.* (2012).

Estos resultados muestran que la predicción generada sobre la respuesta de las aves a la intensidad de la perturbación fue incorrecta en el caso de los asentamientos humanos. Los hábitats

urbanos, a pesar de ser estructuralmente muy diferentes al hábitat original que remplazaron en nuestra zona de estudio (bosques mixtos de pino-encino), presentaron una mayor riqueza

de especies de aves que los cultivos, y abundancias muy altas (Schondube *et al.*, 2010; MacGregor-Fors *et al.*, 2012). Esto puede explicarse utilizando dos hipótesis no excluyentes: 1) la intensidad de la perturbación (grado de diferencia entre el hábitat original y el perturbado) no es el principal factor que determina la composición y estructura de las comunidades de aves en paisajes dominados por actividades humanas (Schondube *et al.*, 2010); y/o 2) los elementos estructurales de las zonas urbanas, a pesar de ser muy diferentes de los de los hábitats nativos, pueden funcionar como sustitutos de estos, permitiendo la entrada de especies que no se esperaría encontrar dentro de hábitats con una alta intensidad de perturbación antrópica (MacGregor-Fors y Schondube, 2011).

Mientras que los datos de riqueza de especies y abundancias de aves por sí mismos no reflejan claramente el efecto de la intensidad de la perturbación por actividades humanas sobre las comunidades de aves, el uso de curvas de rango/abundancia para describir la relación entre estas dos variables, es una herramienta muy potente para determinar las respuestas de comunidades de aves ante las actividades humanas (MacGregor-Fors y Schondube, 2012; Maya-Elizarras y Schondube, 2015a y b). Estas curvas, conocidas también como gráficas de Whittaker (Magurran y McGill, 2011), sintetizan en un gráfico la información relativa al número de especies y a su distribución de abundancias en el conjunto de la comunidad. Estos gráficos se pueden interpretar como representaciones de la repartición de recursos en una comunidad, y pueden ser analizados como abstracciones de la estructura de las comunidades, donde la pendiente nos indica el grado de equitatividad/dominancia en el uso de los recursos por las diferentes especies (Whittaker, 1965). La estructura de las comunidades de aves de los diferentes hábitats muestreados en la cuenca de Cuitzeo, muestra una importante diferencia en la pendiente de la curva de rango abundancia entre sitios sin perturbación, con

baja y con alta intensidad de perturbación (MacGregor-Fors *et al.*, 2012), siendo mayor la pendiente (mayor dominancia en el uso de los recursos) en los hábitats con una mayor intensidad de perturbación como los ambientes urbanos.

Patrones de riqueza y abundancia de aves en diferentes regiones de México

Para determinar si los patrones de respuesta de las aves a la perturbación humana que encontramos en la cuenca de Cuitzeo pueden ser generalizados a otros sitios, o son el reflejo de las condiciones específicas de esa región del centro del país, se decidió llevar a cabo muestreos similares en otras dos regiones de México. El trabajo se enfocó en la zona de Chamela, Jalisco, y en la región de Las Margaritas, Puebla (ver descripción de los sitios de estudio en la sección de métodos; Fig. 3). Chamela es una zona de baja altitud, cubierta por bosque tropical seco, mientras que Las Margaritas hay un mayor rango altitudinal, mayor precipitación y dominan los bosques tropicales lluviosos y mesófilo de montaña. Por lo que se compararon tres regiones localizadas a una latitud similar, con condiciones biogeográficas contrastantes (bosques templados subtropicales de montaña, bosques tropicales secos, y bosques tropicales húmedos), y se determinó si la perturbación humana tiene efectos similares en regiones geográficas con diferentes condiciones ambientales. En las tres regiones se estudió a las comunidades de aves de bosques maduros, bosques jóvenes, matorrales generados por sucesión secundaria después de la perturbación humana, cultivos, pastizales ganaderos y zonas urbanas (Fig. 3).

El análisis de los datos generados en los paisajes de las tres regiones indica que la riqueza de especies se incrementa en hábitats que presentan una mayor complejidad estructural de la vegetación, y menor actividad humana (Fig. 3). La riqueza de especies de aves fue mayor en bosques maduros y bosques jóvenes que en los demás hábitats. Adicionalmente, los bosques

jóvenes mostraron valores de riqueza un poco mayores a los de los bosques maduros. Esto es el resultado de la presencia de especies, tanto de bosques conservados como de zonas perturbadas dentro de este hábitat, y resalta el valor de los bosques secundarios para la conservación de la biodiversidad en zonas tropicales (Harvey *et al.*, 2008; Melo *et al.*, 2013; Carrara *et al.*, 2015). Los matorrales presentaron riquezas intermedias, y no difirieron estadísticamente de los valores de riqueza de especies presentes en los cultivos, y pastizales. En Chamela, los valores de riqueza de especies de aves de las zonas urbanas fueron bajos, y diferentes a los presentados por los matorrales, cultivos y pastizales (Fig. 3). Cabe resaltar la gran varia-

ción de los datos de riqueza de especies para algunos de los hábitats (ver Fig. 3). Esta variación en el número de especies que utilizan los diferentes hábitats es generada por el acomodo de los parches de hábitat en el paisaje. Por ejemplo, sitios de cultivo adyacentes a parches de bosques maduros, presentaron una mayor riqueza, que aquellos cercanos a pastizales ganaderos. Estos patrones han sido descritos en el pasado en múltiples estudios (ver Fahrig, 2003, y trabajos citados en esa revisión), indicando la importancia que puede tener el acomodo de diferentes actividades humanas en el paisaje para conservar a un mayor número de especies (Dauber *et al.*, 2003; Fahrig *et al.*, 2011; Carrara *et al.*, 2015).

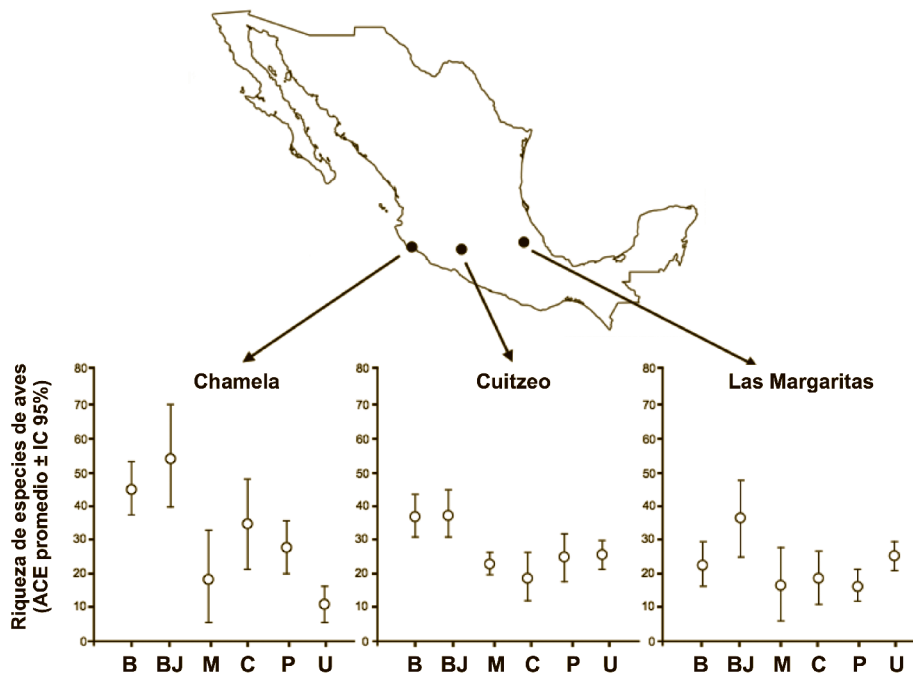


Figura 3. Patrones de riqueza de especies de aves en tres regiones de México con diferentes características biogeográficas: Chamela (bosque tropical seco), Cuitzeo (bosques subtropicales de montaña), y Las Margaritas (bosques tropicales húmedos/bosque mesófilo de montaña). Los patrones fueron similares para los diferentes hábitats de las tres regiones, con los bosques maduros (B) y los bosques jóvenes (BJ) mostrando mayores valores de riqueza de especies que los hábitats modificados por actividades humanas (matorrales - M; cultivos - C; pastizales ganaderos - P; y zonas urbanas - U). La gran variación de los valores de riqueza de especies en algunos de hábitats es causada por el acomodo de los parches de hábitat en el paisaje, con parches cercanos a zonas de baja perturbación presentando mayores valores de riqueza.

Las abundancias de las aves (ind./ha) difirieron entre todos los hábitats de las tres regiones, con los sitios perturbados por actividades humanas presentando mayores abundancias que los hábitats con menor intensidad de perturbación humana (MacGregor-Fors y Schondube, 2011a; MacGregor-Fors *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015a). La estructura de comunidades obtenida de las curvas de rango abundancia también difirió entre hábitats, siendo las comunidades de los bosques maduros y bosques jóvenes más equitativas que las de los demás hábitats en las tres regiones. Los matorrales mostraron valores de equitatividad intermedios entre los bosques maduros y jóvenes, y los hábitats con mayor intensidad de perturbación antrópica (cultivos, pastizales y zonas urbanas). Esto sugiere que la diferencia en la estructura del hábitat que existe entre sitios abiertos y de vegetación herbácea y los bosques, es uno de los factores que determina la estructura de las comunidades de aves, pudiéndose recuperar comunidades complejas de aves por medio de restaurar los estratos arbóreo y arbustivo (Marzluff y Ewing, 2001; Ortega-Álvarez *et al.*, 2013).

Un análisis de grupos funcionales para los paisajes de las tres regiones indicó que las aves asociadas con hábitats nativos maduros y no perturbados (bosques; principalmente especies frugívoras, nectarívoras y algunas especies de insectívoras) se ven afectadas de forma negativa en su riqueza y abundancia por la perturbación humana de sus hábitats (Fig. 4; MacGregor-Fors y Schondube, 2011a; MacGregor-Fors *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015a). Las especies presentes en hábitats con una mayor intensidad de perturbación antropogénica pueden ser separadas en dos grupos asociados a la complejidad estructural del hábitat: especies que utilizan zonas urbanas y matorrales siendo representadas por especies insectívoras y omnívoras, y las especies de zonas agrícolas y pastizales agrupándose en los

gremios de granívoras e insectívoras aéreas (Fig. 4; MacGregor-Fors y Schondube, 2011a; MacGregor-Fors *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015a).

Nuestros resultados muestran que la transformación de hábitats nativos a campos de cultivo, pastizales ganaderos y/o zonas urbanas tiene un fuerte impacto en la diversidad de las comunidades de aves. Estos resultados son consistentes con otros estudios llevados a cabo en zonas tropicales, indicando que la riqueza de especies es significativamente menor en ambientes modificados por actividades humanas que en hábitats conservados, y que la abundancia de unas pocas especies se incrementa dramáticamente en ambientes perturbados, generando comunidades fuertemente dominadas (Daily *et al.*, 2001; Chace y Walsh, 2006; Mahood *et al.*, 2012; Aronson *et al.*, 2014). La similitud que encontramos en las respuestas de las aves a la perturbación humana en zonas con importantes diferencias biogeográficas indica que, independientemente de las condiciones ambientales, las comunidades de aves responden de forma similar a la perturbación causada por actividades humanas en diferentes regiones de México (MacGregor-Fors y Schondube, 2011a; MacGregor-Fors *et al.*, 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015a).

Factores que explican los patrones de riqueza y abundancia de aves en paisajes modificados por actividades humanas

Los patrones de riqueza de especies, abundancia, y estructura de las comunidades de aves en los diferentes hábitats, pueden ser explicados por factores tanto extrínsecos como intrínsecos a las aves. Los principales factores extrínsecos incluyen los recursos presentes y las características estructurales del hábitat, y las condiciones fisiográficas y climáticas de la región (Cody, 1985; Hutto, 1985). Mientras que los factores intrínsecos son las características propias de las diferentes especies de aves,

como su morfología, fisiología y conducta, las cuales moldean sus historias de vida y sus respuestas a los factores extrínsecos (Wikelski y Cooke, 2006; Schondube, 2012). En nuestros estudios no se midió la disponibilidad de recursos clave como el alimento y los sitios de anidación; sin embargo, se evaluó el hábitat a través de medir sus elementos estructurales, las condiciones climatológicas y los tamaños

de parche. Adicionalmente, hemos llevado a cabo estudios sobre las respuestas fisiológicas de algunas especies de aves (Chávez-Zichinelli *et al.*, 2010, 2013), y la conducta tanto de especies particulares (MacGregor-Fors *et al.*, 2011a) como de todos los miembros de varias comunidades para determinar sus respuestas individuales a la perturbación humana (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015b).

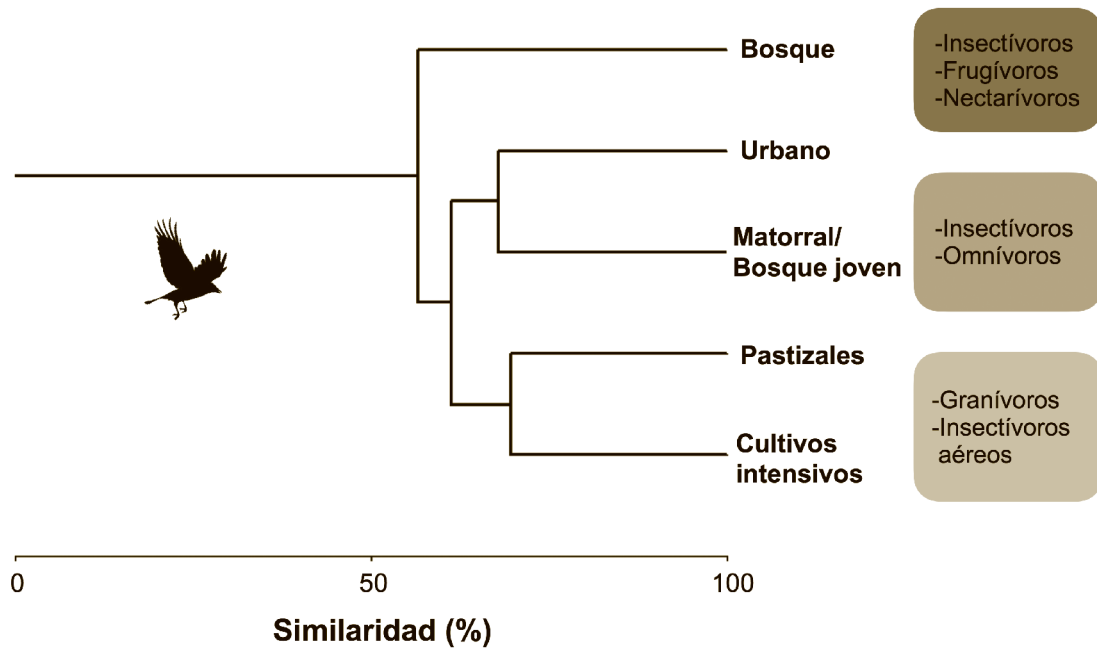


Figura 4. Agrupación de los hábitats de la cuenca de Cuitzeo basada en la diversidad funcional de sus comunidades de aves. Un análisis de agrupación multivariado de Bray-Curtis, ponderado por la riqueza y abundancia de especies, muestra que el hábitat menos perturbado por actividades antropogénicas (bosques maduros) se separa de los demás hábitats y presenta una mayor diversidad de grupos funcionales. Los hábitats con mayor intensidad de perturbación humana formaron dos grupos relacionados con su complejidad estructural. Las zonas urbanas y matorrales/bosques jóvenes que son estructuralmente más complejas presentando aves principalmente insectívoras y omnívoras, mientras que los hábitats abiertos (cultivos y pastizales) fueron dominados por aves granívoras e insectívoras aéreas). En las tres regiones de estudio se encontraron patrones similares.

Los datos obtenidos en las tres regiones del país muestran una relación positiva entre diferentes características del hábitat (*e.g.*, cobertura arbórea, riqueza de especies de árboles, altura máxima de los árboles, el diámetro a la altura del pecho, y el área basal) y la riqueza de especies y diversidad funcional de las aves.

Esto es similar a lo encontrado por otros estudios que muestran una relación positiva entre la riqueza de especies de aves y la cobertura y riqueza de especies de árboles (Hughes *et al.*, 2002; Harvey *et al.*, 2006; Douglas *et al.*, 2013). El papel de los árboles para mantener la diversidad taxonómica y funcional de las aves, se

vuelve crucial, sobre todo cuando las actividades humanas reducen la cobertura y la riqueza de especies de árboles en el paisaje (Culbert *et al.*, 2013). Por otro lado, cuando hay un estrato arbóreo dominando un hábitat, tanto la cobertura de arbustos, como la cobertura y altura del estrato herbáceo son los factores

que mejor explican la riqueza de especies de aves y su diversidad funcional. Curiosamente, cuando se analizaron las abundancias considerando toda la comunidad de aves, no hubo patrones claros sobre los elementos del hábitat que están controlando las abundancias en los diferentes hábitats muestreados.

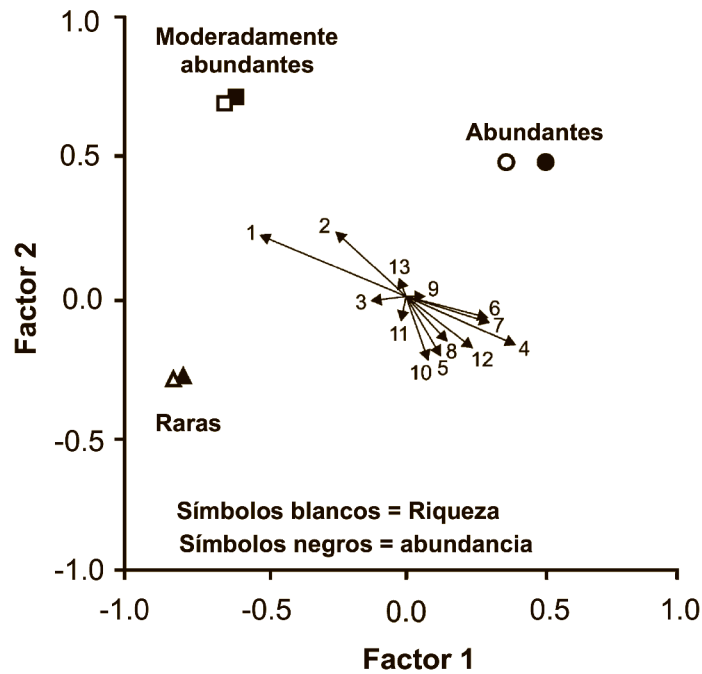


Figura 5. Resultados de un análisis de correspondencia relacionando los elementos del hábitat urbano y la riqueza y abundancia de especies dentro de diferentes categorías de abundancia en asentamientos urbanos. Las flechas en el centro del gráfico representan la intensidad de la relación (longitud) y la dirección del efecto de cada factor (punta de la flecha). La riqueza y abundancia de especies raras dentro de asentamientos urbanos están relacionadas con la cobertura de árboles y arbustos. 1 = cobertura arbórea, 2 = cobertura arbustiva, 3 = altura mínima del estrato herbáceo, 4 = cobertura de construcciones, 5 = número de postes de electricidad/teléfono, 6 = número de cables de electricidad/teléfono, 7 = número de puertas, 8 = número de farolas, 9 = máxima altura de los edificios, 10 = número de para-rayos, 11 = número de perros, 12 = peatones/min, 13 = coches/min. Modificado de MacGregor-Fors y Schondube (2011a).

Aunque esta aproximación, que utiliza a toda la comunidad de aves, ofrece información importante para entender cuáles elementos del hábitat controlan la diversidad de aves, su aplicabilidad para el manejo y la conservación es limitada. Este método genera información sobre que elementos del hábitat son ne-

cesarios para aumentar la riqueza de especies, pero no ofrece información sobre como se afectan especies particulares, lo que es un problema en comunidades dominadas por unas pocas especies de aves que controlan el uso de los recursos. Para solucionar esto, se decidió realizar nuevos análisis separando a las aves

por grupos de abundancia: abundantes, moderadamente abundantes y raras (Fig. 5). Estos nuevos análisis indican que los grupos de aves en las diferentes categorías de abundancia responden de forma diferente a los elementos del hábitat, permitiéndonos conocer que elementos del hábitat deben ser cambiados para modificar las abundancias de diferentes espe-

cies y modificar la estructura de la comunidad de aves (Fig. 3; MacGregor-Fors y Schondube, 2011b). Aunque los datos que presentamos en la figura son para aves en asentamientos urbanos, hemos encontrado resultados similares para otros hábitats, lo que nos permite generar recomendaciones de manejo para grupos de especies particulares.

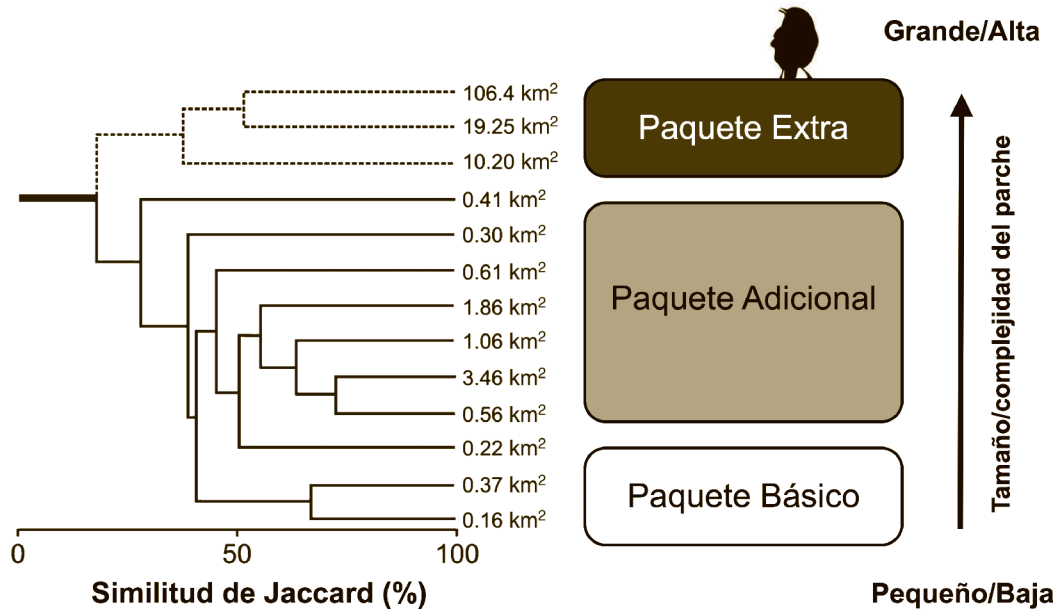


Figura 6. Un análisis multivariado de agrupación revela la existencia de dos grupos de especies de aves asociadas al tamaño de las zonas urbanas. El primer grupo (líneas sólidas), que se encuentra en asentamientos humanos de tamaño pequeño e intermedio, puede a su vez dividirse en dos: 1) un “paquete básico” que se encuentra únicamente en los asentamientos humanos más pequeños, y 2) un “paquete adicional” en el cual se incluyen nuevas especies conforme el tamaño de las zonas urbanas aumenta. El segundo grupo, al cual nombramos como el “paquete extra” esta representado por especies que solo están presentes en asentamientos humanos de tamaño grande (10.2–106.4 km²; líneas punteada) que no se comparten con los asentamientos pequeños y medianos. Hemos encontrado agrupaciones similares para parches de otros tipos de hábitats modificados por actividades humanas, sin embargo los tamaños de los parches de hábitat varían para cada tipo de hábitat. Modificado de MacGregor-Fors *et al.* (2011c).

Un segundo factor extrínseco que exploramos fue el tamaño de parche de hábitat (Fig. 6). Aunque las relaciones especies-área han sido ampliamente estudiadas en el pasado (ver MacArthur y Wilson, 1963; MacArthur y Levins, 1967; Rosenzweig, 1995, entre otros), esta relación ha sido poco estudiada en parches de hábitat modificados por actividades hu-

manas, y era desconocida para asentamientos humanos. Nuestros estudios muestran que las relaciones especies-área ocurren para las comunidades de aves que habitan asentamientos urbanos de diferentes tamaños, y que la forma en que la riqueza de especies se relaciona con el tamaño del parche de hábitat es diferente en asentamientos humanos y otro tipo de hábitats

modificados por actividades humanas. Siendo requeridos parches de menor tamaño para alcanzar la riqueza total en asentamientos urbanos, que en otros tipos de hábitat (12.59 km² y 28.71 km² son los tamaños necesarios de parches para alcanzar máxima diversidad en zonas urbanas y zonas de matorral respectivamente; MacGregor-Fors *et al.*, 2011c).

Asociados al tamaño de parche, encontramos importantes cambios en la composición de las comunidades de aves (Fig. 6). Con ayuda de análisis de agrupamiento multivariados se descubrió la existencia de tres “paquetes” de especies asociados a parches de hábitat de tamaños pequeños, intermedios y grandes. Se nombró “paquete básico” a la agrupación de especies que se encuentra únicamente en parches de tamaño pequeño, “paquete adicional” a la agrupación de especies presente en los parches de hábitat de tamaño intermedio, y “paquete extra” a la agrupación de especies que solo encontramos en parches grandes (Fig. 6). El “paquete básico” y el “paquete extra” están conformados por especies especialistas de condiciones de hábitat, que solo se encuentran en los parches pequeños (perturbación extrema/poca complejidad del hábitat) o en los parches grandes (perturbación mínima o ausente/alta complejidad del hábitat). Mientras el “paquete básico” esta conformado principalmente por especies muy resistentes a la perturbación, con dietas insectívoras y granívoras que anidan principalmente en árboles, arbustos, cavidades y edificios; el “paquete extra” contiene especies que resisten menos la perturbación y que pertenecen a todos los gremios tróficos (frugívoras, nectarívoras, carnívoras, omnívoras e insectívoras), aunque la mayoría de ellas son insectívoras. Finalmente, el “paquete adicional” esta formado por especies generalistas de hábitat, que presentan una gran plasticidad para alimentarse de diferentes fuentes, que tienden a utilizar el suelo y la vegetación para anidar, y que presentan respuestas de estrés bajas ante la perturbación humana (MacGregor-Fors *et al.*, 2011c; Chávez-Zichinelli *et al.*, 2013).

Las respuestas fisiológicas de las especies a la perturbación son claves para entender la capacidad de una especie para sobrevivir en un hábitat con perturbación antropogénica (Gill, 2007), y permiten comprender la presencia de distintas especies dentro de gradientes de intensidad de perturbación (Fig. 7; Chávez-Zichinelli *et al.*, 2010, 2013). Para ver la relación entre las características fisiológicas y la capacidad de diferentes especies para sobrevivir en hábitats con una alta intensidad de perturbación se eligieron como modelos de estudio a tres especies: un especialista de sitios perturbados con presencia de elementos urbanos (*Passer domesticus*), y dos especies que se encuentran dentro de un gradiente de perturbación, desde sitios urbanos, hasta zonas con baja perturbación humana (*Melospiza fusca* y *Columbina inca*; Fig. 7). En las tres especies se midieron las concentraciones de corticosterona como una medida de estrés, e inmunoglobulinas como un indicador del funcionamiento de su sistema inmunológico. Estas dos variables fueron relacionadas para determinar si el estrés que presentaban era de tipo agudo o crónico. Las respuestas de estrés son adaptativas, y ocurren regularmente sin tener costos negativos para el organismo, sin embargo, cuando el estrés es alto y continuo, las altas concentraciones de corticosterona pueden reducir la producción de células B, lo que genera una reducción en la síntesis de inmunoglobulinas y una reducción de la respuesta inmune (Vleck *et al.*, 2000; Royo *et al.*, 2004). Nuestros estudios con *P. domesticus*, muestran niveles de estrés que no difieren entre zonas urbanas con diferentes niveles de actividad humana, tipo de uso de suelo o contaminantes. Sin embargo, individuos de esta especie mostraron señales de estrés crónico en condiciones donde había poca comida, lo que sugiere una alta capacidad de esta especie para adaptarse a la perturbación humana cuando el alimento es abundante (Chávez-Zichinelli *et al.*, 2010).

El estudio llevado a cabo con *Melospiza fusca* y *Columbiga inca* en un gradiente de perturbación (sitios urbanos, campos de cultivo y bosques), mostró que ambas variables fisiológicas variaron según la especie y el hábitat. En ambas especies, la concentración de corticosterona fue mayor en los cultivos, mientras que sus concentraciones de inmunoglobulinas fueron variables. Solo *M. fusca* mostró inmunosupresión causada por estrés dentro de la zona urbana, indicando que 30% de los individuos de esta especie presentan estrés crónico en este hábitat (Fig. 7). Además, *M. fusca* exhibió valores menores de condición corporal en la zona urbana, apoyando la hipótesis de que esta especie es fisiológicamente vulnerable en este hábitat. Aunque se esperaba que la densidad de ambas especies fuera mayor en zonas urbanas debido a la gran cantidad y predictibilidad de recursos, se encontró una menor densidad de *M. fusca*, sugiriendo que las variables de hábitat que afectan la fisiología de esta especie pueden también afectar sus tamaños poblacionales. Estos resultados indican que una proporción importante de los individuos de *M. fusca* en la zona urbana tienen limitaciones fisiológicas, mientras que *C. inca* parece tener una respuesta fisiológica apropiada, a pesar de presentar valores menores de condición corporal dentro de la zona urbana (Chávez-Zichinelli *et al.*, 2013).

Adicionalmente a los factores ya mencionados, se encontró que la falta de sitios de anidación y falta de sitios de descanso y alimentación (López-Muñoz, 2015; Maya-Elizarrarás, 2017), la depredación y parasitismo de nidos (López-Flores *et al.*, 2009), la depredación de individuos adultos (MacGregor-Fors y Schondube 2011a; Valenzuela, 2014), y la presencia de especies invasoras, tanto nativas (MacGregor-Fors *et al.*, 2009), como exóticas (MacGregor-Fors *et al.*, 2010a; MacGregor-Fors *et al.*, 2011b), y la supervivencia de los individuos (Ruíz-Gutiérrez *et al.*, 2012) son factores importantes que determinan que una especie sea

capaz de establecer y mantener poblaciones en ambientes modificados por actividades humanas. Sin embargo, por falta de espacio, estos temas no serán tratados en este capítulo.

Utilidad de esta información para manejar comunidades de aves en paisajes modificados por actividades humanas

La información obtenida sobre los factores que afectan los patrones de riqueza de especies, abundancias de aves y la estructura de sus comunidades puede ser aplicada para el manejo de comunidades de aves en los hábitats presentes en paisajes modificados por actividades humanas. Aunque el trabajo que ha sido realizado por nuestro grupo en este tema es aun incipiente, se tienen resultados prometedores. Un ejemplo de ello es el estudio donde se comparó la riqueza de aves de remanentes de bosque, campos agrícolas abandonados, zonas alteradas por la erupción del volcán Parícutín, plantaciones y sitios sometidos a procesos de restauración ecológica en Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán (Fig. 8; Ortega-Álvarez *et al.*, 2013). En las zonas de restauración, a diferencia de las plantaciones, no solo se añadieron árboles, sino también una leguminosa arbustiva pionera (*Lupinus elegans*), que además de ser nodriza de algunas especies arbóreas (Blanco-García *et al.*, 2011), favorece el establecimiento de diversas especies del sotobosque y mejora las condiciones del suelo (Díaz-Rodríguez *et al.*, 2012). Se encontró que las comunidades de aves difieren entre sitios ubicados en el mismo paisaje en función de la historia ambiental de cada sitio, y de la estrategia de manejo actual. Los sitios restaurados tuvieron comunidades de aves similares a las de los bosques, siendo estas más equitativas y heterogéneas (tanto en términos funcionales como taxonómicos) que las de los sitios reforestados donde no se establecieron elementos de sotobosque, o que los terrenos agrícolas abandonados (MacGregor-Fors *et al.*, 2010; Ortega-Álvarez *et al.*, 2013).

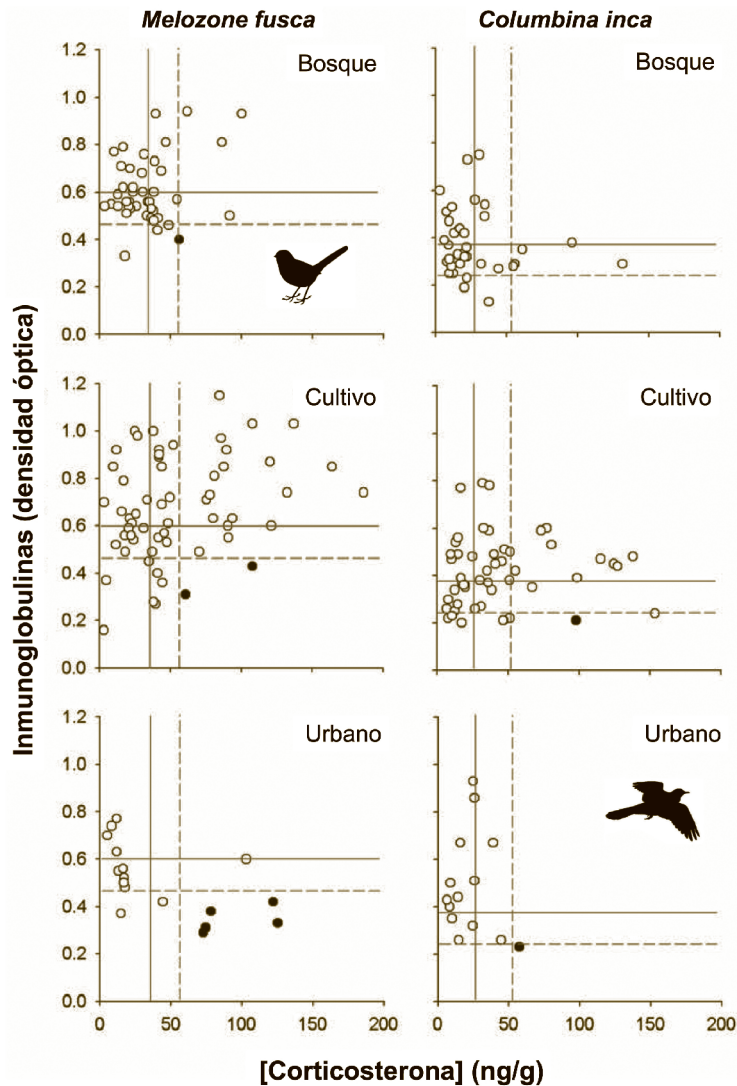


Figura 7. Para determinar el estado fisiológico de *Melospiza fusca* y *Columbina inca* en diferentes hábitats, determinamos la relación entre la concentración de corticosterona en excretas e inmunoglobulinas en sangre. Las líneas solidas representan los valores basales para ambas especies en condiciones de baja perturbación humana; las líneas punteadas representan la desviación estándar de ese valor. Los círculos blancos representan a los individuos en buen estado fisiológico. Los círculos negros representan individuos con valores de corticosterona mayores, y valores de inmunoglobulinas menores a lo esperado, lo que sugiere alteraciones fisiológicas asociadas a estrés crónico que pueden afectar negativamente la supervivencia de los individuos. 30% de los individuos de *M. fusca* en la zona urbana presentaron un estado fisiológico negativo, lo que no ocurrió para *C. inca*. Modificado de Chávez-Zichinelli *et al.* (2013).

Los resultados obtenidos muestran que un buen manejo del hábitat, donde se logra establecer una mayor complejidad estructural de la vegetación, y una mayor diversidad vegetal, permite una rápida recuperación de las comunida-

des de aves. Este resultado está asociado con la historia y configuración de la zona de estudio, la cual cuenta con una matriz boscosa extensa que es manejada con fines de extracción de madera bajo un esquema de manejo sustentable, y donde

los sitios perturbados representan una fracción del área total. Lo que genera una relación entre el efecto de la perturbación sobre la vegetación en términos de su estructura y diversidad, y la diversidad de las comunidades de aves.

En contraste, en otro sitio del estado de Michoacán, Tzintzuntzan, que es un pueblo en la riva del lago de Pátzcuaro donde el paisaje se encuentra mucho más fragmentado, la restauración de hábitat para aves es más compleja. En este sitio,

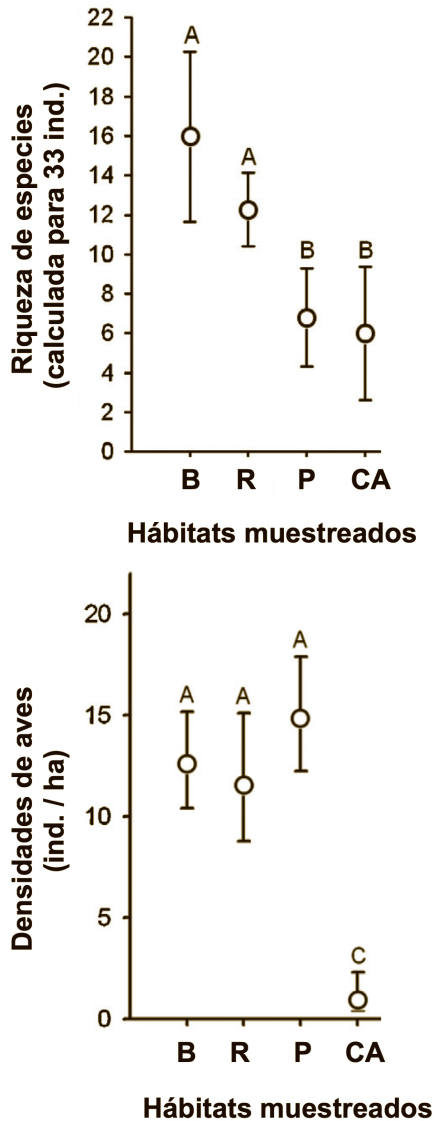


Figura 8. Riqueza de especies (estimación estadística obtenida de curvas de rarefacción) y densidades de aves (medias \pm IC del 95%) para diferentes hábitats en la zona de San Nicolás, dentro de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. El favorecer la complejidad de la comunidad vegetal, en este caso a través de sembrar una especie arbustiva con diversas funciones ecológicas, permite que la comunidad de aves sea comparable a la de los remanentes de bosque, el cual es diferente a las presentes en ambientes simplificados como las plantaciones o las zonas de cultivo. Las letras colocadas arriba de los valores para cada hábitat indican diferencias estadísticas. B - bosque conservado; R - zona restaurada; P - plantación de pinos; CA - cultivos abandonados. Modificada de Ortega-Álvarez *et al.* (2013).

en lugar de tomar una aproximación de restauración ecológica, se decidió llevar a cabo un proyecto de rehabilitación ambiental al establecer manchones de una planta nativa (*Salvia fulgens*) que proporciona alimento para las diferentes especies de colibríes de la zona. Añadir una sola especie de arbusto permitió atraer a varias especies de estas aves a sitios de donde se encontraban prácticamente ausentes, en este caso la Zona Arqueológica de Tzintzuntzan. Este caso ilustra el potencial de recuperar parcialmente algunas de las redes de interacciones que dependen de las aves en sitios urbanos y otros hábitats modificados por actividades humanas, donde las consideraciones culturales son fundamentales (Barajas-Arroyo, 2016).

Conclusiones

Las principales conclusiones del trabajo de 12 años con comunidades de aves en ambientes modificados por actividades humanas llevados a cabo por nuestro grupo de investigación muestran:

- 1) Que las aves responden más a la complejidad del hábitat y al tamaño de parche que a la intensidad de la perturbación, y que estas respuestas están asociadas a las capacidades fisiológicas y plasticidad conductual de las especies.
- 2) Los patrones de diversidad que encontramos para las aves en hábitats con diferentes niveles de intensidad de perturbación antrópica, se repitieron en diferentes regiones del país, indicando que existen respuestas comunes de diferentes comunidades a la actividad humana.
- 3) Mientras que solo unas pocas especies de aves funcionan como bioindicadoras de la perturbación humana, indicándonos cuando hay baja o alta perturbación, la estructura de las comunidades de aves nos permite entender el nivel perturbación de un sistema, sin importar las especies presentes dentro de la comunidad. Permitiéndonos detectar los efectos de las actividades humanas, incluso cuando no son muy evidentes.
- 4) Dentro de los elementos de hábitat que afectan la riqueza de especies y abundancia de las aves, la riqueza de especies de árboles y la cobertura arbórea son importantes para mantener la riqueza de especies de aves cuando la perturbación genera hábitats abiertos, y los elementos del sotobosque son cruciales para mejorar condiciones de hábitat en plantaciones, huertas y e incluso bosques que han sufrido diversas actividades humanas como la extracción moderada de madera, extracción de resina, y/o ganadería.
- 5) El tamaño de parche y su complejidad determinan la composición de paquetes de especies presenten en los parches de hábitat.
- 6) Entender las respuestas de grupos de especies de aves ante los cambios en su hábitat es crucial para poder generar planes de manejo, restauración y conservación. Generar cambios en comunidades dominadas por unas pocas especies es posible por medio de conocer las respuestas individuales de las especies dominantes o suprimidas, y utilizar esta información para modificar el hábitat de forma adecuada para beneficiar a nuestro grupo blanco. Para esto es necesario conocer lo mejor posible a las especies, por lo que se hace un llamado a documentar la historia natural del mayor número de especies Mexicanas, ya que hay poca información disponible sobre ellas.
- 7) Cambios en el hábitat a través de actividades de restauración ambiental, que incrementan la diversidad de la comunidad vegetal, pueden ser eficientes para modificar la estructura de las comunidades de aves, permitiéndonos recuperar la biodiversidad de las aves en paisajes modificados por actividades humanas.

Agradecimientos

Los autores de este capítulo deseamos agradecer a nuestras instituciones de adscripción por todo el apoyo institucional recibido, en particular a la UNAM donde se llevaron a cabo los diferentes proyectos. Fondos para obtener los resultados incluidos en este artículo fueron generados por los proyectos PAPIIT DGAPA-UNAM IN228007 y IN212216 otorgados a JES, y los Macroproyectos-UNAM “Manejo de ecosistemas y desarrollo humano” y “Producción sostenible de hatos de cría en pastoreo” donde participaron JES, CCZ, IMF, EME, y LMP. RLC agradece a CONACyT por el apoyo a

través del proyecto SEMARNAT-2002-C01-0760. Deseamos agradecer especialmente a la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro y al INAH por todo su apoyo para desarrollar los proyectos de restauración mencionados en este capítulo. Finalmente, JES agradece al proyecto CONACyT 271845 (Red Temática Biología Manejo y Conservación de Fauna Nativa en Ambientes Antropizados) por el apoyos recibidos para la presentación de este trabajo como ponencia magistral en el II Congreso sobre Manejo y Conservación de Fauna en Ambientes Antropizados y su posterior publicación en este libro.

Literatura citada

- Altman, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49:227-265.
- Aronson, M. F. J., F. A. La Sorte, C. H. Nilson, M. Katti, M. a. Goddard, C. A. Lepczyk, P. A. Warren, N. S.G. Williams, S. Cilliers, B. Clarkson, C. Dobbs, R. Dolan, M. Hedblom, S. Klotz, J. L. Kooijmans, I. Kühn, I. MacGregor-Fors, M. McDonnell, U. Mörtberg, P. Pysek, S. Siebert, J. Sushinsky, P. Werner y M. Winter. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences*, 281:20133330.
- Barajas, A., M. 2016. Forrajeo de colibríes en manchones de *Salvia fulgens* con distintas densidades florales en una restauración bio-cultural en Tzintzuntzan, Michoacán. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 86 pp.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey y E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471:51-57.
- Blair, R.B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6:506-519.
- Blanco-García, A., C. Sáenz-Romero, C. Martorell, P. Alvarado-Sosa y R. Lindig-Cisneros. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering*, 37:994-998.
- Bocco, G.E., E. López-Granados y M. E. Mendoza. 2012. La investigación ambiental en la Cuenca del Lago de Cuitzeo: una revisión de la bibliografía publicada. Pp. 317-345. En Bravo, M. E., G. C. Barrera, M. E. Mendoza, J. T. R. Saénz, F. J. Bahena, y R. M. Sánchez (Eds.), *Contribuciones para el desarrollo sostenible de la Cuenca del Lago de Cuitzeo*, Michoacán. INIFAP Campo experimental Uruapan, UNAM-Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental. Morelia, México.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Laake, D. L. Borchers y L. Thomas. 2004. *Advanced distance sampling*. Oxford University Press. Oxford, 434 pp.
- Bullock, S. H. y J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica*, 22:22-35.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill y D. H. Mustoe. 2000. *Bird Census Techniques*. 2nd edition. Academic Press. Londres, 302 pp.
- Camacho, C., S. Palacios, P. Sáez, S. Sánchez y J. Potti. 2014. Human-induced changes in landscape configuration influence individual movement routines: Lessons from a versatile, highly mobile species. *PLoS ONE*, 9:e104974.
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas y L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184:117-126.
- Chace, J. F. y J. J. Walsh. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74:46-69.
- Chávez-Zichinelli, C. A., I. MacGregor-Fors, P. Talamás Rohana, R. Valdéz, M. C. Romano y J. E. Schondube. 2010. Stress responses of the House Sparrow (*Passer domesticus*) to different urban land-uses. *Landscape and Urban Planning*, 98:183-189.
- Chávez-Zichinelli, C. A., I. MacGregor-Fors, J. Quesada, P. Talamás-Rohana, M. C. Romano, R. Valdéz y J. E. Schondube. 2013. How stressed are birds in an urbanizing landscape? Relationships between the physiology of birds and three levels of habitat alteration. *The Condor*, 115:84-92.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Inc. Orlando, 558 pp.
- Correa-Ayram, C. A., M. E. Mendoza, A. Etter y D. R. Pérez-Salicrup. 2017. Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidisciplinary approach. *Journal of Environmental Management*, 180:102-110.

- mensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators*, 72:895-909.
- Cram, S. e I. Israde. 2011. Atlas de la Cuenca del lago Cuitzeo: un análisis de la geografía del lago y su entorno socioambiental. Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México DF, 311 pp.
- Culbert, P. D., V. C. Radeloff, C. H. Flather, J. M. Kellndorfer y C. D. Rittenhouse. 2013. The influence of vertical and horizontal habitat structure on national patterns of avian biodiversity. *The Auk*, 130:656-665.
- Daily, G. C., P. R. Ehrlich y G. A. Sanchez-Azoifeifa. 2001. Country biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications*, 11:1-13.
- Dauber, J., M. Hirsch, D. Simmering, R. Waldhardt, A. Otte y V. Wolters. 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98:321-329.
- Díaz-Rodríguez, B., A. Blanco-García, M. Gómez-Romero y R. Lindig-Cisneros. 2012. Filling the gap: restoration of biodiversity for conservation in productive forest landscapes. *Ecological Engineering*, 40:88-94.
- Dirzo, R. y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources*, 28:137-167.
- Douglas, D. J. T., D. Nalwanga, R. Katebaka, P. W. Atkinson, D. E. Pomeroy, D. Nkuutu y J. A. Vickery. 2013. The importance of native trees for forest bird conservation in tropical farmland. *Animal Conservation*, 17:256-264.
- Emlen, J. T. 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *Condor*, 76:184-197.
- Fahrig, L. 2001. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, 61:603-610.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F. G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena y J. L. Martin. 2013. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14:101-112.
- Fletcher, R. J., R. R. Koford y D. A. Seaman. 2006. Critical demographic parameters for declining songbirds breeding in restored grasslands. *Journal of Wildlife Management*, 70:145-157.
- Fuller, R. J. y D. R. Langslow. 1984. Estimating numbers of birds by point counts: how long should counts last?. *Bird Study*, 31:195-202.
- García-Oliva, F., A. Comou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano, pp. 3-10. En Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México.
- Geri, F., V. Amici y D. Rocchini. 2010. Human activity impact on the heterogeneity of a Mediterranean landscape. *Applied Geography*, 30:370-379.
- Gill, J. A. 2007. Approaches to measuring the effect of human disturbance on birds. *Ibis*, 149:9-14.
- Harvey, C. A., O. Komar, R. Chazdon, B. C. Ferguson, B. Finegan, D. M. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. van Breugel y M. Wisnhte. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22:8-15.
- Harvey, C. A., A. Medina, A. Merlo-Sánchez, S. Vilchez, B. Hernández, J. C. Saenz, J. M. Maes, F. Casanoves y F. L. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 16:1986-1999.
- Huff, M. H., K. A. Bettinger, M. L. Ferguson, M. J. Brown y B. Altman. 2000. A habitat-based point-count protocol for terrestrial birds,

- emphasizing Washington and Oregon. U.S. Department of Agriculture General Technical Report PNW-GTR-501. Portland, 39 pp.
- Hughes, J.B., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology letters*, 5:121-129.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds, pp. 455- 476. En Cody, M. L. (Ed.), *Habitat selection in birds*. Academic Press. Los Angeles, EUA.
- Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386.
- Karasov, W. H., y C. Martínez del Rio. 2007. *Physiological Ecology: How animals process energy, nutrients, and toxins*. Princeton University Press. Princeton y Oxford, 744 pp.
- Leakey, R. y R. Lewin. 1992. *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*. Doubleday. Nueva York, 288 pp.
- Lehner, P. N. 1998. *Handbook of ethological methods*. 2nd edition. Cambridge University Press. Cambridge, 649 pp.
- López-Flores, V., I. MacGregor-Fors y J. E. Schondube. 2009. Nest-predation pressure along a Neotropical urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, 92:90-95.
- Lookingbill, T. R., M. Suarez-Rubio, S. Wilson y P. Leimgruber. 2013. Treshold responses of forest birds to landscape changes around exurban development. *PLoS ONE*, 8:e67593.
- López-Muñoz, E. C. 2015. *Uso espacial de huertas de aguacate y rodales de bosque templado por la avifauna residente*. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México. 80 pp.
- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101:377-385.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17:373-387.
- MacGregor-Fors, I. y J. E. Schondube. 2011a. Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43:365-370.
- MacGregor-Fors, I. y J. E. Schondube. 2011b. Gray vs. green urbanization: Relative importance of urban features for urban bird communities. *Basic and Applied Ecology*, 12:372-381.
- MacGregor-Fors I. y J. E. Schondube. 2012. Urbanizing the wild: shifts in bird communities associated to small human settlements. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:477-486.
- MacGregor-Fors I., A. Blanco-García y R. Lindig-Cisneros. 2010. Bird community response to different forest restoration efforts. *Ecological Engineering*, 36:1492-1496.
- MacGregor-Fors, I., L. Morales-Pérez y J. E. Schondube. 2010b. Migrating to the city: Responses of neotropical migrant bird communities to urbanization. *The Condor*, 112:711-717.
- MacGregor-Fors, I., L. Morales-Pérez y J. E. Schondube. 2011c. Does size really matters. Species-area relationships in human settlements. *Diversity and Distributions*, 17:112-121.
- MacGregor-Fors, I., L. Morales-Pérez y J. E. Schondube. 2012. From forest to cities: effects of urbanization on subtropical mountain bird communities. *Studies in Avian Biology*, 45:33-48.
- MacGregor-Fors, I., L. Morales-Pérez, J. Quesada y J. E. Schondube. 2010a. Relationship between the presence of House Sparrows (*Passer domesticus*) and neotropical bird community structure and diversity. *Biological Invasions*, 12:87-96
- MacGregor-Fors, I., L. Vázquez, J. H. Vega-Rivera y J. E. Schondube. 2009. Non-exotic invasion of Great-tailed Grackles *Quiscalus mexicanus* in a tropical dry forest reserve. *Ardea*, 97:367-369.
- MacGregor-Fors, I., R. Calderón-Parra, A. Meléndez-Herrada, S. López-López y J. E. Schondube. 2011b. Pretty, but dangerous! Records of non-native Monk Parakeets (*Myiopsitta monachus*) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82:1053-1056.

- MacGregor-Fors, I., A. Blanco-García, C. Chávez-Zichinelli, E. Maya-Elisarrarás, L. Mirón, L. Morales-Pérez, H. Perdomo y J. E. Schondube. 2011a. Relación entre la presencia de luz artificial nocturna y la actividad del mosquito cardenal (*Pyrocephalus rubinus*). *El Canto del Cenzontle*, 2:64-71.
- Magurran, A. E. y B. J. McGill. 2011. Biological diversity. *Frontiers in measurement and assesment*. Oxford University Press. Oxford, 345 pp.
- Mahood, S.P., A. C. Lees y C. A. Peres. 2012. Amazonian contryside habitats provide limited avian conservation value. *Biodiversity and Conservation*, 21:385-405.
- Martínez, J., G. Tomás, S. Merino, E. Arriero y J. Moreno. 2003. Detection of serum immunoglobulines in wild birds by direct ELISA: a methodological study to validate the technique in different species using antichick antibodies. *Functional Ecology*, 17:700-706.
- Marzluff J. M. y K. Erwing. 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology*, 9:280-292.
- Maya-Elizarrarás, E. 2017. Interacciones entre vertebrados y encinos bajo diferentes niveles de perturbación humana. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 137 pp.
- Maya-Elizarrarás, E. y J. E. Schondube. 2015a. Birds, cattle, and bracken ferns; bird community responses to a neotropical landscape shape by cattle grazing activities. *Biotropica*, 47:1-10.
- Maya-Elizarrarás, E. y J. E. Schondube. 2015b. Birds, charcoal and cattle: bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335:118-128.
- Melles, S., S. Glenn y K. Martin. 2003. Urban bird diversity and landscape complexity: Species-environment associations along a multiscale habitat gradient. *Conservation Ecology*, 7:5.
- Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos y M. Tabarelli. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28: 462-468.
- Mendoza, M. E., G. Bocco, E. López-Grandos y M. Bravo. 2010. Hydrological implications of land-cover and land-use change: Spatial analytical approach at regional scale in the closed basin of the Cuitzeo Lake, Michoacan, Mexico. *Singapore Tropical Geography*, 31:197-214.
- Millspaugh, J. J. y B. E. Washburn. 2004. Use a fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: consideration for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology*, 138:189-199.
- Morante-Filho, J. C., D. Faria, E. Mariano-Neto y J. Rhodes. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE*, 10:e0128923.
- Mouquet, N., Y. Lagadeuc, V. Devictor, L. Doyen, A. Duputie, D. Eveillard, D. Faure, E. Garnier, O. Gimenez, P. Huneman, F. Jabot, P. Jarne, D. Joly, R. Julliard, S. Kéfi, G. J. Kergoat, S. Lavorel, L. Le Gall, L. Meslin, S. Morand, X. Morin, H. Morlon, G. Pinay, R. Pradel, F. M. Schurr, W. Thuiller y M. Loreau. Predictive ecology in a changing world. 2015. *Journal of Applied Ecology*, 52:1293-1310.
- Olson, J. M. 2006. Photosynthesis in the Archean era. *Photosynthesis Research*, 88:109-117.
- Ortega-Álvarez, R., R. Lindig-Cisneros, I. MacGregor-Fors, K. Renton y J. E. Schondube. 2013. Avian community responses to restoration efforts in a complex volcanic landscape. *Ecological Engineering*, 53:275-283.
- Pickett, S. T. A. y M. L. Cadenasso. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 269:331-334.

- Quesnelle, P. E., L. Fahrig y K. E. Lindsay. 2013. Effects of habitat loss, habitat configuration and matrix composition on declining wetland species. *Biological Conservation*, 160:200-208.
- Ralph, C. J., S. Droege y J. R. Sauer. 1995. Managing and monitoring birds using point counts: standards and applications. Pp. 161-169. En Ralph, C. J., J. R. Sauer y S. Droege (Eds), *Monitoring bird populations by point counts*. U.S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report PSW-GTR-149. Berkeley, USA.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. Desante y B. Milá. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. U.S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Albany, 46 pp.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge, 460 pp.
- Royo, F., N. Bjork, W. Carlsson, S. Mayo y J. Hau. 2004. Impact of chronic catheterization and automated blood sampling (Accusampler) on serum corticosterone and fecal immunoreactive corticosterone metabolites and immunoglobulin A in male rats. *Journal of Endocrinology*, 180:145-153.
- Ruiz-Gutiérrez, V., P. F. Doherty, Jr., E. Santana-C., S. Contreras Martínez, J. E. Schondube, H. Verdugo Munguía, y E. Iñigo-Elias. 2012. Survival of resident Neotropical birds: Considerations for sampling and analysis based on 20 years of bird-banding efforts in Mexico. *The Auk*, 129:500-509.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ª edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México DF, 504 pp.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 258:907-912.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo y G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience*, 52:891-904.
- Schondube, J. E. 2012. Differences in nectar use potential in a guild of birds: a gut's view. *Ornitología Neotropical*, 23:97-113.
- Schondube, J. E., I. MacGregor-Fors, L. Morales-Pérez, E. López y M. E. Mendoza. 2010. Ecología espacial de las aves. Pp. 100-105. En Cram, S., L. Galicia e I. Israde (Eds.), *Atlas de la cuenca de Cuitzeo. Análisis de su geografía y entorno socioambiental*. Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México DF, México.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal physiology. Adaptation and environment*. Quinta edición. Cambridge University Press. Cambridge, 607 pp.
- Thomas, L., J. L. Laake, S. Strindberg, F. F. C. Marques, S. T. Buckland, D. L. Borchers, D. R. Anderson, K. P. Burnham, S. L. Hedley, J. H. Pollard, J. R. B. Bishop y T. A. Marques. 2005. *Distance 5.0. Release 1*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, St. Andrews.
- Torres-Romero E. J. y M. Á. Olalla-Tárraga. 2014. Impacto humano y riqueza de especies de vertebrados terrestres: una revisión a diferentes escalas macroecológicas. *Ecosistemas*, 23:13-20.
- Touma, C. y R. Palme. 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the important of validation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046:54-74.
- Valenzuela, M. M. 2014. Densidad poblacional de *Columba livia*, y costos asociados a su manejo en el campus central de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis de

- Licenciatura. Licenciatura en Ciencias Ambientales UNAM. Morelia. 58 pp.
- Van, H., B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*, 47:893-901.
- Villareal Espino-Barros, O. A., R. Guevara Viera, R. Reséndiz Martínez, J. S. Hernández Zepeda, J. C. Castillo Correo, y F. J. Tomé Torres. 2005. Diversificación productiva en el campo experimental Las Margaritas, Puebla, México. *Archivos de Zootecnia*, 54:197-203.
- Villaseñor-Gómez, L. E. y F. Villaseñor-Gómez. 2010. Avifauna. Pp. 96-99. En Cram, S., L. Galicia e I. Israde (Eds.), *Atlas de la cuenca de Cuitzeo. Análisis de su geografía y entorno socioambiental*. Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México DF, México.
- Vitousek P. M., P. R. Ehrlich, A. H. Ehrlich, P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience*, 36:368-373.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277:494-499.
- Vleck, C. M., N. Vertalino, D. Vleck y T. L. Bucher. 2000. Stress, corticosterone, and heterophil to lymphocyte ratios in free-living Adélie Penguins. *Condor*, 102:392-400.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147:250-260.
- Wikelski, M. y S. J. Cooke. 2006. Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 38-46.
- Wilby, A., M. Shachak y B. Boeken. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos*, 92:436-444.