



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**HOMOGENEIZACIÓN BIÓTICA EN LAS COMUNIDADES DE AVES DEL BOSQUE
TROPICAL SECO DEL ALTO BALSAS DE GUERRERO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, CD.MX. AGOSTO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**HOMOGENEIZACIÓN BIÓTICA EN LAS COMUNIDADES DE AVES DEL BOSQUE
TROPICAL SECO DEL ALTO BALSAS DE GUERRERO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, CD.MX. AGOSTO, 2017

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/428/2017
ASUNTO: Oficio de Jurado

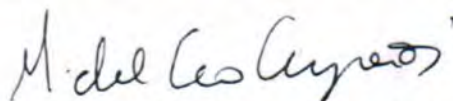
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **29 de mayo de 2017**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **VÁZQUEZ REYES LEOPOLDO DANIEL** con número de cuenta **300141256** con la tesis titulada: "**HOMOGENEIZACIÓN BIÓTICA EN LAS COMUNIDADES DE AVES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DEL ALTO BALSAS DE GUERRERO**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**:

Presidente	DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal:	DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZALEZ
Secretario	DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Suplente	DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
Suplente	DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 26 de junio de 2017



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la valiosa formación académica recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico por medio de la beca CONACYT 220265 para la realización de estudios de Posgrado.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología financió el desarrollo del proyecto en campo por medio del Proyecto CONACyT 152060-B, asignado al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo económico recibido a través de los proyectos PAEP 2014 y 2016.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), por el financiamiento para trabajo de campo otorgado a Naturam Sequi A. C., través de los proyectos PROCER/DRCEN/003/2015 y PROCER/DRCEN/06/2016 (Responsable Leopoldo D. Vázquez Reyes).

Al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, Tutor Principal de Doctorado, por su invaluable guía académica, fundamental para mi formación académica y el éxito de éste proyecto.

A los miembros del Comité Tutor: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga y Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez. Su apoyo académico fue pieza clave en todo mi proceso de formación doctoral.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Este documento representa la culminación de años de trabajo y no hubiera sido posible sin el valioso apoyo y trabajo colectivo de numerosas personas. He sido afortunado de contar con todos ellos, y quiero extender mi más sincero agradecimiento. Y una disculpa para aquellos cuyo nombre omita, a todos que me han apoyado, agradezco mucho.

En la Academia:

Al Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza, mi Tutor Principal. Su guía y visión académica fueron fundamentales para mi formación. Por abrir las puertas de su laboratorio a un *cuenta-pájaros* y convertirlo en científico. Por apoyar los esfuerzos de conservación del Alto Balsas. Por aceptar escuchar Tex-TEX, Leones de la Sierra y el resto de mis insensateces; brindarme confianza, apoyo, consejo y su valiosa amistad. Porque lo que es parejo, no es chipotudo... *Gracias Adolfo, misión cumplida.*

A la Dra. María del Coro Arizmendi, miembro del Comité Tutor. Por su invaluable apoyo brindado para mi proceso doctoral, incluso antes de que empezara. Por valiosa amistad, confianza y paciencia de santa. Por escucharme y saber aconsejar, por el impulso para seguir adelante. *¡Gracias siempre, Coro!*

Al Dr. Héctor O. Godínez Álvarez, miembro del Comité Tutor. Por sus ideas siempre claras, agudas críticas y valiosas aportaciones que dieron a este proyecto una guía fundamental para llegar a buen puerto. Porque esta vez, si iba en serio. *¡Gracias Doc.!*

Al Dr. Horacio Paz Hernández. Por recibirme en estancia académica en su Laboratorio (Ecología funcional y restauración ecológica, IIES, UNAM). Su apoyo, desveladas y trabajo conjunto para encontrar a las aves ruferales. *¡Gracias Profe!*

A los miembros del comités de Candidatura y Jurado de Tesis: Dra. Katherine Renton, Dr. Ian MacGregor, Dr. Eduardo Pérez-García, Dra. Ek del Val y Dr. Luis Antonio Sánchez-González. Sus críticas y comentarios fueron pieza clave para mejorar mi trabajo.

Por sus valiosos comentarios y atinadas sugerencias sobre los manuscritos de este trabajo, al Dr. Andrew Townsend Peterson y la Dra. Patricia Ramírez Bastida. *¡Muchas Gracias!*

A los Técnicos Académicos de la Colección de Aves del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias: M en C. Fanny Rebón Gallardo y M. en C. Alejandro Gordillo Martínez, por su apoyo y comentarios, valiosos para mi formación.

A la Dra. Susana Valencia, y a los M. en C. Ramiro Cruz y Jaime Jiménez, del Herbario de la Facultad de Ciencias, por su apoyo en el determinación del material botánico.

En el campo:

Al Señor Juan Esteban Flores. Su amistad, apoyo y enseñanzas son clave del éxito de este trabajo. *¡Gracias Compadre!*

A las familias Morales Pablo y Esteban Pablo: Compadre Justino, Comadre Jose; Comadre Chelo. A los hermanos Esteban Pablo: Josué “*El Banda*”, Jonathan “*El Johnny*” y Eduardo “*Lalito*”; los mas despacios de Papalutla.

Agradezco encarecidamente a las autoridades locales de las poblaciones del Alto Balsas donde he realizado trabajo de campo en el Alto Balsas durante al menos 10 años: Papalutla, Mezquitlán, Copalillo, Zicapa, Atlapa, Xixila, Tomatepec y Cohetzala, por las facilidades para realizar el muestreo.

Mi agradecimiento para los amigos en las comunidades del Alto Balsas que nos apoyaron en el trabajo de campo, ya sea con trabajo conjunto para la toma de datos, monitoreo de las *guacas*, recorridos de fotografía y alojamiento. Su valiosa ayuda hizo posible este trabajo: Mario Flores Rodríguez, Braulio de Aquino, Saturnino Morales, Leonardo, Morales, Ramiro Morales (Papalutla); José Enrique Rosendo, René Rosendo, Adalberto Rosendo, Celso Rosendo, José María Rosendo, Richard Flores (Xixila); Eliseo Sánchez (Mezquitlán); Bulmaro Mauricio (Copalillo); Juan Cortés (Atlapa); Leopoldo Mancilla (Tomatepec); Benito Díaz Acevedo, Juan Rendón Rendón, Isauro Trinidad Villalba, Mauro Rendón Sánchez, Regulo Esteban, Bernardo Díaz Barrera, José Salazar Trinidad, Mauro Rendón Sánchez,

Gregorio Salas Barrios, Angel Meza Pastor, Amadeo Cuevas Díaz, Filemón Tejeda Juárez, Misael Díaz Peñaloza, Eugenio Salas Barrios, León Díaz Acevedo, Marco Antonio Delgado Campos (Comisariado de Bienes Ejidales de Zicapa).

A la Sociedad Civil Área Natural Protegida Cerro Tecaballo, de Papalutla, Guerrero, por su apoyo para la realización del trabajo de campo.

Al equipo de trabajo de Naturam Sequi A.C., por su valiosa ayuda y buenos momentos durante el desarrollo del trabajo de campo. Abraham, Roberto, Samuel y Víctor. *¡Buen jale, la banda!*

Al equipo de Biosphera Picture, por su valioso apoyo para este proyecto. *¡Gracias Robert!*

A los Biólogos Ociel Ramos, Carlos de la Gala y Marco Castro, personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, por su valioso apoyo y confianza durante el desarrollo de los proyectos PROCER 2015-2016.

Mención especial merece por su interés y apoyo Ociel Ramos, quien impulsó el financiamiento y desarrollo de proyectos PROCER para la conservación de Guacamaya Verede en el Alto Balsas; así como el Biólogo Renato Ravelo de SEMAREN-Guerrero, por su interés y apoyo para nuestro trabajo. *¡Muchas Gracias!*

Al Maestro Bernardo Rosendo y al equipo de trabajo del ICAT Olinalá, por el apoyo logístico y valioso interés por impulsar la conservación del patrimonio natural del Alto Balsas.

En la chamba:

Una tropa numerosa apoyó el trabajo de campo y tareas asociadas a este proyecto (caracterización del hábitat, colecta y taxidermia, grabaciones, catálogo, determinación de ejemplares y más). Su apoyo fue vital para el proyecto.

A la banda de *La Pajarera*, gracias por marcar mi estancia en el Museo con buenos recuerdos: Alan, Alfonsina, Arturo, Aura, Carlos, Daniel, Enrique *Tapatío*, Fernanda, Fernando, Héctor *Cayetano*, Israel, Jesús *El Chuy*, Jezrel, Marisol, Paulina, Sahid y Violeta.

A mis *hermanos mayores*, que siempre me apoyaron con interesantes discusiones, consejos y buenas ideas: en el Museo de Zoología César, Claudia, Erick, Gala, Jano, Marco, Pilar y Ricardo; en el Laboratorio de Ecología de la FES Iztacala: Ana, Paco, Víctor y Salomón.

Por su valiosa ayuda en el trabajo de campo, a los alumnos del Taller de Biodiversidad de Terrestres, Fac. Ciencias, UNAM (Ana, Daniela, Elisa, Eva, Ivan, Jannete, Sergio, Raúl, Tania y Verónica) y de la FES Iztacala (Daniel, Eric, Francisco, Kevin, Marlene, Misha, Sandra y Uriel).

Al Dr. Carlos A. Almazán y sus alumnas Ana Itzel y Rosalba de la Universidad Autónoma de Guerrero.

A los míos:

A Marlene García Gutierrez, por tu paciencia y amor durante todo este proceso. Por la luz que me impulsa, por tu sonrisa... por todas las desveladas, ausencia y trabajo, que sin deberla ni temerla, cargaste junto conmigo. *Gracias Marlencita.*

A mis padres, Leopoldo y Herlinda. Por enseñarme a seguir siempre adelante, sin importar cuan difícil sea la pendiente; por su educación, guía, dedicación, sacrificio y desvelos, les debo eterna gratitud. Por infundirme el gusto y respeto por los animales... y soportar de buen agrado me acabara la *Salvat de la Fauna* y los *Viajes de Cousteau*. A mis hermanos Alejandro y Gerardo, por crecer conmigo y hacerme crecer. Este logro es de ustedes.

A la familia que siempre me ha apoyado, grande, como que no caben todos aquí. Gracias.

A mis amigos, Mauricio, Roberto, Enrique y Sylvia por su invaluable apoyo, consejo e impulso para salir adelante... *¡Gracias carnales!*



Por los caminos del sur...

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	3
Capítulo I	10
Erosionando las diferencias: El concepto de homogeneización biótica en el marco de la crisis global de biodiversidad.	
Capítulo II	61
Aves del Alto Balsas de Guerrero: Diversidad e identidad ecológica de una región prioritaria para la conservación	
Artículo enviado	
Revista Mexicana de Biodiversidad	
Capítulo III	118
Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests	
Artículo de requisito para la obtención del grado	
<i>The Condor</i> 119: 275-288	
Capítulo IV	133
Aves ruderales: La perturbación humana promueve estrategias ruderales en las comunidades de aves residentes de bosques estacionales de México.	
Discusión general y Conclusiones	172

RESUMEN

El humano transforma los sistemas naturales para satisfacer sus necesidades alrededor de todo el planeta, generando cambios ecológicos en los sistemas naturales. De forma paralela, la economía globalizada ha impuesto mecánicas de conectividad que rompen las barreras biogeográficas. Estos procesos determinan tanto la extinción selectiva de especies como el establecimiento de invasiones biológicas. Como consecuencia, puede ocurrir el fenómeno de homogeneización biótica: la erosión de diferencias entre biotas contrastantes a consecuencia de la actividad humana. Este fenómeno tiene la capacidad de afectar diferentes dimensiones de la biodiversidad y, debido a sus mecanismos, tiene una relevancia de escala global.

En este trabajo se estudia la homogeneización biótica usando como modelo la comunidades de aves del Alto Balsas de Guerrero. En el capítulo I se revisa el panorama general de la homogeneización biótica, explorando la evolución del concepto y la evidencia empírica disponible para diferentes grupos taxonómicos. Planteamos un modelo para conceptualizar al fenómeno como un proceso de pérdida de diferencias, en lugar de aumento de similitudes, como se ha definido con anterioridad. En el capítulo II se presenta el estudio de la biodiversidad de aves del área focal de nuestro estudio. Documentamos altos niveles de endemismo y altos valores de recambio taxonómico para las aves a través del gradiente altitudinal en el Alto Balsas. En el capítulo III evaluamos la incidencia de homogeneización en las comunidades de aves de los bosques tropicales caducifolios y bosques de encino del Alto Balsas. Documentamos la homogeneización de las avifaunas mediada por la pérdida de recambio específico en función de la intensificación de la perturbación humana. En el capítulo IV usamos un enfoque basado en atributos funcionales para explorar los cambios en las comunidades de aves. Documentamos patrones significativos de covariación de atributos que señalan procesos de filtraje ambiental favoreciendo el éxito diferencial de aves con ciclos de vida de rápido desarrollo, mayores tamaños de puesta y mayor plasticidad ecológica en función de la intensidad de las actividades humanas. La teoría de estrategias ecológicas adaptativas relaciona patrones similares con la estrategia adaptativa ruderal, típica de las plantas exitosas en ambientes perturbados. Concluimos que la pérdida de biodiversidad de las comunidades de aves sujetas a homogeneización biótica en el Alto Balsas de Guerrero está dirigida por procesos de filtraje ambiental que favorecen el éxito ecológico de aves con estrategias ruderales.

ABSTRACT

Humans have transformed the natural systems to satisfy their requirements around the whole planet. These ecological shifts have been directed by processes of food provision and housing. At the same time, the globalized economic model has set transporting mechanisms whose connectivity has broken biogeographic barriers at the global scale. Habitat loss owing to human activities determines processes of selective extinction of species, while transporting mechanisms favor the establishment of biological invasions. As a consequence of both selective extinction and biological invasions, biotic homogenization can occur: this is the erosion of differences between contrasting biotas as a consequence of human activity. Because it affects different dimensions of biodiversity and has a global relevance, it is considered a fundamental component of the global biodiversity crisis. Throughout this work, I studied the biotic homogenization phenomenon in bird communities of Neotropical seasonal forests within the Alto Balsas of Guerrero, in central-southern Mexico. Unfortunately, the region has long been subject to processes of habitat loss owing to human activities. In Chapter I, I review the theory and generalities behind biotic homogenization, and I also explore the evolution of the concept and analyze the available. I conceptualize the phenomenon as a process of loss of differences, instead of an increasing-similarities process, as has been previously defined. Chapter II presents a study of bird biodiversity in our study area. We documented high endemism levels and high values of taxonomic bird turnover through the altitudinal gradient. In Chapter III, we assess the incidence of biotic homogenization in bird communities of the Neotropical seasonal forests of Alto Balsas due to the erosion of taxonomic turnover, which is enhanced by conditions dependent of human perturbation intensification. In Chapter IV, a trait-based approach is used to explore the composition and structural changes of bird communities where biotic homogenization occurs. Following the framework of the adaptive ecological strategies theory, we find patterns of traits covariation that suggest an environmental filtering process as a function of human perturbation intensity in both forest types, which promotes differential ecological success for birds with quick developing life cycles, high brood size, and greater ecological plasticity; quite similar to the ruderal adaptive strategy, which has been identified for successful herbaceous plants in anthropogenic disturbance. Diversity loss and changes in composition and structure in bird communities subject to biotic homogenization in the Alto Balsas of Guerrero seem to be driven by an environmental filtering process that promotes success of ruderal-like strategies for birds.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La firma de identidad del humano es la capacidad para modificar los ecosistemas (Vitousek et al., 1997). El cantor popular Víctor Jara la señala con su verso: “*yo le levanto una casa, o le construyo un camino, le pongo sabor al vino, le saco humito a la fábrica; voy al fondo de la tierra y conquisto las alturas, camino por las estrellas y hago surco a la espesura*”. La alegoría no es vana: el humano ejerce sobre la Tierra una poderosa influencia, determinada por las modificaciones de su entorno para satisfacer sus necesidades. La provisión de alimento y refugio para la población humana implica procesos de cambio de uso de suelo por actividades agropecuarias a escala planetaria que ha derivado en devastadores procesos de pérdida de hábitat natural (Kareiva et al., 2007; Corlett, 2015). Como consecuencia de este proceso, la extinción biológica que compromete la biodiversidad (Ceballos et al., 2015; Corlett 2015) y la funcionalidad de los ecosistemas (Sodhi et al., 2011; Dirzo et al., 2014).

Por otro lado, el sistema político globalizado que rige la economía y cultura mundiales (Rozzi, 2013) determina patrones de comercio y consumo voraces, extensivos a través del planeta (Hulme, 2009). Derivado del modelo económico global, los procesos de transportación han favorecido el rompimiento de barreras biogeográficas y el establecimiento de invasiones biológicas en todo el mundo (Elton, 1958; Baiser et al., 2012). En conjunto, ambos procesos pueden generar como consecuencia la erosión paulatina de diferencias entre biotas como consecuencia de la actividad del hombre; fenómeno que recibe el nombre de homogeneización biótica (McKinney y Lockwood, 1999; Olden y Rooney, 2006; McGill et al., 2015).

La reducción de diferencias entre biotas no una trivialidad. Este fenómeno puede afectar las dimensiones genética, taxonómica, filogenética y funcional de la biodiversidad; generando la pérdida de diversidad genética, diversificación evolutiva, diversidad filogenética, identidad biogeográfica y funcionalidad ecológica de los sistemas naturales. De esta manera, la homogeneización de las biotas puede afectar la resiliencia de los sistemas naturales (Olden et al., 2004a; Olden et al., 2016). Aunque la homogeneización no representa el estado final universal de la biodiversidad global, existe evidencia sólida de la erosión de diferencias entre biotas como consecuencia de la perturbación antropogénica sobre los sistemas naturales alrededor del planeta (Baiser et al., 2012; Toussaint et al., 2014; McGill et al., 2015; Villéger et al., 2015; Olden et al., 2016). Su ocurrencia depende de la interacción entre de las extinciones e invasiones biológicas, la

escala geográfica y la historia biogeográfica, que en conjunto pueden definir la disminución (homogeneización) o el aumento (diferenciación) de las diferencias bióticas (Olden y Poff, 2004; Aronson et al., 2014; Newbold et al., 2016; Socolar et al., 2016). Debido a sus graves consecuencias y su ocurrencia a través del planeta, la homogeneización biótica se considera un componente importante de la crisis global de biodiversidad y es un tema prioritario en la agenda de conservación (Olden, 2006; Baiser et al., 2012; McGill et al., 2015).

El estudio de la homogeneización biótica en México es una necesidad dado que la biodiversidad nacional es susceptible ante sus efectos negativos. En primer lugar, la identidad biogeográfica de nuestro país se define por la singularidad que representa su riqueza de endemismos (Morrone, 2014). Además, las condiciones orográficas y ecológicas del territorio determinan altos niveles de recambio taxonómico (Koleff et al., 2008; Ochoa-Ochoa et al., 2014). Por otro lado, las directrices de la pérdida de diferencias entre biotas son procesos graves en nuestro país: la perturbación antropogénica ha reducido la cobertura de los sistemas vegetales conservados a apenas el 38% de su extensión original (Challenger et al., 2009; Sarukhán et al., 2009); mientras que existen altos niveles de riesgo por la incidencia de invasiones biológicas potencialmente destructivas (Aguirre Muñoz et al., 2009; Del Val et al., 2015).

Las comunidades de aves que habitan los bosques tropicales secos de la cuenca del Alto Balsas son un buen modelo para estudiar la homogeneización biótica: tienen altas tasas de recambio taxonómico y una alta singularidad biótica por su riqueza de endemismos (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Desde el punto de vista de intervención humana, las actividades agropecuarias y el desarrollo de asentamientos humanos han generado severos procesos de deforestación en el centro-occidente de México, incluyendo al Alto Balsas (Maass et al., 2010; Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). Este escenario ha colocado a la biodiversidad del trópico seco mexicano en una severa crisis de conservación (NABCI 2016).

En este contexto, el capítulo I de esta tesis se plantea el marco teórico de la homogeneización biótica como componente de la crisis global de biodiversidad. Se explora la evolución del concepto y la evidencia empírica disponible para diferentes grupos taxonómicos. Se analiza la evidencia acumulada acerca de la homogeneización de las dimensiones genética, taxonómica, filogenética y funcional de la biodiversidad para describir los mecanismos que la impulsan. La revisión de los efectos y consecuencias de la homogeneización de las biotas permite

conceptualizar al fenómeno como un proceso de pérdida de diferencias, en lugar de aumento de similitudes, como actualmente se define (Olden et al., 2016). La homogeneización involucra la erosión paulatina de identidad biológica, mediada por la disminución de diversidad beta (McGill et al., 2015; Socolar et al., 2016). Por esta razón, estudiar su incidencia y los mecanismos ecológicos subyacentes que la impulsan toma especial relevancia en sistemas naturales con alta singularidad biológica y diversidad beta.

El capítulo II presenta el estudio de la biodiversidad de aves del área focal de nuestro estudio: el Alto Balsas de Guerrero. Documentamos que sus bosques tropicales estacionales tienen altos niveles de endemismo de aves para México y altos valores de recambio taxonómico a través del gradiente altitudinal (Koleff et al., 2008; Ochoa-Ochoa et al., 2014). De hecho, la singularidad biótica que representan la riqueza de aves endémicas del Alto Balsas juega un papel clave en definir la identidad biogeográfica de México (Navarro-Sigüenza et al., 2014; Bertelli et al., 2017).

En el capítulo III, se evalúa la hipótesis de homogeneización biótica en las comunidades de aves de los bosques tropicales estacionales del Alto Balsas, donde la perturbación por actividades agropecuarias y asentamientos humanos generan riesgo de homogeneización biótica (Karp et al., 2012; Solar et al., 2015). En este capítulo, se documenta un proceso de homogeneización debido a la pérdida de recambio taxonómico direccional, asociado con la intensificación de las actividades humanas (McGill et al., 2015).

Finalmente, en el capítulo IV se usa el enfoque de ecología basada en atributos funcionales (McGill et al., 2006; Luck et al., 2012) para explorar posibles mecanismos subyacentes a los cambios en las comunidades de aves sujetas a homogeneización biótica (Vázquez-Reyes et al., 2017). Entender los mecanismos ecológicos que dirigen la respuesta de la biodiversidad ante cambios ambientales constituye una prioridad de investigación en ambientes antropizados (Lepczyk et al., 2017).

Literatura citada

Aguirre-Muñoz, A., Mendoza Alfaro, R., Arredondo Ponce, H., Arriaga Cabrera, L., Campos González, E., Contreras Balderas, S. y Rodríguez Malagón, M. (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía.

En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 277-318). Mexico: CONABIO.

Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J. L., Kuhn, I., Macgregor-Fors, I., McDonnell, M., Mortberg, U., Pysek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P. y Winter, M. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133330. doi: 10.1098/rspb.2013.3330

Baiser, B., Olden, J. D., Record, S., Lockwood, J. L., McKinney, M. L. (2012). Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4772-4777. doi: 10.1098/rspb.2012.1651

Bertelli, S., Szumik, C., Goloboff, P.A., Giannini, N. P., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T. y Cracraft, J. (2017). Mexican land birds reveal complexity in fine-scale patterns of endemism. *Journal of Biogeography* doi:10.1111/jbi.12987.

Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. y Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253.

Corlett, R. T. (2015). The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 36-41. doi: 10.1016/j.tree.2014.10.007

Challenger, A., Dirzo, R., López-Acosta, J. C., Mendoza, E., Lira-Noriega, Andrés, y Cruz, I. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 37-73). Mexico: CONABIO.

del Val, E., Balvanera, P., Castellarini, F., Espinosa-García, F., Murguía, M. y Pacheco, C. (2015). Identifying areas of high invasion risk: a general model and an application to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 208-216. doi: 10.7550/rmb.44743

Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B. y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.

- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46: 10-18. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R., Boucher, T. (2007). Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare. *Science* 316: 1866-1869.
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R., Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecology Letters* 15: 963-970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 323-364). Mexico: CONABIO.
- Lepczyk, C. A., La Sorte, F. A., Aronson, M. F. J., Goddard, M. A., MacGregor-Fors, I., Nilon, C. H. y Warren, P. S. (2017). Global Patterns and Drivers of Urban Bird Diversity. En Murgui, E. y Hedblom, M. (eds). *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. (pp 13-33). Springer.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S. y Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81: 1065-1076.
- Maass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., González, M. A., Rodríguez, M. y Arias, H. (2010). Amenazas. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J., Dirzo, R. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 321-348). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002

McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. y Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 104-113.

McKinney, M.L., Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.

Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110.

North American Bird Conservation Initiative. (2016). El Estado de las Aves de Norteamérica 2016. Environment and Climate Change Canada: Ottawa, Ontario. recuperado 18 de abril, de www.es.stateofthebirds.org

Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 476-495.

Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Gray, C. L., Scharlemann, J. P. W., Börger, L., Phillips, H. R. P., Sheil, D., Lysenko, I. Purvis, A. (2016). Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography* 39: 1151–1163. doi:10.1111/ecog.01932

Ochoa-Ochoa, L., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A. y Rodríguez, P. (2014). Spacial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 918-930.

Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33: 2027-2039. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x

Olden, J. D., Comte, L. y Giam, X. (2016). Biotic Homogenization. en: *Encyclopedia of Life Sciences*. DOI: 10.1002/9780470015902.a0020471.pub2. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester.

Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.010

Olden, J. D., y Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113-120. doi: 10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x

Rozzi, R. (2013). Biocultural ethics: From biocultural homogenization toward biocultural conservation. En Rozzi, R., Pickett, S.T.A., Palmer, C., Armesto, J. J., Callicott, J. B. (Eds.), *Linking Ecology and Ethics for a Changing World. Values, Philosophy, and Action* (pp. 9-32). Springer, New York.

Sánchez-Azofeifa, G. A. y Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. En Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A. y Ceballos, G. (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 45-58). Island Press. U.S.A.

Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J. y de la Maza, Javier. (2009). *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67-80.

Sodhi, N. S., Şekercioğlu, C. H., Barlow, J. y Robinson, S. K. (2011). *Conservation of tropical birds*. Wiley-Blackwell U.K.

Solar, R. R. C., J. Barlow, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, J. R. Thomson, J. Louzada, M. Maues, N. G. Moura, V. H. Oliveira, J. C. Chaul, et al. (2015). How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18:1108–1118.

Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O., Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *The Condor* 119: 275-288. doi: 10.1650/CONDOR-16-116.1

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499. doi: 10.1126/science.277.5325.494

CAPÍTULO I.

EROSIONANDO LAS DIFERENCIAS:

EL CONCEPTO DE HOMOGENEIZACIÓN BIÓTICA EN EL MARCO DE LA CRISIS GLOBAL DE BIODIVERSIDAD.

Manuscrito redactado para ser enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad

Vázquez-Reyes - Homogeneización Biótica

Erosionando las diferencias: el concepto de homogeneización biótica en el marco de la crisis global de biodiversidad.

Eroding the differences: biotic homogenization concept in the framework of global biodiversity crisis.

* Leopoldo D. Vázquez-Reyes^{1,2}

¹ Colección de Aves, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

² Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México

* leopoldo.vazquez@unam.mx

Resumen. La homogeneización biótica consiste en la erosión de diferencias entre biotas originalmente contrastantes, como consecuencia de las actividades humanas sobre los ecosistemas. Su ocurrencia depende de los patrones de extinciones e invasiones biológicas derivados de los cambios en condiciones ecológicas y del aumento de conectividad entre los sistemas naturales. Dado que la homogeneización afecta los elementos que dan identidad a las biotas y debido a su alcance de escala global, se considera un componente importante de la crisis global de biodiversidad. En este trabajo, se presenta una revisión de la homogeneización biótica, explorando la evolución del concepto para proponer una definición basada en sus efectos sobre la biodiversidad: pérdida de diferencias entre biotas. Se describen los mecanismos que la impulsan: 1) filtraje ambiental que determina los procesos de extinción de especies “perdedoras” y el éxito de especies “ganadoras” en función de la perturbación antropogénica; y 2) el aumento de conectividad que rompe las barreras biogeográficas, impulsando invasiones biológicas. Finalmente, revisamos el conocimiento generado acerca de éste fenómeno incidiendo sobre la biodiversidad mexicana.

Palabras clave: biodiversidad, diversidad beta, invasión biológica, extinción, perturbación antropogénica, recambio de especies, disimilitud biótica.

Abstract. Biotic homogenization is defined as the erosion of differences between originally contrasting biotas, as a consequence of human activities on the ecosystems. Its occurrence depends on biological extinctions and invasions patterns as products of changes in ecological conditions and the connectivity increase between the natural systems. Because homogenization impacts on the identity of the elements of diversity at a global scale, it is considered an important component of the global biodiversity crisis. This work I present a review of biotic homogenization by exploring the evolution of the concept with the aim to propose a definition based on its effects on biodiversity, namely the loss of differences between biotas. I describe the two main mechanisms driving the phenomenon: 1) environmental filtering, that determines the processes of extinction of "looser" and the success of "winner" species in function of the anthropogenic disturbance; and 2) artificial connectivity increase by breaking down biogeographic barriers, and driving biological invasions. Finally, I review the status of the knowledge about the phenomenon for Mexican biodiversity.

Key words:

anthropogenic disturbance, beta diversity, biodiversity, biological invasion, biotic dissimilarity, extinction, species turnover.

Introducción

La firma de identidad del humano es la capacidad para modificar los ecosistemas (Vitousek et al., 1997). El cantor popular Víctor Jara dice con su verso: “*yo le levanto una casa, o le construyo un camino, le pongo sabor al vino, le saco humito a la fábrica; voy al fondo de la tierra y conquisto las alturas, camino por las estrellas y hago surco a la espesura*”. La alegoría es válida: el humano transforma paulatinamente los sistemas naturales en áreas de producción agropecuaria, extracción de recursos, desarrollos urbanos e industriales (Olden et al., 2005; McKinney, 2005, 2006; Kareiva et al., 2007; Hobbs et al., 2009; Corlett, 2015). Además de pérdida hábitat, la influencia humana crea condiciones ecológicas cada vez más similares a través del planeta (Corlett, 2015; Morse et al., 2014). Adicionalmente, la transportación humana derivada sistema económico globalizado ha generado un escenario de conectividad cultural artificial sin precedentes (Crosby, 1994; Rozzi, 2013). La influencia humana es actualmente tan intensa que ha llegado a modificar los procesos de regulación de los sistemas naturales, la composición y distribución de la biota, definiendo una nueva era en la historia del planeta, conocida como Antropoceno (Corlett, 2015; Lewis y Maslin, 2015; WWF, 2016).

La influencia antropogénica global tiene impactos importantes sobre la biodiversidad. Por un lado, provoca la extinción de las especies incapaces de responder a los cambios impuestos por el humano, o bien, que son directamente afectadas por actividades extractivas (Brooks et al., 2002; Rahel, 2002; Dirzo et al., 2014; Sol et al., 2014). Por otro, el aumento de conectividad rompe las barreras biogeográficas y facilita la introducción de especies invasoras, alterando la composición de las biotas a escala mundial (Elton, 1958; Rahel, 2007; Ricciardi, 2007; Hulme, 2009; Olden et al., 2011; Stohlgren et al., 2011). En conjunto, las extinciones e invasiones biológicas pueden provocar la erosión paulatina de las diferencias entre biotas por efecto de la actividad humana (McGill et al., 2015). Este fenómeno, conocido como homogeneización biótica (McKinney y Lockwood, 1999; Olden y Rooney, 2006) es un componente clave de la crisis global de biodiversidad y se considera una prioridad de investigación, sobre todo en regiones donde altos niveles de recambio taxonómico definen biotas vulnerables a la erosión de la diversidad beta (McGill et al., 2015).

En este trabajo se hace una revisión del fenómeno de la homogeneización biótica, revisando su conceptualización y los mecanismos que lo impulsan para finalmente, aterrizar en la relevancia

que tiene su estudio y los avances obtenidos para la biodiversidad en México. Esto resulta importante dado que la biodiversidad mexicana se caracteriza por tener un alto valor de recambio taxonómico, lo que la vuelve vulnerable a los efectos de la homogeneización.

Evolución del concepto de homogeneización biótica

Primeros pasos: invasiones y extinciones. El concepto de homogeneización biótica surge al intentar entender mejor las consecuencias de las invasiones y extinciones provocadas por el humano. La base conceptual fue planteada por Elton (1958), al demostrar que la transportación humana rompen las barreras biogeográficas, dirigiendo las invasiones biológicas. Cuatro décadas más tarde, una idea resultó clave para entender el fenómeno: el hombre aumenta las similitudes culturales y ecológicas del planeta al transformarlo acorde a sus necesidades (Crosby, 1994). Después quedó claro que no todos los organismos son exitosos en el mundo antropizado. McKinney y Lockwood (1999) identificaron que los organismos ecológicamente especializados y con estrategias de vida conservadoras tienden a extinguirse; mientras que organismos ecológicamente plásticos y altas asignaciones reproductivas sobreviven a la perturbación. Así, surge la primera definición formal de homogeneización biótica: *el reemplazo de especies locales, usualmente especialistas de distribución restringida (perdedoras), por especies exóticas introducidas por el hombre, usualmente generalistas de amplia distribución (ganadoras)* (McKinney y Lockwood, 1999).

Homogeneización como aumento de similitud. En el año 2000, Rahel incorporó a la definición del fenómeno el concepto de *aumento de similitud*, al demostrar que la composición de la biodiversidad de peces de agua dulce en Norteamérica es cada vez más parecida en ambientes antropizados, debido a la extinción de peces locales y al ingreso de especies invasoras. De éste modo, la definición del fenómeno fue: *el aumento de similitud de las biotas a través del tiempo causado por el reemplazo de especies nativas por especies exóticas, usualmente introducidas por el humano* (Rahel, 2000). Esta definición marcó el rumbo conceptual de las investigaciones posteriores. En 2001 se publicó *Biotic Homogenization*, libro que define el punto de partida para entender la naturaleza e implicaciones de éste fenómeno (McKinney y Lockwood, 2001a).

Homogeneización biótica como fenómeno multidimensional. Además de la composición taxonómica, la homogeneización de las biotas afecta la genética poblacional, la representación de linajes filogenéticos, y el contexto ecológico-funcional de las biotas (Olden et al., 2004b). Por esta razón, Olden y Rooney (2006) incorporaron al contexto de la homogeneización las dimensiones

genética, taxonómica y funcional de la biodiversidad. La dimensión filogenética se incorporaría posteriormente (Winter et al., 2008). Hacer la acotación para cada dimensión independientemente es necesario, ya que si bien existen mecanismos generales en común, la incidencia de homogeneización entre las diferentes dimensiones de la biodiversidad no necesariamente está correlacionada (Cisneros, 2014; Monnet et al., 2014).

Homogeneización genética. Es la pérdida de diferencias en la composición y estructura genéticas, derivado del contacto entre poblaciones alóctonas que provoca introgresión genética por influencia de la perturbación humana (Olden et al., 2004^a; Crispo et al., 2011). Se evalúa midiendo los cambios en la representación de genotipos, analizando la estructura genética (Barbanera et al., 2014; Rodríguez-García y Galián, 2014) y la diversidad genética poblacional (Simonovich et al., 2013; Steinitz et al. 2012).

Homogeneización taxonómica. Es la pérdida de diferencias en la composición de especies entre las biotas (McKinney y Lockwood, 1999; Olden y Rooney 2006). Para evaluarla se usan índices generales de disimilitud (Jaccard, Sorensen) y recambio de especies (β sim) basados en incidencia de especies (Baselga, 2010; McGill et al., 2015); aunque también se han utilizado índices basados en abundancia (p. ej. Bray-Curtis y Morisita-Horn), con el fin de incorporar información específica de las estructuras comunitarias (Fillooy et al., 2015; Newbold et al., 2016). También se han utilizado evaluaciones de diversidad beta basadas en medidas de diversidad real (p. ej. números reales de Hill, Ribeiro-Neto et al., 2016; Hölting et al., 2016; Gossner et al., 2016).

Homogeneización filogenética. Es la erosión de diferencias en la representación de la historia evolutiva de las biotas (Groffman et al., 2014; Ricotta et al., 2012; Winter et al., 2009), y ocurre cuando las especies “ganadoras” y “perdedoras” pertenecen consistentemente a linajes determinados, sesgando el proceso de invasión/extinción hacia linajes específicos (Knapp et al., 2012; Groffman et al., 2014). Para evaluarla, se cuantifica la disimilitud filogenética (p. ej. longitud de las ramas de los árboles filogenéticos (Knapp et al., 2012; Winter et al., 2009), o índices de recambio de diversidad filogenética (Baselga et al., 2013; Ricotta et al., 2012).

Homogeneización funcional. Es la pérdida de diferencias en la representación de las características de los organismos asociadas con su desempeño ecológico en el ambiente, y su influencia en procesos ecosistémicos (Olden y Rooney, 2006); es decir, los atributos que definen la funcionalidad ecológica de las biotas (Díaz y Cabido, 2001; McGill et al., 2006). Para evaluarla,

lo ideal es usar índices de diversidad funcional y disimilitud comunitaria basados en atributos funcionales (Baiser y Lockwood, 2011; Sonnier et al., 2014; Villéger et al., 2014). Esto permite evaluar la pérdida de diferencias propiamente dicha (Olden y Rooney, 2006). Aunque no evalúan directamente la pérdida de diferencias funcionales entre biotas, también se han desarrollado aproximaciones analizando la representación de gremios tróficos (Şekercioğlu, 2012; Tscharnke et al., 2008; Zeni y Casatti, 2013); o bien, usando índices de especialización comunitaria (Julliard et al., 2006; Clavel et al., 2011; Devictor et al., 2008a).

Desacoplamiento entre las dimensiones de la homogeneización. Aunque la pérdida de diferencias puede ocurrir en diferentes dimensiones de la biodiversidad, existe una tendencia al desacoplamiento en la homogeneización (Baiser y Lockwood, 2011; Ricotta et al., 2012). Esto ocurre cuando las extinciones e invasiones erosionan de forma asimétrica las diferencias taxonómicas y funcionales respecto a la representación de linajes evolutivos (Baiser y Lockwood, 2011; Ricotta et al., 2012). Específicamente, la dimensión funcional suele responder en una tasa menor que las dimensiones taxonómica y filogenética, debido a la redundancia funcional en las comunidades. Esto ocurre cuando los mismos atributos están representados en varios linajes independientes, de modo que la extinción local de una especie no significa la pérdida del atributo en las comunidades (Baiser y Lockwood, 2011; Cisneros, 2014; Sonnier et al., 2014). Este desacoplamiento se ha documentado en comunidades vegetales (Sonnier et al., 2014; Tobias y Monika, 2012), de aves (Devictor et al., 2010; Monnet et al., 2014) y murciélagos (Cisneros, 2014).

Homogeneización biótica como pérdida de diferencias. Desde que se propuso su definición formal, los estudios acerca de homogeneización biótica se han discutido en términos de aumento de similitudes (Olden et al., 2016). Sin embargo, su efecto neto sobre la biodiversidad es la reducción de diferencias a través en el tiempo y el espacio, es decir, la diversidad beta (McGill et al., 2015). Por esta razón, la homogeneización provoca la erosión paulatina de la identidad de la biodiversidad a escalas local y regional (McGill et al., 2015; Gossner et al., 2016; Socolar et al., 2016). Por esta razón, en este trabajo se propone definir al fenómeno de homogeneización biótica como: *la erosión de diferencias entre biotas como consecuencia de la actividad del hombre*. Ésta definición puede acotarse a las diferentes dimensiones de la biodiversidad que afecta el fenómeno (genética, taxonómica, filogenética y ecológico-funcional). El modelo conceptual de la Figura 1 ilustra ésta definición, considerando a los mecanismos generales que impulsan la

homogeneización: 1) filtraje ambiental por cambios ecológicos; y 2) aumento de conectividad entre áreas. Estos mecanismos constituyen el motor de las extinciones e invasiones biológicas que determinan los patrones de representación de biodiversidad en ambientes antropizados (Newbold et al. 2016).

Implicaciones de las escalas temporal y espacial

Aunque existe evidencia que soporta la hipótesis de erosión de diferencias a nivel global (Baiser et al., 2012; McGill et al., 2015; Toussaint et al., 2014; Villéger et al., 2015), las tendencias de cambio en la disimilitud biótica asociada a la perturbación antropogénica son variables: es posible encontrar escenarios donde los procesos de invasión y extinción no alteran las diferencias entre biotas (seguimiento biótico) o inclusive las se aumentan (diferenciación biótica) (Olden y Poff, 2004; Aronson et al., 2014; Newbold et al., 2016; Socolar et al., 2016). Aunque los procesos de erosión e incremento en las diferencias entre biotas se han conceptualizado como fenómenos direccionalmente opuestos (Olden y Rooney, 2006; Olden et al., 2004b; Toussaint et al., 2014), la diferenciación de las biotas es un indicador de que la composición de la biodiversidad está siendo moldeada por procesos antropogénicos (Toussaint et al., 2014). De hecho, los escenarios de diferenciación pueden convertirse rápidamente en homogeneización ante el aumento en la presión de las invasiones y extinciones biológicas (Toussaint et al., 2014; Rosenblad y Sax, 2016). Si bien es cierto que no se puede hablar de homogeneización como un patrón único y generalizado para la biodiversidad en todo del planeta (Aronson et al. 2014, Socolar et al., 2016), la erosión de diferencias es un proceso real. Para entender por qué la homogeneización puede ocurrir o no, es necesario considerar la influencia de las escalas temporal y espacial sobre la composición e identidad biogeográfica de las biotas (Aronson et al., 2014, Socolar et al., 2016).

Escala temporal: antes y después de la influencia antrópica. El proceso de homogeneización de las biotas implica un cambio de estado en los ambientes naturales, esto es, *antes* (t_i) y *después* (t_f) de la influencia humana, por lo que considerar la escala temporal es fundamental para entender éste fenómeno (McKinney, 2008). La falta de datos biológicos previos a la influencia del hombre sobre los ecosistemas constituye una limitante para su estudio (Olden y Rooney, 2006). Una opción es hacer reconstrucciones del estado original de las biotas a partir de inventarios y bases de datos; sin embargo, no es posible tener certeza acerca de la presentación correcta de los procesos de extinción e invasión (Olden et al., 2016; Olden y Rooney, 2006). Otra

opción es usar datos actuales para comparar ambientes con la menor perturbación posible (como referencia aproximada del estado original de las biotas) con ambientes antropizados (Olden y Rooney, 2006).

Escala espacial y el papel del decaimiento de similitud por distancia. Los sistemas naturales cercanos geográficamente y con condiciones ecológicas similares tienen elementos bióticos en común por compartir un contexto evolutivo particular. En la medida que la distancia geográfica se incrementa, los elementos comunes se reducen. Este patrón biogeográfico se conoce como decaimiento de similitud por distancia (Nekola y White, 1999; Steinitz et al., 2006) y permite entender el efecto de la escala espacial en el proceso de homogeneización a grandes escalas. El efecto de la homogeneización biótica es evidente cuando son las actividades humanas reducen las diferencias que involucra la distribución de la biodiversidad, independientemente de los procesos evolutivos que les dieron origen (Ferenc et al., 2014; Filloy et al., 2010; La Sorte et al., 2008; Qian y Ricklefs, 2006).

La pérdida de diferencias depende del área considerada. La escala geográfica y el patrón de distribución de las invasiones define su influencia sobre el resultado de homogeneización o diferenciación biótica (Cassey et al., 2007; Olden et al., 2011; Newbold et al., 2016). Cuando especies invasoras se han establecido a escala local representan elementos no compartidas entre biotas vecinas, por lo que tienden a aumentar las diferencias entre biotas (Kühn y Klotz, 2006; Leprieur et al., 2007; Lososová et al., 2012; Marchetti et al., 2006; Qian y Ricklefs, 2006). Dado que las invasiones recientes suelen tener una distribución espacial agregada al inicio de la invasión, este efecto se acentúa (Martin y Wilsey, 2015; Qian y Ricklefs, 2006; Qian et al., 2008; Ricotta et al., 2012). Sin embargo, al considerar escalas geográficas mayores, la expansión de las invasiones representa elementos compartidos a nivel regional y la biota introducida se comporta como elementos compartidos que reducen las diferencias entre localidades (Kühn y Klotz, 2006; Spear y Chown, 2008; La Sorte et al., 2008; Lososová et al., 2012, Lososová et al., 2016; Mac Nally et al., 2004; Winter et al., 2010). A escala planetaria, el efecto de homogeneización puede diluirse debido a que la identidad biogeográfica particular donde de las biotas evolucionaron tiene en conjunto mayor relevancia que el efecto de los procesos de invasión y extinción biológica (Cassey et al., 2007; Castro et al., 2010; Aronson et al., 2014; La Sorte et al., 2014; Newbold et al., 2016). La

Figura 2 presenta un modelo la relevancia de la escala espacial en el cambio de diferencias entre biotas por efecto de la actividad humana.

Mecanismos de la homogeneización biótica: filtraje ambiental y aumento de conectividad

Los cambios en las condiciones ecológicas y la disponibilidad de recursos en el hábitat determinan un proceo que determina el éxito ecológico diferencial de los organismos en función de la respuesta sus atributos ante el ambiente, este proceso es conocido como filtraje ambiental (Keddy, 1992; Shipley, 2010). En ambientes antropizados, éste proceso favorece el éxito de organismos con estrategias ecológicas plásticas, capaces de aprovechar condiciones altamente variables; paralelamente, reduce el éxito de las estrategias especialistas. De esta forma, define cuales las especies resultan ganadoras y perdedoras en los procesos de extinción, desde microorganismos hasta vertebrados terrestres (Mayfield et al., 2005; Cornwell et al., 2006; Wiegmann y Waller, 2006; Croci et al., 2008; Lizée et al., 2011; Meffert y Dziock, 2013; Mouillot et al., 2013; Newbold et al., 2013; Feio et al., 2015; Gámez-Virúes et al. 2015; Püttker et al., 2015; Paz-Silva et al., 2016; Gossner et al., 2016). Por otro lado, el filtraje ambiental puede favorecer el establecimiento de las especies invasoras, porque usualmente poseen estrategias de vida competitivas y plásticas, ventajosas sobre la biota local (Byers, 2002; Lambdon et al., 2008). Así, el filtraje ambiental por perturbación antrópica determina cambios en la composición de las biotas que pueden derivar en la erosión de sus diferencias (McKinney y Lockwood, 1999; 2001a; Newbold et al., 2016).

Adicionalmente, las invasiones biológicas constituyen un intercambio de especies entre ecosistemas y regiones biogeográficas que representa un factor reductor de las diferencias bióticas de las comunidades, que se intensifica en la medida que la proporción de elementos compartidos se aumenta (Baiser et al., 2012; Olden et al., 2011; Ricotta et al., 2012; Toussaint et al., 2014; Villéger et al., 2011; Villéger et al., 2015). Pero, ¿Cómo llegan las especies a nuevas áreas de distribución? El mecanismo general es el aumento de conectividad entre áreas por la influencia de las actividades humanas. La capacidad de transportación del hombre actúa rompiendo las barreras naturales y ha hecho que ecosistemas y regiones biogeográficas originalmente aislados estén ahora vinculados (Hulme, 2009; Baiser et al., 2012).

Existen procesos particulares inscritos dentro de los dos mecanismos generales que impulsan la homogeneización biótica. La Tabla 1 sintetiza la información respecto a dichos procesos (descritos abajo), e indica las citas de los trabajos que aportan evidencia, los organismos

que fueron estudiados y la dimensión de la biodiversidad sobre la cual opera el fenómeno de homogeneización biótica. En esta revisión se identificaron cuatro procesos asociados con el filtraje ambiental derivado de la perturbación antropogénica: 1) *Cambio de uso de suelo*. El manejo agropecuario, aprovechamiento forestal, explotación de recursos energéticos y urbanización son procesos que substituyen la cobertura de ecosistemas originales por áreas dedicadas a la satisfacción de las necesidades humanas. Diversos estudios han aportado evidencia acerca de la estrecha relación entre el cambio de uso de suelo, los cambios ecológicos que provoca y la pérdida de diferencias entre biotas derivadas en bacterias, hongos, especies vegetales, artrópodos y vertebrados tanto acuático como terrestres. 2) *Alteración de los regímenes de disturbio natural*. Cuando la perturbación antropogénica modifica específicamente la variabilidad propia de los ecosistemas, representada por los patrones de disturbio natural (por ejemplo, los regímenes de fuego periódicos, o bien, cambios en la estacionalidad climática y la incidencia de eventos naturales catastróficos), se establecen nuevas condiciones ecológicas que filtran a los organismos que son exitosos ante un escenario de variabilidad ambiental definidos por la influencia antropogénica. 3) *Modificación de las interacciones bióticas*. Al definir la identidad de las especies exitosas por medio del filtraje ambiental y moldear la composición de las comunidades, la perturbación antropogénica puede provocar cambios en las interacciones ecológicas. Esto ocurre cuando las especies favorecidas por el filtraje ambiental tienen la capacidad de influir de manera determinante sobre la identidad de la biota, ya sea por efecto de la competencia o depredación. 4) *Contaminación y cambios químicos*. Los cambios en las condiciones fisicoquímicas del hábitat, particularmente el hábitat acuático, representan una presión ecológica que impulsa procesos de filtraje ambiental, haciendo que los organismos tolerantes determinen la identidad de los ensamblajes.

Respecto al aumento de conectividad, se identificaron 5 procesos: 1) *Rompimiento de barreras locales*. La transformación de los sistemas naturales puede romper el aislamiento genético entre poblaciones al sobrelapar el área de distribución de las poblaciones, o formar corredores entre ambientes, propiciando hibridación en función de la intensidad de la perturbación. Este proceso puede ser causado por modificaciones en la estructura o condiciones fisicoquímicas del hábitat. 2) *Introducción intencional de biota*. El manejo de biodiversidad para su aprovechamiento en agricultura, pesquería, ganadería y actividades cinegéticas ha generado invasiones biológicas que determinan procesos de homogeneización genética, taxonómica, filogenética y funcional a través del planeta. En este sentido, el efecto que las actividades de pesquería han tenido en los sistemas

dulceaquícolas es sumamente grave en prácticamente todo el orbe. Prácticamente todos los ríos y lagos del mundo donde el humano ha establecido actividades tienen actualmente especies invasoras que dan una dirección de homogeneización a su identidad biológica. 3) *Introducción accidental de biota*. El arribo de biota alóctona no siempre es provocado de forma intencional; de hecho la transportación accidental de “polizones” biológicos es un importante mecanismo en el arribo de las invasiones relacionadas con la erosión de diferencias bióticas. Fauna comensal, organismos patógenos y parásitos, semillas, huevos y larvas de diversos organismos son transportados de manera accidental por la movilidad del humano a través del planeta, ya sea por embarcaciones, vehículos y aeronaves. Los escapes de organismos sujetos a aprovechamiento también entran dentro de este mecanismo particular. 4) *Rompimiento de barreras biogeográficas*. El desarrollo de infraestructura de gran escala también aumenta la conectividad entre biotas, rompiendo físicamente las barreras biogeográficas. Existen varios ejemplos de este dramático mecanismo en la erosión de diferencias entre la biodiversidad de regiones biogeográficas, que llega a ser tan drástico, como la conexión entre los océanos separados por masas continentales, en el caso de los canales de Suez y Panamá. 5) *Cambio climático*. Como consecuencia de las actividades económicas desde la revolución industrial en el siglo XIX, el cambio climático ha provocado modificaciones en la distribución geográfica y ecológica de las especies y generando su solapamiento, lo que contribuye a la pérdida de diferencias en diferentes dimensiones de la biodiversidad, tanto en sistemas terrestres como acuáticos.

Consecuencias de la homogeneización biótica

Con excepción de la pérdida de biodiversidad en sus diferentes dimensiones, las consecuencias de la homogeneización biótica aún no han sido exploradas a profundidad (Olden et al., 2004a; Dar y Reshi, 2014; Olden et al., 2016). Sin embargo, existen perspectivas claras acerca de las repercusiones del fenómeno sobre los ecosistemas.

La erosión taxonómica trasciende a la pérdida de especies. La consecuencia principal de la dimensión taxonómica de la homogeneización es la pérdida de diversidad beta, es decir, su identidad biológica (McGill et al., 2015). Sin embargo, como la biodiversidad regional (gamma) está constituida por las diversidades locales y las diferencias entre los sistemas (beta); la consecuencia final es una pérdida generalizada de la biodiversidad a escala regional y global (Baiser et al., 2012; McGill et al., 2015; Olden y Rooney, 2006).

Afectaciones ecológico-funcionales. Las consecuencias de la homogeneización en las dimensiones taxonómica y funcional están estrechamente relacionadas, aunque como hemos revisado, los patrones de respuesta no son necesariamente paralelos (Baiser y Lockwood, 2011). La erosión de diferencias funcionales reduce la complejidad de las interacciones planta-animal, lo que puede impactar negativamente en la integridad de los ecosistemas, como el caso de los insectos polinizadores en el sur de Argentina (Quintero et al., 2009) y en la región alpina de Suiza (Pradervand et al., 2014). Otro ejemplo es la homogeneización de redes parasitoide/hospedero asociado con la deforestación en bosques tropicales de Suramérica (LaLiberté y Tylianakis, 2010). La pérdida de biota especialista es un patrón generalizado ante escenarios de homogeneización biótica, en practicante todos los grupos taxonómicos donde se ha estudiado el fenómeno (como se ha discutido arriba), lo que puede afectar la funcionalidad de los ecosistemas. Este tipo de efectos puede comprometer el aprovisionamiento de los servicios ecosistémicos, necesarios para el bienestar del humano, especialmente en sitios dependientes directamente de la naturaleza (Cadotte et al., 2011; Díaz et al., 2004; Dirzo et al., 2014).

Potenciales consecuencias evolutivas. La homogeneización biótica tiene efectos potenciales sobre el futuro evolutivo de la biodiversidad (Olden et al. 2004). La homogeneización genética puede hacer vulnerables a las poblaciones ante cambios ambientales, debido a la pérdida de adaptaciones específicas derivada de la homogeneización de los genomas, disminuyendo su éxito reproductivo y aumentando el riesgo de extinción (Muhlfeld et al., 2009; Olden et al., 2004a; Rhymer y Simberloff, 1996). Al reducir la variabilidad genética poblacional, la erosión de diferencias genéticas poblacionales puede limitar las posibilidades especiación (Olden et al., 2004a). Las dimensiones taxonómica y filogenética de la biodiversidad, y por lo tanto el efecto de la homogeneización biótica sobre ellas, están estrechamente relacionadas (Olden et al., 2004a). Esto ocurre porque las estrategias de vida y los atributos ecológicos que las definen suelen estar vinculadas con linajes específicos (Groffman et al., 2014), de modo que los procesos de extinción selectiva e invasiones biológicas erosionan la representación de la historia evolutiva en los sistemas naturales que el hombre modifica (Cadotte et al., 2010; Groffman et al., 2014; Ricotta et al., 2012; Smith et al., 2009; von Euler, 2000). Estas repercusiones potenciales de la homogeneización de las biotas son graves, dado que podrían llegar a comprometer la estabilidad de los sistemas naturales que nos dan sustento, además que tienen un alcance de escala global (Dar y Reshi, 2014; McGill et al., 2015; Olden, 2006).

¿Es posible mitigar las consecuencias de la homogeneización biótica? Para revertir los efectos de la homogeneización, es necesario revertir también los procesos que la originaron; hablamos de frenar las extinciones y limitar la influencia de las especies invasoras (Rahel, 2010). Para lograrlo, es necesario intervenir en los sistemas naturales afectados por el humano, 1) revirtiendo los procesos de extirpación y extinción por medio de reintroducción de las especies afectadas; 2) controlando las poblaciones de especies invasoras; y 3) desarrollando programas de restauración ecológica que busquen restablecer las condiciones originales del hábitat (Rahel, 2010). Estas estrategias pueden ser exitosas en la medida que impulsen en sentido contrario los mecanismos que provocaron la erosión de diferencias en primer lugar (Figura 1).

Es importante ser realistas. Si bien es necesario mantener la mayor cantidad posible de hábitat conservado, la extensión de sistemas naturales intervenidos por el hombre es cada vez mayor; y la biodiversidad que depende de sistemas antropizados aumenta día con día (Gardner et al., 2010). Para lograr la conservación de la biodiversidad y los servicios que nos provee, es necesario diseñar estrategias de uso de recursos que contemplen tanto el mantenimiento de su funcionalidad, como la capacidad de proveer recursos al humano (Koh y Gardner, 2010; Rosenzweig, 2003). Por otro lado, es necesario impulsar a los entornos agropecuarios y urbanos para que incrementen su capacidad de mantener comunidades bióticas complejas que representen de la mejor manera posible los sistemas naturales que les dieron origen, contemplando su complejidad genética, taxonómica y funcional (Melo et al., 2013). Entender el proceso de homogeneización, así como manejar sus potenciales consecuencias representa un reto importante para la conservación de la biodiversidad, que requiere un esfuerzo dirigido y de amplia escala de la comunidad científica.

Homogeneización biótica en México

Los mecanismos generales de la homogeneización tienen un impacto importante en el territorio nacional. Las actividades humanas generan intensos procesos de pérdida de hábitat sobre nuestros ecosistemas, por lo que la cobertura de los sistemas vegetales nativos se ha reducido al 38% de su extensión original (Challenger et al., 2009; Sánchez-Colón et al., 2009). Por otro lado, en nuestro país se han registrado al menos 724 especies invasoras de plantas y animales, 46 de las cuales están reconocidas como altamente dañinas debido por sus efectos negativos sobre la biodiversidad (depredación y exclusión de especies nativas, vectores de enfermedades, modificación de

condiciones ecológicas) y los intereses inmediatos del hombre (p. ej. pérdidas económicas en actividades productivas, transmisión de enfermedades al humano) (Aguirre Muñoz et al., 2009). El riesgo por invasiones biológicas no es aleatorio, pues está vinculado con el desarrollo urbano, las vías de comunicación y comercio en capitales y puertos comerciales (del-Val et al., 2015). Este contexto hace urgente estudiar la homogeneización biótica en México, dado su biodiversidad es particularmente vulnerable a sus efectos porque su identidad biogeográfica está definida por una notable riqueza de especies endémicas que evolucionaron en una matriz compleja de gradientes ambientales (Morrone, 2005) y por el aporte de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, además del recambio taxonómico a través del mosaico de ecosistemas en el territorio (Koleff et al., 2008; Ochoa-Ochoa et al., 2014).

Aunque el estudio de la homogeneización biótica es reciente en México, se ha demostrado que la perturbación antropogénica tiene efectos importantes sobre las diferentes dimensiones de la biodiversidad. Las comunidades de aves que habitan áreas verdes y zonas periféricas en grandes ciudades del centro del país presentan mayores diferencias taxonómicas respecto a las que habitan las zonas de mayor intensidad de actividad humana (Malagamba-Rubio et al., 2013; Puga-Caballero et al., 2014).

Las actividades agropecuarias en los bosques tropicales del Golfo han aumentado la presencia de especies favorecidas por perturbación, erosionando las diferencias taxonómicas localmente; aunque la intensa fragmentación del hábitat define un efecto de diferenciación a nivel de paisaje (Arroyo-Rodríguez et al., 2013). El cambio de uso de suelo por pastoreo intensivo en bosques templados y matorrales xerófitos de la Zona de Transición Mexicana se relaciona con la pérdida de diferencias taxonómicas de comunidades de coleópteros (Barragán et al., 2014). El cambio de uso de suelo por actividades agropecuarias y asentamientos humanos en el centro-occidente de México define un patrón direccional en la erosión de diferencias taxonómicas donde las especies tropicales de las tierras bajas se expanden hacia ambientes templados de zonas altas; además de incluir especies exóticas Eurasiáticas en las zonas más perturbadas (Vázquez-Reyes et al., 2017). La pérdida de diversidad beta también ocurre en bosques de coníferas perturbados (Hiley et al., 2016), indicando que su ocurrencia afecta significativamente diferentes tipos de hábitat a lo largo del país. En términos funcionales, la perturbación crónica en bosques tropicales secos por manejo agrícola genera efectos de filtraje ambiental que favorecen a plantas generalistas. Sin

embargo, el disturbio continuo a largo plazo diversifica las formas de ser generalista ecológico y los efectos homogeneización funcional no se presentan (Sanaphre-Villanueva et al., 2017).

El aumento de conectividad también influye en los procesos de homogeneización. La introducción de truchas asiáticas invasoras está produciendo introgresión genética en truchas nativas de la Sierra Madre Occidental (Escalante et al., 2014). Las invasiones biológicas mediadas por el intercambio comercial vitivinícola entre el Mediterráneo Europeo y el norte de Baja California han reducido las diferencias taxonómicas entre ambas floras (Garcillán et al., 2014). La cuenca hidrológica del Alto Balsas acusa procesos de homogeneización taxonómica derivada de invasiones biológicas de peces asociados con la piscicultura en el centro de México (Mejía-Mojica et al., 2015).

Desarrollo de investigación futura en México. El conocimiento acerca de la homogeneización biótica en México es incipiente y limitado. Es necesario desarrollar evaluaciones de la incidencia del fenómeno, buscando aproximaciones que permitan entender los mecanismos ecológicos subyacentes a la pérdida de biodiversidad. Junto con este proceso, será valioso desarrollar estudios de enfoque multi-taxonómico que permitan entender mejor la respuesta de organismos con diferentes implicaciones de historia natural y atributos ecológicos (Olden et al., 2011; Baiser et al., 2012; Aronson et al., 2014; Solar et al., 2015).

El estudio de la dimensión funcional de la homogeneización es particularmente importante, porque en casos graves, puede poner en riesgo la provisión de servicios ecosistémicos, la integridad y resiliencia de los sistemas naturales. Por otro lado, evaluar las dimensiones genética y filogenética dotará de herramientas analíticas que pueden ser de utilidad para dirigir estrategias de conservación de representación de la historia evolutiva de los riesgos que representan la introgresión genética y los procesos de extinción biológica. Esto resulta particularmente importante en áreas donde el cambio de uso de suelo y el riesgo de invasiones biológicas ponen en riesgo a especies endémicas y zonas de alto recambio taxonómico.

Entender el proceso de pérdida de biodiversidad, así como manejar sus potenciales consecuencias representa un reto importante que requiere del esfuerzo dirigido de la comunidad científica. Como respuesta, la formación de la Red para el Estudio de Fauna Nativa en Ambientes Antropizados (REFAMA, 2016) representa un paso importante. Ésta agrupación, que incorpora académicos de diversas instituciones del país, ofrece una alternativa valiosa para detonar el

desarrollo de proyectos de amplia escala geográfica, orientados en diferentes grupos taxonómicos (al menos de animales) que permitan avanzar hacia un mejor entendimiento de la homogeneización biótica, sus consecuencias y como enfrentarlas.

Conclusiones

En el proceso de satisfacer sus necesidades, el humano ha definido nuevas condiciones ecológicas a lo largo del planeta, por medio de dos grandes mecanismos: transformación del hábitat y aumento de conectividad a través de los ecosistemas (Baiser et al., 2012; Corlett, 2015; Lewis y Maslin, 2015). Como consecuencia, se han detonado procesos de extinción de especies especialistas, e invasiones por especies generalistas (McKinney y Lockwood, 1999) que moldean la representación y distribución de la biodiversidad sobre la Tierra (McGill et al., 2015; Newbold et al., 2016). Desafortunadamente, el sentido de dichos cambios es negativo. La globalización de los procesos productivos, transformaciones ecológicas y mercados globales han provocado que nuestra herencia biológica, megadiversa y compleja, comience a degradarse. Las diferencias que enriquecen la biodiversidad y le dan identidad se están perdiendo poco a poco a lo largo del planeta, como consecuencia de la homogenización biótica (McKinney y Lockwood, 1999; McGill et al., 2015). Esto compromete la funcionalidad y resiliencia de los ecosistemas a largo plazo (Olden et al. 2004). La biodiversidad en todos sus niveles (genético, taxonómico, filogenético y funcional) está sujeta a la influencia de la erosión de diferencias bióticas. Estas son las implicaciones de “*hacer surco a la espesura*”. Sin embargo, al estudiar las afectaciones que hemos impulsado, encontramos también elementos importantes para impulsar en sentido contrario los mecanismos de la homogeneización. Es necesario impulsar el desarrollo de investigación para comprender mejor los mecanismos y consecuencias de este fenómeno en México, dada la vulnerabilidad de su biodiversidad ante este fenómeno, buscando evitar la erosión del patrimonio biológico que sustenta el bienestar humano.

Literatura citada

Aguirre Muñoz, A., Mendoza Alfaro, R., Arredondo Ponce, H., Arriaga Cabrera, L., Campos González, E., Contreras Balderas, S. y Rodríguez Malagón, M. (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 277-318). Mexico: CONABIO.

- Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J. L., Kuhn, I., Macgregor-Fors, I., McDonnell, M., Mortberg, U., Pysek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., Winter, M. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133330. doi: 10.1098/rspb.2013.3330
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P. L., Santos, B. A., Tabarelli, M., Chazdon, R., Kitzberger, T. (2013). Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101: 1449-1458. doi: 10.1111/1365-2745.12153
- Baiser, B., Olden, J. D., Record, S., Lockwood, J. L., McKinney, M. L. (2012). Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4772-4777. doi: 10.1098/rspb.2012.1651
- Baiser, B., y Lockwood, J. L. (2011). The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 20: 134-144. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00583.x
- Ball-Damerow, J. E., M'Gonigle, L. K., Resh, V. H. (2014). Changes in occurrence, richness, and biological traits of dragonflies and damselflies (Odonata) in California and Nevada over the past century. *Biodiversity and Conservation* 23: 2107-2126. doi: 10.1007/s10531-014-0707-5
- Banha, F., Marques, M., Anastácio, P. M. (2014). Dispersal of two freshwater invasive macroinvertebrates, *Procambarus clarkii* and *Physella acuta*, by off-road vehicles. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 582-591. doi: 10.1002/aqc.2453
- Barbanera, F., Forcina, G., Cappello, A., Guerrini, M., van Grouw, H., Aebischer, N. J. (2014). Introductions over introductions: the genomic adulteration of an early genetically valuable alien species in the United Kingdom. *Biological Invasions* doi: 10.1007/s10530-014-0739-5
- Barbanera, F., Pergams, O. R. W., Guerrini, M., Forcina, G., Panayides, P., Dini, F. (2010). Genetic consequences of intensive management in game birds. *Biological Conservation* 143: 1259-1268. doi: 10.1016/j.biocon.2010.02.035

- Barnagaud, J. Y., Devictor, V., Jiguet, F., Archaux, F. (2011). When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography* 20: 630-640. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00629.x
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halfpeter, G., McGeoch, M. (2014). The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography* 41: 1991-2002. doi: 10.1111/jbi.12351
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga, A., Orme, D., Villéger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F. (2013). betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components (Version version 1.3.). Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Ben Rais Lasram, F., Mouillot, D. (2008). Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions* 11: 697-711. doi: 10.1007/s10530-008-9284-4
- Blair, R. B. (2001). Creating a Homogeneous Avifauna. In Marzluff, J. M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 459-486). UK: Kluwer Academic Publishers.
- Britton, J. R., Gozlan, E. (2013). Geo-politics and freshwater fish introductions: How the Cold War shaped Europe's fish allodiversity. *Global Environmental Change* 23: 1566-1574. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2013.09.017
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P. (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19: 387-400. doi: 10.1111/gcb.12056
- Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97: 449-458.

- Cadotte, M. W., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Cavender-Bares, J., Harpole, W. S., Cleland, E., y Davies, K. F. (2010). Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. *Diversity and Distributions* 16: 892-901. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00700.x
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Cassey, P., Blackburn, T. M., Russell, G. J., Jones, K. E., Lockwood, J. L. (2004). Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Global Change Biology* 10: 417-426. doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00748.x
- Cassey, P., Lockwood, J. L., Blackburn, T. M., Olden, J. D. (2007). Spatial scale and evolutionary history determine the degree of taxonomic homogenization across island bird assemblages. *Diversity and Distributions* 13: 458-466. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00366.x
- Castro, S. A., Daehler, C. C., Silva, L., Torres-Santana, C. W., Reyes-Betancort, J. A., Atkinson, R., Jaramillo, P., Guezou, A., Jaksic, F. M. (2010). Floristic homogenization as a teleconnected trend in oceanic islands. *Diversity and Distributions* 16: 902-910. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00695.x
- Castro, S. A., Jaksic, F. M. (2008b). Role of non-established plants in determining biotic homogenization patterns in Pacific Oceanic Islands. *Biological Invasions* 10: 1299-1309. doi: 10.1007/s10530-007-9204-z
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 2015, 1: doi: 10.1126/sciadv.1400253
- Challenger, A., Dirzo, R., López-Acosta, J. C., Mendoza, E., Lira-Noriega, Andrés, y Cruz, I. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 37-73). Mexico: CONABIO.

- Cheng, L., Blanchet, S., Loot, G., Villéger, S., Zhang, T., Lek, S., Lek-Ang, S. L., Z. (2014). Temporal changes in the taxonomic and functional diversity of fish communities in shallow Chinese lakes: the effects of river-lake connections and aquaculture. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 23-34. doi: 10.1002/aqc.2418
- Cisneros, L. M. (2014). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions* 1-11. doi: 10.1111/ddi.12277
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 222-228. doi: 10.1890/080216
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L., Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* 127: 336-344. doi: 10.1016/j.biocon.2005.06.035
- Corlett, R. T. (2015). The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 36-41. doi: 10.1016/j.tree.2014.10.007
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., Ackerly, D. D. (2006). A trait based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- Crispo, E., Moore, J. S., Lee-Yaw, J. A., Gray, S. M., Haller, B. C. (2011). Broken barriers: human-induced changes to gene flow and introgression in animals: an examination of the ways in which humans increase genetic exchange among populations and species and the consequences for biodiversity. *Bioessays* 33: 508-518. doi: 10.1002/bies.201000154
- Croci, S., Butet, A., Clergeau, P. (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110: 223-240. doi: 10.1525/cond.2008.8409
- Crosby, A. W. (1994). The homogenization of the planetary biome. En: Chapple, C. K. (Ed.), *Ecological prospects: scientific, religious, and aesthetic perspectives*. (Vol. 25-36). Albany: State University of New York Press.

- Davey, C. M., Chamberlain, D. E., Newson, S. E., Noble, D. G., Johnston, A. (2012). Rise of the generalists: evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography* 21: 568-578. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00693.x
- Davey, C. M., Devictor, V., Jonzen, N., Lindstrom, A., Smith, H. G. (2013). Impact of climate change on communities: revealing species' contribution. *Journal of Animal Ecology*, 82: 551-561. doi: 10.1111/1365-2656.12035
- De Coster, G., Banks-Leite, C., Metzger, J. P. (2015). Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20142844. doi: 10.1098/rspb.2015.2844
- del Val, E., Balvanera, P., Castellarini, F., Espinosa-García, F., Murguía, M. y Pacheco, C. (2015). Identifying areas of high invasion risk: a general model and an application to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 208-216. doi: 10.7550/rmb.44743
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D. (2008a). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17: 252-261. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. y Jiguet, F. (2007). Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conserv Biol*, 21(3), 741-751. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00671.x
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F. (2008b). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514. doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x
- Díaz, S., Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. Stuart, Tilman, D. (2004). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4: 1300-1305. doi:10.1371/journal.pbio.0040277

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.

Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen.

Escalante, M. A., García-de León, F. J., Dillman, C. B., de los Santos-Camarillo, A., George, A., Barriga-Sosa, I. de los A., Ruiz-Luna, A., Mayden, R. L., Manel, S. (2014). Genetic introgression of cultured rainbow trout in the Mexican native trout complex. *Conservation Genetics* 15: 1063-1071. doi: 10.1007/s10592-014-0599-7

Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D., Gaston, K. J. (2011). What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17: 32-44. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02247.x

Feio, M. J., Doledec, S., Graca, M. A. (2015). Human disturbance affects the long-term spatial synchrony of freshwater invertebrate communities. *Environmental Pollution* 196: 300-308. doi: 10.1016/j.envpol.2014.09.026

Ferenc, M., Sedláček, O., Fuchs, R., Dinetti, M., Fraissinet, M., Storch, D. (2014). Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 23: 479-489. doi: 10.1111/geb.12130

Filippi-Codaccioni, O., Clobert, J. y Julliard, R. (2009). Urbanisation effects on the functional diversity of avian agricultural communities. *Acta Oecologica* 35: 705-710.

Filloy, J., Grosso, S., Bellocq, M. I. (2015). Urbanization altered latitudinal patterns of bird diversity-environment relationships in the southern Neotropics. *Urban Ecosystems* 18: 777-791. doi: 10.1007/s11252-014-0429-1

Filloy, J., Zurita, G. A., Corbelli, J. M., Bellocq, M. I. (2010). On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica* 36: 333-338. doi: 10.1016/j.actao.2010.02.007

Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N. K., Klein, A.M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhler, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C. N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T. y Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications* 6: 8568. doi:10.1038/ncomms9568

Garcillán, P. P., Dana, E. D., Rebman, J. P., Peñas, J. (2014). Effects of alien species on homogenization of urban floras across continents: a tale of two mediterranean cities in two different continents. *Plant Ecology and Evolution* 147: 3-9. doi: 10.5091/plecevo.2014.950

Gardner, T.A., Barlow, J., Sodhi, N. S., Peres, C. A. (2010). A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation* 143: 2293-2300. doi: 10.1016/j.biocon.2010.05.017

Gauzere, P., Jiguet, F., Devictor, V. (2015). Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences. *Global Change Biology* 21: 3367-3378. doi: 10.1111/gcb.12917

Godet, L., Gaüzere, P., Jiguet, F., Devictor, V. (2015). Dissociating several forms of commonness in birds sheds new light on biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 24: 416-426. doi: 10.1111/geb.12266

Gossner, M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S. C., Sikorski, J., Tesfaye, W., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T, Ré Jorge, L., Jung, K., Keyel, A. C., Klein, A. M., Klemmer, S., Krauss,

- J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašalić, E., Penone, C., Perović, D. J. Purschke, O., Schall, P., Socher, S. A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschardtke, T., Türke, M., Venter, P. C., Weiner, C. N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W., W., Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540: 266-269. 10.1038/nature20575.
- Groffman, P. M., Cavender-Bares, J., Bettez, N. D., Grove, J. M., Hall, S. J., Heffernan, J. B., Hobbie, S. E., Larson, K. L., Morse, J. L., Neill, C., Nelson, K., O'Neil-Dunne, J., Ogden, L., Pataki, D. E. Polsky, C., Chowdhury, R. R., Steele, M. K. (2014). Ecological homogenization of urban USA. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12: 74-81. doi: 10.1890/120374
- Haslem, A., Nimmo, D. G., Radford, J. Q., Bennett, A. F. (2015). Landscape properties mediate the homogenization of bird assemblages during climatic extremes. *Ecology* 96 3165–3174. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/14-2447.1>
- Heinrichs, S., Schmidt, W. (2016). Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. *Applied Vegetation Science* doi:10.1111/avsc.12255
- Hiley, J. R., Bradbury, R. B., Thomas, C. D. (2016). Impacts of habitat change and protected areas on alpha and beta diversity of Mexican birds. *Diversity and Distributions* 22: 1245–1254. 10.1111/ddi.12483
- Hobbs, R. J., Higgs, E., Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 599-605. doi: 10.1016/j.tree.2009.05.012
- Holmes, S. A., Webster, C. R. (2010). Herbivore-induced expansion of generalist species as a driver of homogenization in post-disturbance plant communities. *Plant Ecology* 212: 753-768. doi: 10.1007/s11258-010-9858-y
- Hölting, M., Bovolo, C. I., Ernst, R. (2016). Facing complexity in tropical conservation: how reduced impact logging and climatic extremes affect beta diversity in tropical amphibian assemblages. *Biotropica* 48: 528–536.

- Howes, A., Mac Nally, R., Loyn, R., Kath, J., Bowen, M., McAlpine, C., Maron, M. (2014). Foraging guild perturbations and ecological homogenization driven by a despotic native bird species. *Ibis* 156: 341-354.
- Hughes, K. A., Convey, P., Huiskes, A. H. L. (2014). Global Movement and Homogenisation of Biota: Challenges to the Environmental Management of Antarctica. En Tin, T., Liggett, D., Maher, P. T. Lamers, M. (eds.) *Antarctic Futures - Human Engagement with the Antarctic Environment*. (pp. 113-137). The Netherlands. Springer.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46: 10-18. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x
- Ibarra, J. T., Martin, K. (2015). Biotic homogenization: Loss of avian functional richness and habitat specialists in disturbed Andean temperate forests. *Biological Conservation* 192: 418-427.
- Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L. (2003). Spatial similarity of urban bird communities: a multiscale approach. *Journal of Biogeography* 30: 1183-1193.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9: 1237-1244. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R., Boucher, T. (2007). Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare. *Science* 316: 1866-1869.
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R., Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecology Letters* 15: 963-970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
- Katsanevakis, S., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Ben Rais L. F., Zenetos, A., Cardoso, A. C. (2014). Invading the Mediterranean Sea: biodiversity patterns shaped by human activities. *Frontiers in Marine Science* 1. doi: 10.3389/fmars.2014.00032
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

Kerbiriou, C., Le Viol, I., Jiguet, F., Devictor, V. (2009). More species, fewer specialists: 100 years of changes in community composition in an island biogeographical study. *Diversity and Distributions* 15: 641-648. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00569.x

Knapp, S., Dinsmore, L., Fissore, C., Hobbie, S. E., Jakobsdottir, I., Kattge, J., King, J. Y., Klotz, S., Mcfadden, J. P., Cavender-Bares, J. (2012). Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology* 93: S83-S98.

Knop, E. (2015). Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology*. 22: 228–236. doi:10.1111/gcb.13091

Koh, L. P., Gardner, T. A. (2010). Conservation in human-modified landscapes. In Sodhi, N. S. y Ehrlich, P. R. (Eds.), *Conservation Biology for all* (pp. 236-261). United States. Oxford University Press.

Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 323-364). Mexico: CONABIO.

Kühn, I., Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127: 292-300. doi: 10.1016/j.biocon.2005.06.033

La Sorte, F. A. y McKinney, M. L. (2006). Compositional similarity and the distribution of geographical range size for assemblages of native and non-native species in urban floras. *Diversity and Distributions* 12: 679-686.

La Sorte, F. A., Aronson, M. F. J., Williams, N. S. G., Celesti-Gradow, L., Cilliers, S., Clarkson, B. D., Dolan, R. W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., Pyšek, P., Siebert, S., Winter, M. (2014). Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography* 23: 769-779. doi: 10.1111/geb.12159

La Sorte, F. A., Boecklen, W. J. (2005). Temporal turnover of common species in avian assemblages in North America. *Journal of Biogeography* 32: 1151-1160. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01271.x

La Sorte, F. A., McKinney, M. L. y Pysek, P. (2007). Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13: 913-921.

La Sorte, F. A., McKinney, M. L., Pysek, P., Klotz, S., Rapson, G. L., Celesti-Grapow, L. y Thompson, K. (2008). Distance decay of similarity among European urban floras: the impact of anthropogenic activities on β diversity. *Global Ecology and Geogeography* 17: 363-371.

Lack, J. B., Greene, D. U., Conroy, C. J., Hamilton, M. J., Braun, J. K., Mares, M. A., Van Den Bussche, R. A. (2012). Invasion facilitates hybridization with introgression in the *Rattus rattus* species complex. *Molecular Ecology* 21: 3545-3561. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05620.x

LaLiberté, E., Tylianakis, J. M. (2010). Deforestation homogenizes tropical parasitoid–host networks. *Ecology* 91: 1740-1747.

Lambdon, P. W., Lloret, F., Hulme, P. E. (2008). Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity and Distributions* 14: 774-785. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00490.x

Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindstrom, A., Pearce-Higgins, J. W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V. (2012). More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biology Letters* 8: 780-782. doi: 10.1098/rsbl.2012.0496

Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., Brosse, S. (2007). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 14: 291-300. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00409.x

Leveau, L. M., Isla, F. I., Bellocq, M. I. (2015). Urbanization and the temporal homogenization of bird communities: a case study in central Argentina. *Urban Ecosystems* 18: 1461–1476. doi: 10.1007/s11252-015-0469-1

- Lewis, S. L., Maslin, M. A. (2015). Defining the anthropocene. *Nature* 519: 171-180. doi: 10.1038/nature14258
- Li, D., Waller, D. M. (2015). Drivers of observed biotic homogenization in pine barrens of central Wisconsin. *Ecology* 96: 1030-1041. doi: doi.org/10.1890/14-0893.1
- Lizée, M. H., Mauffrey, J. F., Tatoni, T., Deschamps-Cottin, M. (2011). Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators* 11: 353-361. doi: 10.1016/j.ecolind.2010.06.003
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M., Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17: 287-296. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x
- Lockwood, J. L., Brooks, Thomas M., McKinney, M. L. (2000). Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Animal Conservation* 3: 27-35.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Lubomír, T., Ricotta, C. 2016. Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science* 27: 452-459.
- Lososová, Z., Chytrý, Milan, Tichý, Lubomír, Danihelka, Jiří, Fajmon, Karel, Hájek, Ondřej, Řehořek, Vladimír. (2012). Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145(1), 179-184. doi: 10.1016/j.biocon.2011.11.003
- Lougheed, V. L., McIntosh, M. D., Parker, C. A., Stevenson, R. J. (2008). Wetland degradation leads to homogenization of the biota at local and landscape scales. *Freshwater Biology* 53: 2402-2413. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02064.x
- Luck, G. W., Smallbone, L. T. (2011). The impact of urbanization on taxonomic and functional similarity among bird communities. *Journal of Biogeography* 38, 894-906. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02449.x
- Mac Nally, R., Fleishman, E., Bulluck, L. P., Betrus, C. J. (2004). Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917-929.

- Malagamba-Rubio, A., MacGregor-Fors, I. y Pineda-López, R. (2013). Comunidades de aves en áreas verdes de la ciudad de Santiago de Querétaro, México. *Ornitología Neotropical* 24: 371-386.
- Marchetti, M. P., Lockwood, J. L., Light, T. (2006). Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318. doi: 10.1016/j.biocon.2005.04.025
- Martin, L., Wilsey, B. J. (2015). Differences in beta diversity between exotic and native grasslands vary with scale along a latitudinal gradient. *Ecology* 96: 1042-1051.
- Mattingly, W. B., Orrock, J. L., Collins, C. D., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Veldman, J. W., Walker, J. L. (2015). Historical agriculture alters the effects of fire on understory plant beta diversity. *Oecologia* 177: 507-518. doi: 10.1007/s00442-014-3144-y
- Mayfield, M., Boni, M. F., Daily, G. C., Ackerly, D. D. (2005). Species and Functional Diversity of Native and Human-Dominated Plant Communities. *Ecology* 86: 2365-2372.
- McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J., Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 104-113. doi: 10.1016/j.tree.2014.11.006
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- McKinney, M. L. (1998). On Predicting Biotic Homogenization: Species-Area Patterns in Marine Biota. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 297-301.
- McKinney, M. L. (2004). Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness. *Biological Invasions* 6: 495-504.
- McKinney, M. L. (2005). Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA. *Diversity and Distributions* 11: 367-374. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00181.x
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.005

- McKinney, M. L. (2008). Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends. *Journal of Biogeography* 35: 1960-1961. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02011.x
- McKinney, M. L., La Sorte, F. A. (2007). Invasiveness and homogenization: synergism of wide dispersal and high local abundance. *Global Ecology and Biogeography* 16: 394-400. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.000296.x
- McKinney, M. L., Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
- McKinney, M. L., Lockwood, J. L. (2001a). *Biotic Homogenization*. New York: Kluwer Academic. Plenum Publishers.
- McKinney, M. L., Lockwood, J. L. (2001b). Biotic Homogenization: A sequential and selective process. En M. L. McKinney y Lockwood, J. L. (Eds.), *Biotic Homogenization* (pp. 1-17). New York: Kluwer Academic. Plenum Publishers.
- McKinney, M.L. (2005) New Pangea: homogenizing the future biosphere. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 119–129.
- Meffert, P. J., Dziok, F. (2013). The influence of urbanisation on diversity and trait composition of birds. *Landscape Ecology* 28: 943-957.
- Mejía-Mojica, H., Contreras-MacBeath, T., Ruiz-Campos, G. (2015). Relationship between environmental and geographic factors and the distribution of exotic fishes in tributaries of the balsas river basin, Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 98: 611-621. doi: 10.1007/s10641-014-0298-8
- Melo, F. P., Arroyo-Rodriguez, V., Fahrig, L., Martinez-Ramos, M., Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462-468. doi: 10.1016/j.tree.2013.01.001
- Mendes, L. W., Kuramae, E. E., Navarrete, A. A., van Veen, J. A., Tsai, S. M. (2014). Taxonomical and functional microbial community selection in soybean rhizosphere. *The International Society for Microbial Ecology Journal* 8: 1577-1587. doi: 10.1038/ismej.2014.17

- Miyazono, S., Patino, R., Taylor, C. M. (2015). Desertification, salinization, and biotic homogenization in a dryland river ecosystem. *The Science of the Total Environment* 511C: 444-453. doi: 10.1016/j.scitotenv.2014.12.079
- Monnet, A. C., Jiguet, F., Meynard, C. N., Mouillot, D., Mouquet, N., Thuiller, W., Devictor, V. (2014). Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography* 23: 780-788. doi: 10.1111/geb.12179
- Morelli, F., Benedetti, Y., Ibañez-Álamo, J. D., Jokimäki, J., Mänd, R., Tryjanowski, P., Møller, A. P. (2016). Evidence of evolutionary homogenization of bird communities in urban environments across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1284–1293. doi:10.1111/geb.12486
- Mori, A. S., Ota, A. T., Fujii, S., Seino, T., Kabeya, D., Okamoto, T., Ito, M. T., Kaneko, N., Hasegawa, M. (2015). Biotic homogenization and differentiation of soil faunal communities in the production forest landscape: taxonomic and functional perspectives. *Oecologia* 177: 533-544. doi: 10.1007/s00442-014-3111-7
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Morse, N. B., Pellissier, P. A., Cianciola, E. N., Brereton, R. L., Sullivan, M. M., Shonka, N. K., Wheeler, T. B., McDowell, W. H. (2014). Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecology and Society* 19: 12. doi: 10.5751/es-06192-190212
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 167-177. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004
- Moyle, P. B., Mount, J. F. (2007). Homogenous rivers, homogenous faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 5711-5712. doi: 10.1073/pnas.0701457104
- Muhlfeld, C. C., Kalinowski, S. T., McMahon, T. E., Taper, M. L., Painter, S., Leary, R. F., Allendorf, F. W. (2009). Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters* 5: 328-331. doi: 10.1098/rsbl.2009.0033

- Muhlfeld, C. C., Kovach, R. P., Jones, L. A., Al-Chokhachy, R., Boyer, M., Leary, R. F. Lowe, W. H., Luikart, G., Allendorf, F. W. (2014). Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change. *Nature Climate Change* 4, 620-624. doi:10.1038/nclimate2252
- Murthy, A. C., Fristoe, T. S. y Burguer, J. R. (2016). Homogenizing effects of cities on North American winter bird diversity. *Ecosphere* 7: e01216 doi: 10.1002/ecs2.1216.
- Naaf, T., Wulf, M. (2010). Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation* 143: 848-855. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.027
- Nekola, J. C., White, P. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Gray, C. L., Scharlemann, J. P. W., Börger, L., Phillips, H. R. P., Sheil, D., Lysenko, I. Purvis, A. (2016). Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography* 39: 1151–1163. doi:10.1111/ecog.01932
- Newbold, T., Scharlemann, J. P., Butchart, S. H., Şekercioğlu, C. H., Alkemade, R., Booth, H., Purves, D. W. (2013). Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceeding of The Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122131. doi: 10.1098/rspb.2012.2131
- Ochoa-Ochoa, L., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A. y Rodríguez, P. (2014). Spacial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 918-930.
- Ohashi, H., Hoshino, Y. (2014). Disturbance by large herbivores alters the relative importance of the ecological processes that influence the assembly pattern in heterogeneous meta-communities. *Ecology and Evolution* 4: 766-775. doi: 10.1002/ece3.987
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33: 2027-2039. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x
- Olden, J. D. y Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113-120. doi: 10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x

- Olden, J. D., Comte, L. y Giam, X. (2016). Biotic Homogenization. en: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0020471.pub2
- Olden, J. D., Douglas, M. E., Douglas, M. R. (2005). The Human Dimensions of Biotic Homogenization. *Conservation Biology* 19: 2036-2038. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00288.x
- Olden, J. D., Lockwood, J. L., Parr, C. L. (2011). Biological Invasions and the Homogenization of Faunas and Floras. En Ladle, J. L. y Whittaker, R. J. (Eds.). *Conservation Biogeography* (pp. 224-243). Blackwell Publishing Ltd.
- Olden, J. D., Poff, N. L. (2003). Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *The American Naturalist* 162: 442-460.
- Olden, J. D., Poff, N. L. (2004). Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 283. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.004
- Olden, J. D., Poff, N. L. y McKinney, M. L. (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127: 261-271.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.010
- Oliveira da Cunha Bitar Y., Juen, L., Pinheiro Cardoso, L., dos Santos-Costa, M. C. (2015). Anuran Beta Diversity in a Mosaic Anthropogenic Landscape in Transitional Amazon. *Journal of Herpetology* 49: 75-82. doi: 10.1670/13-041
- Palma, E., Catford, J. A., Corlett, R. T., Duncan, R. P., Hahs, A. K., McCarthy, M. A., McDonnell, M. J., Thompson, K., Williams, N. S. G., Vesk, P. A. (2016). Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 39: 001-012. doi:10.1111/ecog.02516
- Paz-Silva, C., Sepúlveda, R. D., Barbosa, O. (2016). Nonrandom filtering effect on birds: species and guilds response to urbanization. *Ecology and Evolution* 6: 3711– 3720.

- Perea, R., Girardello, M., San Miguel, A. (2014). Big game or big loss? High deer densities are threatening woody plant diversity and vegetation dynamics. *Biodiversity and Conservation* 23: 1303-1318. doi: 10.1007/s10531-014-0666-x
- Pettesse, M. L., Petrere, M. (2012). Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. *Ecological Engineering* 48: 109-116. doi: 10.1016/j.ecoleng.2011.06.033
- Pool, T. K., Olden, J. D. (2012). Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions* 18: 366-376. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00836.x
- Pradervand, J. N., Pellissier, L., Randin, C. F., Guisan, A. (2014). Functional homogenization of bumblebee communities in alpine landscapes under projected climate change. *Climate Change Responses* 1(1). doi: doi:10.1186/s40665-014-0001-5
- Puga-Caballero, A., MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R. (2014). Birds at the urban fringe: avian community shifts in different peri-urban ecotones of a megacity. *Ecological Research* 29: 619-628. doi: 10.1007/s11284-014-1145-2
- Püttker, T., de Arruda-Bueno, A., Prado, P. I., Pardini, R. (2015). Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos* 124: 206-215. doi: 10.1111/oik.01018
- Qian, H., Guo, Q. (2010). Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions* 16: 119-125. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00627.x
- Qian, H., McKinney, M. L. y Kühn, I. (2008). Effects of introduced species on floristic similarity: Comparing two US states. *Basic and Applied Ecology* 9: 617-625.
- Qian, H., Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters* 9: 1293-1298. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00982.x
- Quintero, C., Morales, C. L., Aizen, M. A. (2009). Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodiversity and Conservation* 19: 257-274. doi: 10.1007/s10531-009-9720-5

- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of Fish Faunas Across the United States. *Science* 288: 854-856. doi: 10.1126/science.288.5467.854
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 291-315. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429
- Rahel, F. J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696-710. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01708.x
- Rahel, F. J. (2010). Homogenization, Differentiation, and the Widespread Alteration of Fish Faunas. *American Fisheries Society Symposium*. 73: 311-326.
- Ramírez-Bautista, A. y Pineda-López, R. (Eds.). (2016). Fauna Nativa en Ambientes Antropizados. CONACYT-UAQ. Querétaro. México.
- Rhymer, J. M. (2006). Extinction by hybridization and introgression in anatine ducks. *Acta Zoologica Sinica* 52: 583-585.
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation* 25: 943-956.
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21: 329-336. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x
- Ricotta, C., Celesti-Gradow, L., Kuhn, I., Rapson, G., Pyšek, P., La Sorte, F. A., Thompson, K. (2014). Geographical constraints are stronger than invasion patterns for European urban floras. *PLoS One* 9: e85661. doi: 10.1371/journal.pone.0085661
- Ricotta, C., La Sorte, F. A., Pyšek, P., Rapson, G. L., Celesti-Gradow, L., Thompson, K. (2012). Phylogenetic beta diversity of native and alien species in European urban floras. *Global Ecology and Biogeography* 21: 751-759. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00715.x
- Rius, M., Clusella-Trullas, S., McQuaid, C. D., Navarro, R. A., Griffiths, C. L., Matthee, C. A., von der Heyden, S., Turon, X. (2014). Range expansions across ecoregions: interactions of climate

change, physiology and genetic diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 76-88. doi: 10.1111/geb.12105

Robertson, O. J., McAlpine, C., House, A., Maron, M. (2013). Influence of interspecific competition and landscape structure on spatial homogenization of avian assemblages. *PLoS One* 8: e65299. doi: 10.1371/journal.pone.0065299

Rodrigues, J. L. M., Pellizari, V. H., Mueller, R., Baek, K., da C. Jesus, E., Paula, F. S., Mirza, B., Hamaoui, G. S., Tsaie, S. M., Feigl, B., Tiedjeg, J. M., Bohannanc, B. J. M., Nüsslein, K. (2013). Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 988-993.

Rodríguez-García, M. J., Galián, J. (2014). Lack of mitochondrial genetic structure in the red-legged partridge *Alectoris rufa* (Phasianidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52: 59-64. doi: 10.1111/jzs.12039

Rogers, D., Rooney, T., Olson, D., Waller, D. M. (2008). Shifts in Southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology* 89: 2482-2492.

Rooney, T. P. (2008). High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology*. 202: 103-111. doi: 10.1007/s11258-008-9489-8

Rosenblad, K., Sax, D. F. (2016). A new framework for investigating biotic homogenization and exploring future trajectories: oceanic island plant and bird assemblages as a case study. *Ecography* 39: 001-010. doi: 10.1111/ecog.02652

Rosenzweig, M. L. (2003). Reconciliation ecology and the future of species diversity. *Oryx* 37: 194-205. doi: 10.1017/s0030605303000371

Ross, L. C., Woodin, S. J., Hester, A. J., Thompson, D. B. A., Birks, H. J. B. (2012). Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades. *Journal of Vegetation Science* 23: 755-770.

Rozzi, R. (2013). Biocultural ethics: From biocultural homogenization toward biocultural conservation. In Rozzi, R., Pickett, S.T.A., Palmer, C., Armesto, J. J., Callicott, J. B. (Eds.), *Linking*

Ecology and Ethics for a Changing World. Values, Philosophy, and Action (pp. 9-32). Springer, New York.

Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Andrade, J. L., Reyes-García, C., Jackson, P. C. y Paz, H. (2017). Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters* 12: 055004 <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>

Sánchez-Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva I. A. y Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 75-129). CONABIO, México.

Sangil, C., Sansón, M., Clemente, S., Alfonso-Carrillo, J., Hernández, J. C. (2014). Contrasting the species abundance, species density and diversity of seaweed assemblages in alternative states: Urchin density as a driver of biotic homogenization. *Journal of Sea Research* 85: 92-103. doi: 10.1016/j.seares.2013.10.009

Savage, J., Vellend, M. (2014). Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography* 37: 1-10. doi: 10.1111/ecog.01131

Schulte, L. A., Mladenoff, D. J., Crow, T. R., Merrick, L. C., Cleland, D. T. (2007). Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use. *Landscape Ecology* 22: 1089-1103.

Schultz, A., Tingley, Morgan W. y Bowie, R. C. K. (2011). A Century of Avian Community Turnover in an Urban Green Space in Northern California. *The Condor*, 114(2), 258-267. doi: 10.1525/cond.2012.110029

Schwartz, M. W., Thorne, J. H., Viers, J. H. (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation* 127: 282-291. doi: 10.1016/j.biocon.2005.05.017

Seehausen, O. (2006). Conservation: Losing biodiversity by reverse speciation. *Current Biology*, 16(9), 334-337. doi: 10.1016/j.cub.2006.03.080

- Şekercioglu, C. H. (2012). Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology* 153: 153-161. doi: 10.1007/s10336-012-0869-4
- Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M. (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26: 1816–1826. doi:10.1890/15-1673.1
- Shiganova, T. (2010). Biotic Homogenization of Inland Seas of the Ponto-Caspian. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 103-125. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120148
- Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Simonovich, M. A., Davis, K. B., Bohonak, A. J. (2013). Landscape homogenization threatens the genetic integrity of the endangered San Diego fairy shrimp *Branchinecta sandiegonensis* (Branchiopoda: Anostraca). *Journal of Crustacean Biology* 33: 730-740. doi: 10.1163/1937240X-00002164
- Siqueira, T., Lacerda, C. G. L. T., Saito, V. S. (2015). How does landscape modification induce biological homogenization in tropical stream metacommunities? *Biotropica* 47: 509-519. doi:10.1111/btp.12224
- Smith, K. G. (2006). Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties. *Biological Conservation* 127: 327-335. doi: 10.1016/j.biocon.2005.04.026
- Smith, K. G., Lips, K. R., Chase, J. M. (2009). Selecting for extinction: nonrandom disease-associated extinction homogenizes amphibian biotas. *Ecology Letters* 12: 1069-1078. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01363.x
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31: 67-80.
- Sol, D., Gonzalez-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., Lapiedra, O. (2014). Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology Letters* 17: 942-950. doi: 10.1111/ele.12297

- Solar, R. R. C., J. Barlow, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, J. R. Thomson, J. Louzada, M. Maues, N. G. Moura, V. H. Oliveira, J. C. Chaul, et al. (2015). How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18:1108–1118.
- Sonnier, G., Johnson, S. E., Amatangelo, K. L., Rogers, D. A., Waller, D. M. (2014). Is taxonomic homogenization linked to functional homogenization in temperate forests? *Global Ecology and Biogeography* 23: 894-902. doi:10.1111/geb.12164
- Sorace, A., Gustin, M. (2008). Homogenisation processes and local effects on avifaunal composition in Italian towns. *Acta Oecologica* 33: 15-26. doi: 10.1016/j.actao.2007.07.003
- Spear, D., Chown, S. L. (2008). Taxonomic homogenization in ungulates: patterns and mechanisms at local and global scales. *Journal of Biogeography* 35: 1962-1975. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01926.x
- Steinitz, O., Heller, J., Tsoar, A., Rotem, D., Kadmon, R. (2006). Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography* 33: 1044-1054. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01473.x
- Steinitz, O., Robledo-Arnuncio, J. J., Nathan, R. (2012). Effects of forest plantations on the genetic composition of conspecific native Aleppo pine populations. *Molecular Ecology* 21: 300-313. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05394.x
- Stohlgren, T. J., Pyšek, P., Kartesz, J., Nishino, M., Pauchard, A., Winter, M., Pino, J., Richardson, D. M., Wilson, J. R. U., Murray, B. R., Phillips, M. L., Ming-yang, L., Celesti-Grapow, L., Font, X. (2011). Widespread plant species: natives versus aliens in our changing world. *Biological Invasions* 13: 1931-1944. doi:10.1007/s10530-011-0024-9
- Tabarelli, M., Peres, C. A., Melo, F. P. L. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155: 136-140. doi: 10.1016/j.biocon.2012.06.020
- Taylor, E. B. (2010). Changes in taxonomy and species distributions and their influence on estimates of faunal homogenization and differentiation in freshwater fishes. *Diversity and Distributions* 16: 676-689. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00670.x

- Thiemann, J. A., Webster, C. R., Jenkins, M. A., Hurley, P. M., Rock, J. H., White, P. S. (2009). Herbaceous-layer impoverishment in a post-agricultural southern Appalachian landscape. *The American Midland Naturalist* 162: 148-168. doi: 10.1674/0003-0031-162.1.148
- Thomas, E. H., Brittingham, M. C., Stoleson, S. H. (2014). Conventional oil and gas development alters forest songbird communities. *The Journal of Wildlife Management* 78: 293-306. doi: 10.1002/jwmg.662
- Thompson, J. R., Carpenter, D. N., Cogbill, C. V., Foster, D. R. (2013). Four centuries of change in northeastern United States forests. *PLoS One* 8: e72540. doi: 10.1371/journal.pone.0072540
- Tobias, N., Monika, W. (2012). Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities? *Plant Ecology* 213: 431-443. doi: 10.1007/s11258-011-9990-3
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., Villéger, S. (2014). Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 574-584. doi: 10.1111/geb.12141
- Tscharntke, T., Şekercioğlu, C., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., Tylianakis, J. M. (2008). Landscape Constraints on Functional Diversity of Birds and Insects in Tropical Agroecosystems. *Ecology* 89: 944-951.
- Valls, L., Castillo-Escriva, A., Mesquita-Joanes, F., Armengol, X. (2016). Human-mediated dispersal of aquatic invertebrates with waterproof footwear. *Ambio* 45: 99-109 doi: 10.1007/s13280-015-0689-x
- Van Turnhout, C., Foppen, R., Leuven, R., Siepel, H., Esselink, H. (2007). Scale-dependent homogenization: Changes in breeding bird diversity in the Netherlands over a 25-year period. *Biological Conservation* 134: 505-516. doi: 10.1016/j.biocon.2006.09.011
- Vargo, E. L., Crissman, J. R., Booth, W., Santangelo, R. G., Mukha, D. V., Schal, C. (2014). Hierarchical genetic analysis of German cockroach (*Blattella germanica*) populations from within buildings to across continents. *PLoS One* 9: e102321. doi: 10.1371/journal.pone.0102321

- Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization in resident bird communities in Neotropical seasonal forests. *The Condor* 119: 275-288. doi: <http://dx.doi.org/10.1650/CONDOR-16-116.1>
- Velle, L. G., Nilsen, L. S., Norderhaug, A., Vandvik, V. (2014). Does prescribed burning result in biotic homogenization of coastal heathlands? *Global Change Biology* 20: 1429-1440. doi: 10.1111/gcb.12448
- Vilisics, F., Elek, Z., Lövei, G. L., Hornung, E. (2007). Composition of terrestrial isopod assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Pedobiologia* 51: 45-53. doi: 10.1016/j.pedobi.2006.12.004
- Villegas-Vallejos, M. A., Padial, A. A., Vitule, J. R. (2016). Human-Induced Landscape Changes Homogenize Atlantic Forest Bird Assemblages through Nested Species Loss. *PLoS One* 11: e0147058
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. (2011). Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 18003-18008. doi: 10.1073/pnas.1107614108
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., Jeschke, J. (2015). From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. *Diversity and Distributions* 21: 223-235. doi: 10.1111/ddi.12242
- Villéger, S., Grenouillet, G. y Brosse, S. (2014). Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1450-1460. doi: 10.1111/geb.12226
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681. doi: 10.1111/geb.12021
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499. doi: 10.1126/science.277.5325.494

- Vitule, J. R., Simões, S., F., Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111-120. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00821.x
- von der Lippe, M., Kowarik, I. (2008). Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions* 14: 18-25. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00401.x
- von Euler, F. (2000). Selective extinction and rapid loss of evolutionary history in the bird fauna. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 268: 127-130.
- White, J. T., Kerr, J. T. (2007). Human impacts on environment–diversity relationships: evidence for biotic homogenization from butterfly species richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 16: 290-299. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00298.x
- Wiegmann, S. M., Waller, D. M. (2006). Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of “winner” and “loser” plant species. *Biological Conservation* 129: 109-123. doi: 10.1016/j.biocon.2005.10.027
- Winter, M., Kühn, I., La Sorte, F. A., Schweiger, O., Nentwig, W., Klotz, S. (2010). The role of non-native plants and vertebrates in defining patterns of compositional dissimilarity within and across continents. *Global Ecology and Biogeography* 19: 332-342. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00520.x
- Winter, M., Kühn, I., Nentwig, W., Klotz, S. (2008). Spatial aspects of trait homogenization within the German flora. *Journal of Biogeography* 35: 2289-2297. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01967.x
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didziulis, V., Hejda, M., Hulme, P. E., Lambdon, P. W., Pergl, J., Pysek, P., Roy, D. B., Kuhn, I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 21721-21725. doi: 10.1073/pnas.0907088106

Wittig, R., Becker, U. (2010). The spontaneous flora around street trees in cities—A striking example for the worldwide homogenization of the flora of urban habitats. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205: 704-709. doi: 10.1016/j.flora.2009.09.001

Zarlenga, D. S., Hoberg, E., Rosenthal, B., Mattiucci, S., Nascetti, G. (2014). Anthropogenics: human influence on global and genetic homogenization of parasite populations. *Journal of Parasitology* 100: 756-772. doi: 10.1645/14-622.1

Zeni, J. O., Casatti, L. (2013). The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams. *Hydrobiologia* 726: 259-270. doi: 10.1007/s10750-013-1772-6

Zhang, Q., Hong, Y., Zou, F., Zhang, M., Lee, T. M., Song, X. y Rao, J. (2016). Avian responses to an extreme ice storm are determined by a combination of functional traits, behavioural adaptations and habitat modifications. *Science Reports* 6: 22344; doi: 10.1038/srep22344.

Tablas.

Tabla 1. Lista de trabajos que aportan evidencia acerca del filtraje ambiental derivado de la perturbación antropogénica y el aumento de conectividad como mecanismos que impulsan la homogeneización biótica. La tabla se presenta la información ordenada por dimensión de la biodiversidad en la cual está enfocada cada trabajo, indicando en que grupo de organismos se ha enfocado el estudio. Las citas completas se incluyen en la sección de literatura citada.

Grupo de organismos		Dimensión de la biodiversidad		
		Taxonomica	Filogenética	Funcional
Filtraje ambiental por perturbación humana	Cambio de uso de suelo			
	Bacterias	Rodrigues et al., 2013; Mendes et al. 2014; Gossner et al., 2016		
	Fungi	Rodrigues et al., 2013; Mendes et al., 2014; Gossner et al., 2016		
	Plantas vasculares	Kühn y Klotz, 2006; Olden et al., 2006; Schwartz et al., 2006; Schulte et al., 2007; La Sorte et al., 2008; Rogers et al., 2008; Naaf y Wulf, 2010; Lobo et al., 2011; Tabarelli et al., 2012; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Thompson et al., 2013; Garcillán et al., 2014; La Sorte et al., 2014; Li y Waller, 2015; Gossner et al., 2016; Heinrichs y Schmidt, 2016; Lososová et al., 2016; Ribeiro-Neto et al., 2016; Sfair et al., 2016; Sanaphre-Villanueva et al., 2017		Mayfield et al., 2005; Wiegmann y Waller, 2006; Winter et al., 2008; Palma et al. 2016; Sfair et al., 2016
	Artrópodos	Vilísics et al., 2007; White y Kerr, 2007; Quintero et al., 2009; Barragán et al., 2014; Ball-Damerow et al., 2014; Mori et al., 2015; Knop, 2015; Ribeiro-Neto et al., 2016; Gossner et al., 2016		Ball-Damerow et al., 2014; Pradervand et al., 2014
	Anfibios	Smith et al., 2009; Oliveira da Cunha Bitar et al., 2015	Smith et al., 2009	
	Aves	Blair, 2001; Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki, 2003; La Sorte y Boecklen, 2005; Olden et al., 2006; Clergeau et al., 2006; Van Turnhout et al., 2007; Sorace y Gustin, 2008; Devictor et al., 2008; Kerbiriou et al., 2009; Schultz et al., 2011;	Lockwood et al., 2000; von Euler, 2000; Morelli et al., 2016	Devictor et al., 2007; Devictor et al., 2008; Croci et al., 2008; Tschamtké et al., 2008; Devictor et al., 2009; Filippi-Kerbiriou et al., 2009; Codaccioni et al., 2009; Kerbiriou et

Grupo de organismos	Dimensión de la biodiversidad		
	Genética	Taxonomía	Filogenética
	Karp et al., 2012; Thomas et al., 2014; Ferenc et al., 2014	Thomas et al., 2014; Ferenc et al., 2014	al., 2009; Luck y Smallbone, 2011; Barnagaud et al., 2011
	Puga-Caballero et al., 2014; Filloy et al., 2015; Leveau et al., 2015; Murthy et al., 2016; Hiley et al., 2016; Villegas-Vallejos et al., 2016; Gossner et al., 2016; Vázquez-Reyes et al., 2017		Clavel et al., 2011; Le Viol et al., 2012; Meffert y Dzioek, 2013; Sol et al., 2014; Godet et al., 2015; Ibarra y Martin 2015; De Coster et al., 2015
Mamíferos	Püttker et al., 2015		
Plantas vasculares	Wiegmann y Waller, 2006; Schulte et al., 2007; Velle et al. 2014; Li y Waller, 2015; Mattingly et al., 2015		
Peces	Moyle y Mount, 2007		
Anfibios	Höbling et al., 2016		
Aves	Haslem et al., 2015		Zhang et al., 2016
Plantas vasculares	Rooney, 2008; Thiemann et al., 2009; Holmes y Webster, 2010; Perea et al., 2014; Ohashi y Hoshino, 2014		
Aves	Robertson et al., 2013; Howes et al., 2014		Robertson et al., 2013; Howes et al., 2014
Algas	Lougheed et al., 2008; Sangil et al., 2014		
Invertebrados acuáticos	Lougheed et al., 2008; Feio et al., 2015; Siqueira et al., 2015		Feio et al., 2015
Peces	Cheng et al., 2014; Miyazono et al., 2015		Villéger et al., 2013; Zeni y Casatti, 2013; Cheng et al., 2014
Invertebrados acuáticos	Simonovich et al., 2013		
Peces	Seehausen, 2006		
Aves	Rhymer, 2006		
Plantas	Steinitz et al., 2012	La Sorte et al., 2007	
Peces			
Aumento de conectividad	<i>Rompimiento de barreras locales</i>		
	<i>Introducción intencional</i>		

Grupo de organismos	Dimensión de la biodiversidad		
	Genética	Taxonomía	Filogenética
	Allendorf et al., 2001; Muhlefeld et al., 2009; Escalante et al., 2014	Rahel, 2000; Rahel, 2002; McKinney, 2005; Leprieur et al., 2007; Leprieur et al., 2007; Rahel, 2007; Lippe y Kowarik, 2008; Winter et al., 2010; Rahel, 2010; Taylor, 2010; Wittig y Becker, 2010; Villéger et al., 2011; Villéger et al., 2011; Petesse y Pezere, 2012; Pool y Olden, 2012; Britton y Gozlan, 2013; Toussaint et al., 2014; Villéger et al., 2015; Mejía-Mojica et al., 2015	Pool y Olden, 2012; Villéger et al., 2013; Villéger et al., 2014
Aves			
Barbanera et al., 2010; Rodríguez-García y Gallán, 2014; Barbanera et al., 2014	Winter et al., 2010		
Mamíferos			
	Spear y Chown, 2008		
Algas			
	Katsanevakis et al., 2014		
Plantas vasculares			
	McKinney, 2005; Kühn y Klotz, 2006; Olden et al., 2006; Qian y Ricklefs, 2006; Kühn y Klotz, 2006; La Sorte et al., 2007; McKinney y La Sorte, 2007; La Sorte et al., 2008; Lambdon et al., 2008; Lippe y Kowarik, 2008; Winter et al., 2010; Qian y Guo, 2010; Wittig y Becker, 2010; Lososová et al., 2012; Garcillán et al., 2014; La Sorte et al., 2014; Ricotta et al., 2014; Lososová et al., 2016	Lambdon et al., 2008; Winter et al., 2009; Cadotte et al., 2010; Knapp et al., 2012; Ricotta et al., 2012	
Endoparásitos			
Zarlenga et al., 2014			
Invertebrados marinos			
	Katsanevakis et al., 2014		
Artrópodos			
Várgo et al., 2014	Banba et al., 2014; Valls et al., 2016		
Peces			
	Rahel, 2000; Rahel, 2002; McKinney, 2005; Leprieur et al., 2007; Rahel, 2007; Shiganova, 2010; Rahel, 2010; Villéger et al., 2011; Katsanevakis et al., 2014; Villéger et al., 2015; Mejía-Mojica et al., 2015		
Reptiles			
	Smith, 2006		
Aves			
	La Sorte y Boecklen, 2005		

*Introducción
accidental*

FIGURAS.

Figura 1. Modelo conceptual generalizado del fenómeno de homogeneización biótica. El filtraje ambiental por cambios ecológicos y el aumento de conectividad entre áreas son los principales mecanismos de la homogeneización, mismos que impulsan la erosión de diferencias entre las biotas originales. Este modelo permite proyectar, al menos en términos teóricos, las necesidades de restauración para frenar la pérdida de diferencias biológicas. t_i = tiempo inicial, previo a la influencia del humano; t_f = tiempo final, después de la influencia del humano.

Figura 2. Modelo de la influencia de la escala espacial sobre el papel de las extinciones e invasiones biológicas en la homogeneización biótica. a) A escala local, la invasión del ave negra en los “bosques redondos” y “bosques cuadrados” aumenta los valores de disimilitud dentro de cada sistema (diferenciación biótica). Cuando se considera la escala regional, considerando la suma de las biotas en todos los “bosques redondos” y “cuadrados” como unidad de análisis, la invasión biológica erosiona las diferencias originales entre los sistemas (homogeneización biótica). b) A grandes escalas geográficas, la historia biogeográfica puede oscurecer el efecto de la influencia de las invasiones y extinciones sobre las diferencias bióticas a escala global. En este modelo, se ilustra la comparación entre dos regiones hipotéticas: azul y rojo, donde la influencia de una invasión común a ambas es menor a nivel global que regional o local. Se muestran los valores de disimilitud del índice de Sorensen.

Figura 1.

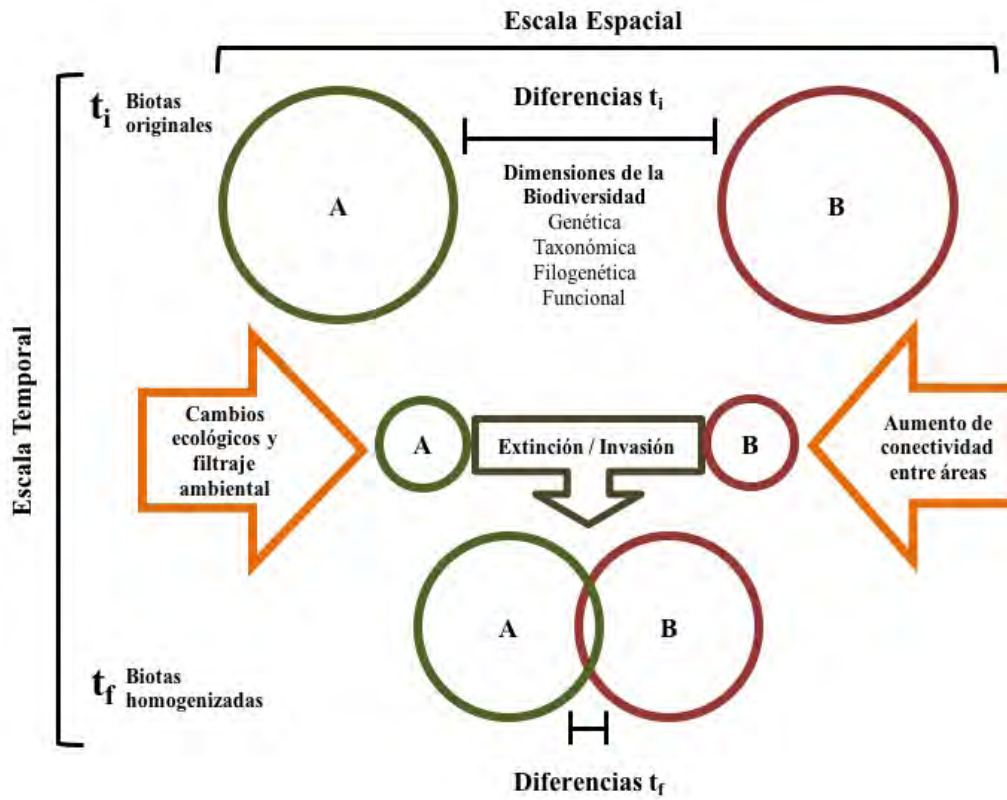


Figura 2A.

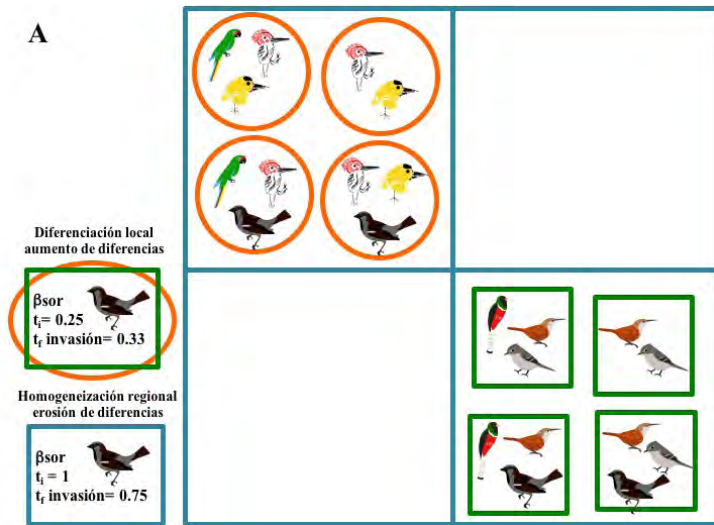
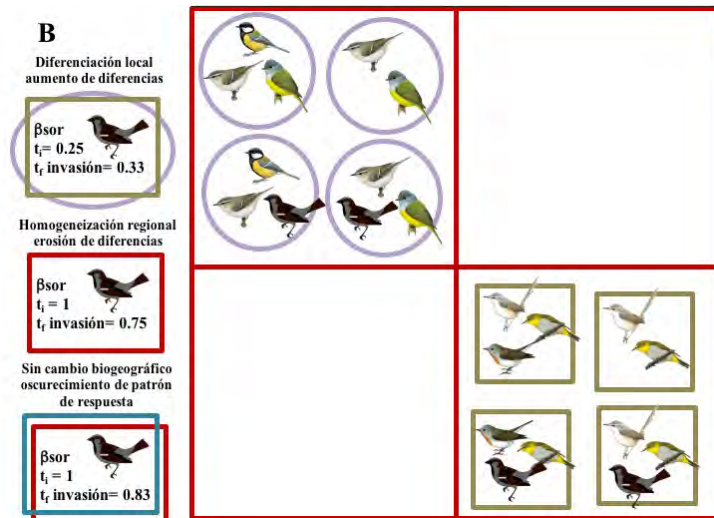


Figura 2B.



CAPÍTULO II.

AVES DEL ALTO BALSAS DE GUERRERO:

**DIVERSIDAD E IDENTIDAD ECOLÓGICA DE UNA
REGIÓN PRIORITARIA PARA LA CONSERVACIÓN.**

Vázquez-Reyes et al.- Aves del Alto Balsas de Guerrero

Aves del Alto Balsas de Guerrero: diversidad e identidad ecológica de una región prioritaria para la conservación.

Birds in the Alto Balsas of Guerrero: diversity and ecological identity of a priority conservation area.

Leopoldo D. Vázquez-Reyes^{a,b,c,*}, Víctor H. Jiménez-Arcos^{b,d}, Samuel A. SantaCruz-Padilla^b, Roberto García-Aguilera^b, Abraham Aguirre-Romero^b, María del Coro Arizmendi^d y Adolfo G. Navarro-Sigüenza^a.

^a Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, Ciudad de México, C.P. 04510, México.

^b Naturam Sequi A.C. Prol. 16 de Septiembre # 43, Ampliación Ciudad de los Niños, Naucalpan de Juárez, Edo. de México, CP. 53450, México.

^c Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

^d Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 05490, México.

* autor para correspondencia: leopoldo.vazquez@unam.mx

Resumen

El Alto Balsas es una región importante para la biodiversidad mexicana por sus altos niveles de recambio taxonómico y riqueza de endemismos. Desafortunadamente la pérdida de hábitat por actividades humanas amenaza su conservación. El objetivo de este trabajo es describir la biodiversidad de aves del Alto Balsas de Guerrero. Se realizaron observaciones libres, puntos de conteo, colecta científica, grabaciones y monitoreo comunitario en siete tipos de hábitat. Se registraron 205 especies; 52 de ellas representan recambio neto entre tipos de hábitat (β sim promedio 0.41 ± 0.27). Usando un concepto filogenético/evolutivo, 56 especies (27%) tienen alguna categoría de endemismo, constituyendo una de las avifaunas evolutivamente más mexicanas que existen. Veinticinco especies (12%) están amenazadas, destacando la Guacamaya Verde (*Ara militaris*), vulnerable globalmente. El gradiente ecológico y altitudinal definió la compleja identidad funcional y la conectividad biogeográfica. La conservación del Alto Balsas requiere de la inversión gubernamental para apoyar la investigación científica, desarrollar estrategias de manejo sustentable e incorporar la región Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Por su representación de especies endémicas y amenazadas, conectividad biogeográfica, funcionalidad ecológica y territorio involucrado, el Alto Balsas de Guerrero cumple los criterios para la designación de Reserva de la Biosfera.

Palabras clave: biodiversidad, bosque tropical seco, diversidad beta, funcionalidad ecológica, endemismo, IBA, recambio de especies.

Abstract

The Alto Balsas region is important for Mexican biodiversity because it has high levels of taxonomic turnover and endemism richness. Unfortunately, habitat loss owing to human activities threatens its conservation. The goal of this work is to describe the bird biodiversity in the Alto Balsas region in Guerrero. Observations, point-counts, scientific collection, song recording and photographic community-based monitoring were performed in seven habitat-types. A sum of 205 bird species was recorded, 52 of which represent effective taxonomic turnover (mean $\beta_{sim} 0.41 \pm 0.27$). Using a phylogenetic/evolutionary species concept, 56 species (27%) has some level of endemism, representing one of the most Mexican bird assemblages recorded. Twenty-five species (12%) are threatened; an important Military Macaw (*Ara militaris*) population, a globally threatened bird highlights. Both the ecological and altitudinal gradient define a complex functional identity, as well as the connectivity between biogeographic provinces. Direct governmental investment supporting scientific research, sustainable management strategies development and include the region into the National System of Protected Natural Areas. Owing to its high biodiversity, representativity of endemic and threatened species, biogeographic connectivity, ecological functionality, and the involved territorial surface, the Alto Balsas in Guerrero meets all criteria for its designation as a Biosphere Reserve.

Keywords: biodiversity, ecological function, endemics, IBA, tropical dry forest, beta diversity, turnover.

Introducción

La Cuenca del río Balsas es una provincia biogeográfica del centro de México limitada por las elevaciones del Eje Volcánico Transmexicano y la Sierra Madre del Sur. Incluye las zonas con altitud menor a 2,000 msnm de los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (Morrone, 2014). Su orografía presenta drásticos cambios altitudinales que van desde tierras bajas en la desembocadura del río en el océano Pacífico, hasta 2,000 msnm en las serranías, provocando gran variabilidad ambiental con la presencia de diferentes tipos de vegetación (Espinosa-Organista et al., 2008). La diversidad de condiciones ecológicas define las características de su biodiversidad. Por un lado, alta diversidad beta (Espinosa-Organista et al., 2008; Koleff et al., 2008) por el recambio de especies entre bosques templados en tierras altas con afinidad Neártica, y bosques tropicales en tierras bajas de afinidad Neotropical (Espinosa-Organista et al., 2008; Koleff et al., 2008). Por otro, una elevada riqueza de especies endémicas explicada por la compleja orografía de la región que favoreció la evolución de numerosas especies de distribución restringida, componente fundamental de la identidad biótica de Mesoamérica (Espinosa-Organista et al., 2008; Ríos-Muñoz, 2013; Castro-Torreblanca et al., 2014; Morrone, 2014).

La avifauna de la Cuenca del Balsas conserva este patrón de alta diversidad beta en función de su complejidad ecológica. En la región existen especies de aves con afinidad Neártica en los bosques de encino, y con afinidad Neotropical en los bosques tropicales. Además, matorrales xerófitos, vegetación riparia y ambientes acuáticos complementan los tipos de hábitat en la región (Fernández-Nava et al., 1999). Por ello, la avifauna del Balsas representa el 33% (379 sp.) de la riqueza taxonómica de aves en México (Castro-Torreblanca et al., 2014).

El aporte más importante de la cuenca del Balsas para la biodiversidad de México es la riqueza de endemismos, factor que define la identidad de la avifauna mexicana en el mundo (Feria-Arroyo y Peterson, 2002; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012a; Morrone, 2014; Navarro et al., 2014). La sección oriental de la cuenca, conocida como Alto Balsas, alberga la mayor riqueza de endemismos se localiza en la porción oriental de la cuenca (Castro-Torreblanca et al., 2014). El Alto Balsas define a la región centro-occidente de México y es reconocida como un área de importancia mundial para la conservación de aves debido a su papel en la diversificación de taxones únicos para México (Stattersfield et al., 1999; Bertelli et al., 2017). Además, el Alto Balsas en el

estado de Guerrero también es relevante por la presencia de una importante población de guacamaya verde (*Ara militaris*) en México (Jiménez-Arcos et al., 2012). La presencia de esta especie, considerada vulnerable a nivel global (IUCN, 2017) y la riqueza de endemismos, determinó que se designara una IBA (Important Bird Area) de prioridad global (Papalutla, Sierra de Tecaballo, Birdlife International, 2016).

Desafortunadamente, la agricultura de subsistencia, ganadería y el desarrollo de asentamientos humanos dirigen procesos acelerados de deforestación que alcanzan tasas de pérdida de hábitat de hasta el 4% anual (Maass et al., 2010; Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). Como consecuencia, la superficie remanente de los bosques tropicales secos conservados es tan sólo del 27% de su extensión original, mientras que para los bosques de encino conservado es del 41% (Sánchez-Colón et al., 2009). La pérdida de hábitat ha colocado a las aves del trópico seco mexicano en una severa crisis de conservación (NABCI 2016).

La falta de conocimiento específico compromete la conservación de las aves del Alto Balsas. Actualmente, diversos inventarios taxonómicos (Martínez-Ornelas, 2001; Ramírez-Albores y Ramírez-Cedillo, 2002; Ramírez-Cedillo, 2003; Almazán-Núñez y Navarro, 2006; Ramírez-Albores, 2007; Rojas-Soto et al., 2009; Nova-Muñoz et al., 2011) y estudios biogeográficos a partir de bases de datos (Castro-Torreblanca et al. 2014) ofrecen una valiosa visión general; pero existen importantes vacíos de información. Por ejemplo, hasta el año 2012 se ignoraba que *Ara militaris* se distribuye en el Alto Balsas (Jiménez-Arcos et al.), aún cuando se trata de una especie prioritaria en México (CONABIO, 2017). Hasta ahora, no hay estudios de campo que contemplen la riqueza, composición y recambio de especies entre los tipos de hábitat en el Alto Balsas de Guerrero, aún cuando la diversidad β es un componente fundamental de la biodiversidad avifaunística de México (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Otro problema para la conservación de las aves en el Alto Balsas es que no existen áreas naturales protegidas que incluyan esta región (CONANP, 2017); limitando las posibilidades para frenar la pérdida de hábitat, principal amenaza para las aves de México (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2016).

En respuesta a esta problemática, éste trabajo tiene como objetivo describir la biodiversidad de aves del Alto Balsas de Guerrero, considerando: 1) el inventario taxonómico regional; 2) la riqueza específica en los tipos de hábitat dominantes; 3) el análisis de recambio taxonómico entre tipos de hábitat; y 4) el análisis de estacionalidad, endemismo, estatus de conservación,

vulnerabilidad y atributos ecológicos generales. De esta manera, se busca impulsar la toma de decisiones encaminadas a la conservación de esta región, componente fundamental de la identidad biológica de México (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012b; Navarro-Sigüenza et al., 2014).

Materiales y Métodos

Área de estudio. Se localiza al noreste del estado de Guerrero (municipios de Atenango del Río, Copalillo y Olinalá), incluyendo el extremo suroeste del estado de Puebla (municipio de Santa María Cohetzala), debido a que representan un continuo de hábitat (Figura 1). Las coordenadas extremas del área de estudio son: 18°16'N, 99°14'W (noroeste); 18°16'N, 98°47'W (noreste); 17°53'N, 99°14'W (suroeste); y 17°53'N, 98°47'W (sureste), sumando aproximadamente 2,000 km². El clima es cálido semiseco con lluvias en verano (Aw), con precipitación aproximada de 780 mm anuales (Martínez-Gordillo et al., 1997; Meza y López-García, 1997). La zona incluye un gradiente altitudinal que va de 650 msnm, en las riberas de los ríos Balsas y Amacuzac, hasta 1,950 msnm en las zonas más elevadas (Figura 1). Por su latitud, altitud, temperatura y precipitación, la región corresponde a la zona de vida de bosque tropical seco (Holdridge, 1967), incluyendo diferentes tipos de vegetación. Entre 650 y 1,200 msnm, la vegetación es bosque tropical caducifolio. Distribuido en laderas y valles, su estrato arbóreo se caracteriza por árboles *Bursera spp.*, *Lysiloma spp.*, *Cyrtocarpa procera* y *Ceiba aesculifolia*. En barrancas y cañadas la vegetación es bosque tropical subcaducifolio, cuyo estrato arbóreo se caracteriza por *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus spp.* y *Lonchocarpus sp.* En la ribera de los ríos Balsas y Amacuzac, entre 650 y 750 msnm existen elementos de bosque de galería estructurados por *Taxodium mucronatum*, *Caesalpinia coriaria* y *E. cyclocarpum*. Entre 1,500 y 1,950 msnm, el bosque de encino (*Quercus spp.*) es la vegetación dominante. Entre 1,200 y 1,500 msnm, existen ecotonos de bosque de encino con bosque tropical caducifolio que incorporan árboles como *Celtis caudata*, *Heliocarpus sp.* y *Lysiloma acapulcense*. En las laderas norte existen palmares de *Brahea dulcis* con elementos arbóreos de bosques tropicales y de encino (Martínez-Gordillo et al., 1997; Fernández-Nava et al., 1998; Rzedowski, 2006). El hábitat acuático disponible incluye los cauces de los ríos, corrientes temporales en las barrancas, pozas naturales y artificiales (conocidos como jagüeyes). La disponibilidad de agua es variable en función de la precipitación en la temporada de lluvias, aunque el río y los jagüeyes mantienen agua todo el año. En la región existen asentamientos humanos que han provocado una pérdida aproximada del 18% de la cobertura forestal; debido al desarrollo de

agricultura de subsistencia, ganadería extensiva, extracción de madera para leña y construcción (Naturam Sequi, 2016). En el hábitat conservado, las actividades humanas se limitan al tránsito eventual de personas y ganado a través de veredas.

Trabajo de campo. Se registraron datos de incidencia de aves durante 288 días de trabajo de campo, distribuidos en 40 salidas realizadas entre junio de 2006 y marzo de 2017. Siempre que fue posible, se obtuvo registro fotográfico digital con cámaras SLR (Canon EOS 30D, 7D y objetivos Canon EF 100-300mm f/4.5-5.6 USM y EF 100-400mm f/4.5-5.6L IS USM). Como apoyo a la identificación de las especies, se usaron guías de campo de México (Peterson y Chalif, 1989; Howell y Webb, 1995) y Norteamérica (Robbins et al., 1966; Dunn y Alderfer, 2006). También se consultaron ejemplares de referencia en la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC). Se dio prioridad al registro de aves durante las primeras 4 horas después del amanecer, para aprovechar el pico de actividad de las aves diurnas; aunque también se realizaron recorridos en horas de oscuridad para registrar a las especies nocturnas (Bibby et al., 2000). Se usaron cinco métodos de muestreo: 1) *Recorridos para observación libre*, entre junio de 2006 y marzo de 2017 (177 días), considerando tipos de hábitat. 2) *Puntos de conteo*, entre febrero de 2014 y mayo de 2016 (65 días). En total se realizaron 412 puntos, 204 en bosque tropical caducifolio y 208 en bosque de encino. Se tomaron en cuenta ambientes conservados, vegetación secundaria y poblados en ambos tipos de vegetación. Los puntos tuvieron 30 m de radio y se muestrearon durante un periodo de 10 minutos para registrar las aves observadas y escuchadas en ellos. Usamos una separación mayor a 200 metros entre puntos para mantener independencia entre los datos obtenidos (Ralph et al., 1996). 3) *Colecta científica*, con redes de niebla (6, 9 y 12 metros) y rifles de diábolos en el bosque tropical caducifolio, subcaducifolio y de encino; durante 49 días entre febrero de 2014 y marzo de 2016. Los ejemplares se taxidermizaron, colectando también los tejidos de musculo, corazón e hígado para estudios moleculares. 4) *Grabación de cantos y vocalizaciones* en todos los tipos de hábitat durante 26 días, entre febrero de 2014 y abril de 2016. Se obtuvieron archivos *.wav, con tasa de grabación de 44.1 KHz e intervalo dinámico de 16 bits. Para ello se usó una grabadora Tascam DR-100; y micrófonos Sennheiser ME67 y Telinga TwinScience 5 con parábola. 5) *Monitoreo fotográfico comunitario*. Se capacitó a pobladores de las localidades de Papalutla, Xixila y Zicapa para obtener registro fotográfico georreferenciado de las aves observadas en recorridos libres. Se usaron cámaras Nikon Coolpix P900. Este método sumó 100 días de muestreo entre septiembre de 2016 y febrero de 2017.

Los ejemplares colectados (pieles y tejidos), así como grabaciones de cantos y fotografías (obtenidas por LDV-R), fueron depositados en la Colección de Aves del MZFC.

Análisis de datos. Se usaron los datos de incidencia de las especies registradas en todos los métodos de campo, considerando los siguientes tipos de hábitat: 1) bosque tropical caducifolio, 2) bosque tropical subcaducifolio, 3) bosque de encino, 4) ecotonos forestales entre bosques tropicales y de encino, 5) palmares, 6) vegetación riparia y 7) hábitat acuático.

Inventario taxonómico. El inventario de las especies registradas (Anexo 1) se ordenó considerando los criterios taxonómicos de la AOS (2017), indicando las diferencias respecto a la IOC (Gill y Donsker, 2017). Además, se consideró la taxonomía de las aves de México basada en el concepto filogenético/evolutivo de especie (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004). Al tomar en cuenta los linajes monofiléticos evolutivamente independientes como especies, los patrones de distribución de riqueza y endemismo cambian y permiten identificar mejor áreas prioritarias para conservación en función de su papel en la diversificación de taxones únicos para México (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004; Peterson y Navarro-Sigüenza, 2009; Navarro-Sigüenza et al., 2014; Bertelli et al., 2017).

Estimación de la riqueza taxonómica regional y por tipo de hábitat (diversidad α y γ).

Se usaron los estimadores no paramétricos de Bootstrap, ICE y Chao 2 para modelar la curva de acumulación de especies de la avifauna regional. Estos estimadores pueden trabajar con datos de incidencia y no dependen de una distribución específica para los datos (Moreno, 2001). Además, se evaluó la eficiencia del muestreo con el estimador ICE (Incidence Coverage Estimator). Éste modelo usa los datos de especies raras y especies únicas para calcular la probabilidad de encontrar nuevas especies y generar una estimación de la riqueza total. Estos análisis fueron hechos con el programa EstimateS (Colwell, 2013). Dado que los modelos de predicción de riqueza específica requieren unidades muestrales comparables, usamos como unidad muestreo el día de registro de datos en campo, en vez del número de individuos o eventos de muestro. De esta forma buscamos aprovechar las diferentes fuentes de información en el estudio, intentando reducir los posibles sesgos derivados las diferentes probabilidades de detección para las aves en cada metodología utilizada (Hortal y Lobo, 2002; Jimenez-Valverde y Hortal 2003).

Diversidad β entre tipos de hábitat. Se evaluó recambio taxonómico entre tipos de hábitat con el índice β_{sim} , que mide las diferencias asociadas con las especies no compartidas, independientemente de la riqueza específica (Koleff, 2003). Esta característica permite reducir los sesgos que pueden generar tamaños de biotas diferentes en el análisis (Baselga, 2010). Para analizar las relaciones taxonómicas entre tipos de hábitat, se hizo un análisis de clasificación a la matriz de disimilitud con el método de ligamiento completo. Estos análisis se ejecutaron con la paquetería *betapart* (Baselga y Orme 2012) del software R v. 3.2 (R Development Core Team, 2008).

Composición estacional. Se consideraron cinco categorías de residencia a partir de la propuesta de NatureServe (Ridgely et al. 2005), disponible en la Red de Conocimientos sobre las Aves de México (Berlanga et al., 2008): 1) residentes permanentes, viven en la región todo el año; 2) migratorias locales, especies cuya ocurrencia en campo puede indicar movimientos estacionales locales (Vega-Rivera et al., 2010); 3) migratorias invernales; 4) migratorias de verano, que visitan la región durante la temporada reproductiva; y 5) transitorias, que ocurren durante la migración en la región, pero sus áreas de invernada y reproducción están fuera de ella.

Categorías de endemismo. Se usaron tres categorías de endemismo, tanto para especies biológicas (AOS, 2017), como filogenético/evolutivas (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004). 1) Endémicas: se distribuyen sólo en México; 2) cuasiendémicas: distribución fuera de México < 35,000 km²; y 3) semiendémicas: migratorias cuya distribución invernal se encuentra sólo en México (González García y Gómez de Silva, 2003).

Estatus de conservación y vulnerabilidad ecológica. Se usaron las categorías de riesgo de extinción de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Birdlife International, 2016) en el inventario de especies. Se usaron los resultados de la evaluación del estado de conservación de las aves de Norteamérica (NABCI, 2016) para determinar la vulnerabilidad ecológica de la avifauna regional. Esta evaluación, basada en datos poblacionales y amenazas para cada especie, propone un índice que va de 4 a 20 donde valores altos representan mayor vulnerabilidad. A partir de estos valores se consideraron tres categorías de vulnerabilidad: 1) baja, con valores de 4 a 8; 2) media, con valores de 9 a 13; y 3) alta, con valores de 14 a 18.

Descripción ecológico-funcional. Para generar una descripción de la identidad funcional de las comunidades de aves, se consideró la dieta general como un atributo relacionado con sus

requerimientos ecológicos y usamos datos de su vinculación con servicios ecosistémicos como un atributo relacionado con su efecto sobre los ecosistemas (Salgado-Negret y Paz, 2015). Para el atributo de dieta, se usaron ocho categorías basadas en el ítem alimenticio principal reportado en literatura: nectarívora, frugívora, granívora, carnívora, insectívora, malacófaga, piscívora, carroñera y omnívora (del Hoyo et al., 2017). Para el atributo de vinculación con servicios ecosistémicos, se consideraron nueve categorías: polinización, dispersión de semillas, control poblacional de semillas, de vertebrados, de invertebrados, ingeniería ecosistémica (generación de recursos para múltiples taxa), reciclaje de cadáveres, transporte de nutrientes entre hábitat acuático y terrestre, e interacciones ecológicas múltiples (Sodhi et al., 2011). La última categoría fue asignada para aves omnívoras, que por su dieta altamente compleja, pueden vincularse con varios de los servicios ecosistémicos que referimos arriba (del Hoyo et al., 2017).

Finalmente, se usaron pruebas de bondad de ajuste de chi-cuadrada - χ^2 (Zar, 1999) para evaluar si la representación de las avifaunas difiere entre tipos de hábitat, considerando las diferentes categorías consideradas para composición estacional, endemismo, vulnerabilidad ecológica, atributos funcionales de dieta y vinculación con servicios ecosistémicos. Se consideraron como intervalos las categorías de cada comparación, y como valor de frecuencia, el porcentaje de especies representadas en cada categoría.

Resultados

Riqueza taxonómica regional y por tipo de hábitat. En total se registraron 205 especies de aves en el Alto Balsas de Guerrero, distribuidas en 20 órdenes, 48 familias y 133 géneros. El estimador ICE, indicó un eficiencia de muestreo del 92.49% de la avifauna regional respecto a la riqueza específica estimada. Los tipos de hábitat mejor muestreados fueron el bosque de encino (90.7%) y el bosque tropical caducifolio (83.4%). La eficiencia de muestreo en los tipos de hábitat restantes va 71% al 34% (Tabla 1). La curva de acumulación de especies y los modelos de estimación de riqueza específica tienden a formar asíntotas, aunque mantienen una pendiente positiva (Figura 2). El bosque tropical caducifolio (145 sp.) y el bosque de encino (133 sp.) fueron los tipos de hábitat con mayor representación de la biodiversidad regional (70.73% y 64.88% respectivamente), mientras el resto tuvieron una riqueza específica $\leq 50\%$ del total registrado (Tabla 1). El inventario taxonómico obtenido se muestra en el Anexo 1.

Recambio taxonómico entre tipos de hábitat (diversidad β). El valor promedio del recambio taxonómico regional (β_{sim}) fue de 0.41 (± 0.27). La tabla 2 presenta la matriz de disimilitud (β_{sim}) a nivel regional, indicando además la cantidad de especies únicas por hábitat. Los bosques tropical caducifolio (21 sp.) y de encino (17 sp.) aportaron más especies no compartidas con otros tipos de hábitat (18.5%). Al considerar todas las especies únicas por tipo de hábitat (52), el 25% de la biodiversidad regional representa recambio neto (Tabla 2). El análisis de clasificación generó dos agrupaciones principales (Figura 3). La primera incluyó al hábitat acuático y la vegetación riparia, sumando 62 especies totales, 16 de ellas únicas. La segunda agrupación se formó por los diferentes tipos de hábitat forestal (189 especies) y tuvo dos subgrupos. El primero, se formó por avifaunas de tierras altas (palmar, bosque de encino y ecotonos forestales) e incluyó 152 especies. La agrupación tuvo 37 especies únicas. El segundo subgrupo se formó por los bosques tropicales caducifolio y subcaducifolio, e incluyó 149 especies, 28 de ellas únicas.

Composición estacional. Del total regional, 100 especies fueron residentes permanentes (53.66%), 19 migratorias locales (9.27%), 62 migratorias invernales (30.24%), 6 migratorias de verano (2.92%) y 8 transitorias (3.9%). El bosque tropical caducifolio fue el hábitat con mayor riqueza de migratorias de larga distancia (46), seguido por el bosque de encino (44)., los ecotonos (34), la vegetación riparia (22), el hábitat acuático (13), el bosque subcaducifolio (12) y el palmar (4). El bosque subcaducifolio y el palmar difirieron significativamente de los bosques caducifolio, de encino y el ecotono forestal, al tener una mayor proporción de residentes y menor de migratorias invernales. Por otro lado, la vegetación riparia y el hábitat acuático tuvieron una proporción significativamente mayor de migratorias invernales respecto a los otros tipos de hábitat. No se registraron migratorias de verano ni transitorias en el palmar ni en la vegetación riparia (Figura 4, Tabla 4).

Categorías de endemismo. Considerando el concepto biológico de especie (AOS), 21 especies son endémicas para México (10.2%), 6 cuasiendémicas (2.93%) y 16 semiendémicas (7.8%), sumando 43 especies (21%). De acuerdo con el concepto filogenético/evolutivo, la riqueza del componente endémico sube a 30 especies (14.63%), 11 cuasiendémicas (5.36%), y 15 semiendémicas (7.32%), sumando 56 especies (27.3%) a nivel regional. Considerando las tres categorías de endemismo, el hábitat con mayor riqueza de endemismo fue el bosque de encino con 43 especies (32.3%), seguido del bosque caducifolio con 42 (29%), los ecotonos con 31 (30.1%),

el bosque tropical subcaducifolio con 22 (31%), la vegetación riparia con 9 (17%) y el palmar con 6 (21.4%). No se registró ninguna especie endémica en el hábitat acuático. La prueba de bondad de ajuste indicó que la distribución de frecuencias de las categorías de endemismo fue diferente para el palmar, donde no se registraron cuasiendémicas ni semiendémicas (Figura 5, Tabla 4).

Estatus de conservación. El 12.2% (25 sp.) de la biodiversidad registrada se considera en riesgo de acuerdo con la legislación mexicana y la lista roja de la IUCN (Tabla 3). Las especies en mayor riesgo son: *Ara militaris* (Guacamaya Verde), en peligro de extinción en México y vulnerable a nivel global; *Megascops seductus* (Tocolote del Balsas), amenazado en México y cerca de amenaza a nivel global; *Xenotriccus mexicanus* (Mosquero del Balsas) y *Passerina ciris* (Colorín Sietecolores), ambas especies sujetas a protección especial en México y cerca de amenaza global. El estatus de conservación de todas las especies se presenta en el Anexo 1.

Vulnerabilidad ecológica. El 28.8% (59) de las especies tuvieron valores de vulnerabilidad baja, 57.1% (117) media y 14.1% (29) alta. (Figura 6ª, Tabla 4). Considerando cada tipo de hábitat, la vegetación riparia y los ambientes acuáticos tuvieron una menor representación de especies con vulnerabilidad alta. Por otro lado, las aves endémicas tuvieron una proporción de especies con alta vulnerabilidad (significativamente más alta respecto con las de amplia distribución (32.1% y 7.4% respectivamente; ver Figura 6b, Tabla 4).

Identidad funcional de la avifauna del Alto Balsas. A nivel regional (Figura 7), el atributo de requerimientos ecológicos mejor representado fue la dieta insectívora con 51.22% (105 sp.) de las especies. Le siguen la dieta granívora con 16.1% (33 sp.), la carnívora con 10.24% (21 sp.), la nectarívora con 6.83% (14 sp.), la frugívora y la piscívora, cada una con 5.37% (11 sp.), la omnívora con 2.93% (6 sp.), carroñera, con 1.46% (3 sp.) y la malacófaga con 0.49% (1 sp.). Respecto al efecto ecológico, el atributo mejor representado fue el control poblacional de invertebrados, con 43.9% (90 sp.), seguido de control poblacional de semillas con 19.02% (39 sp.), transporte de nutrientes del ambiente acuático al terrestre con 8.78% (18 sp.), control de poblaciones de vertebrados con 8.29% (17 sp.), polinización de plantas con 6.83% (14 sp.), dispersión de semillas con 6.34% (13 sp.), interacciones múltiples con 2.93% (6 sp.), ingeniería ecosistémica con 2.44% (5 sp.) y reciclaje de cadáveres con 1.46% (3 sp.) (Figura 8). En el Anexo 1 se indican los atributos de dieta y vinculación con servicios ecosistémicos considerados para cada especie registrada.

Los ambientes forestales (caducifolio, subcaducifolio, encinar y ecotonos) tuvieron patrones similares en la representación de atributos de requerimientos y efectos ecológicos; pero la representación de atributos respecto a los ambientes acuáticos fue significativamente diferente (Figuras 7 y 8, Tabla 4). En el palmar, hubo una menor proporción de aves frugívoras e insectívoras, no se registraron especies omnívoras ni piscívoras, y hubo una mayor representación de aves carroñeras y carnívoras con respecto al bosque subcaducifolio, de encino y el ecotono forestal (Figuras 7 y 8, Tabla 4). La dieta malacófaga sólo se registró en el bosque caducifolio y la vegetación riparia. Respecto a la vinculación con servicios ecosistémicos, el palmar tuvo una representación significativamente mayor de los atributos de control poblacional de vertebrados y reciclaje de cadáveres; mientras que los atributos de interacciones múltiples, ingeniería ecosistémica y transporte de nutrientes no fueron registrados (Figuras 7 y 8, Tabla 4).

La vegetación riparia y el hábitat acuático fueron diferentes a los demás tipos de hábitat por la baja representación de las dietas frugívora y nectarívora. Respecto a los efectos ecológicos, los atributos de polinización, dispersión de semillas e ingeniería ecosistémica no estuvieron representados en el hábitat acuático. Por otro lado, hubo una mayor representación de la dieta piscívora (15.1%) en términos de requerimientos ecológicos, y del transporte de nutrientes hablando de efectos ecológicos (31.8%). En contraste, estos atributos tuvieron valores de entre 1.5 y 4.8% en los ambientes forestales (Figuras 7 y 8, Tabla 4).

Discusión

Consideraciones sobre la completitud del muestro. Como se mencionó anteriormente, los análisis de este trabajo fueron desarrollados a partir de los datos de incidencia obtenidos por metodologías con diferentes probabilidades de detección y esfuerzos de muestreo, lo que involucra limitaciones para utilizarlos (Jimenez-Valverde y Hortal 2003). Sin embargo, si se usa una unidad muestral lo más comparable posible entre métodos de obtención de datos, los efectos de sobreestimación de la eficiencia del muestreo pueden disminuir (Hortal y Lobo, 2002). Por esa razón, en este estudio se usó como unidad de muestreo el día registro en campo en la estimación de modelos de predicción y acumulación de riqueza específica. De esta forma, se aprovechan los datos provenientes de diferentes fuentes de información, que de otra manera, limitarían la significación biológica de los análisis basados en la composición taxonómica de la avifauna.

Alta biodiversidad regional derivada del recambio taxonómico. Con 205 especies, la biodiversidad de aves del Alto Balsas de Guerrero representa al 18.25% del total nacional en el 0.1% del territorio mexicano, por lo que se trata de una de las avifaunas más diversas del centro-occidente de México (Navarro-Sigüenza et al., 2014); superando a otras zonas del Alto Balsas (Puebla, 128 sp., Ramírez-Albores, 2007; Morelos, 177 sp., Ramírez-Albores y Ramírez-Cedillo, 2002) y del Balsas Medio (Guerrero, 164 sp., Almazán-Núñez y Navarro, 2006; 124 sp., Rojas-Soto et al., 2009; y 105 sp., Nova-Muñoz et al., 2011). La diversidad de aves del Alto Balsas de Guerrero es comparable con los bosques de la costa occidente de México (Feria-Arroyo y Peterson, 2002), donde el trópico seco alcanza mayor diversidad (Vega-Rivera et al., 2010).

La diversidad avifaunística del Alto Balsas se debe a la interacción entre factores históricos y ecológicos que definen el recambio taxonómico a través del gradiente altitudinal del centro-occidente de México (Espinosa-Organista et al., 2008; Koleff et al., 2008). La avifauna de los bosques caducifolio y subcaducifolio fue definida por especies tropicales, algunas de ellas restringidas al bosque caducifolio (p. ej. *Megascops seductus*, *Glaucidium palmarum* y *Cassiculus melanicterus*, Vega-Rivera et al., 2010). En contraste, los bosques de encino, ecotonos y el palmar incorporaron especies típicas de bosques templados con influencia biogeográfica Neártica (p. ej. *Cyrtonyx montezumae*, *Glaucidium gnoma*, *Trogon mexicanus*, *Baeolophus wollweberi*, *Melanerpes formicivorus*; Ramírez-Bastida et al., 2015). El recambio taxonómico entre hábitat con influencia Neotropical y Neártica es un patrón común en los vertebrados terrestres (Ochoa-Ochoa et al., 2014) y la flora de los bosques montanos del centro del país (Valencia, 2004; Becerra, 2005; Rzedowski et al., 2005; Espinosa-Organista et al., 2008). El aporte específico al recambio taxonómico del hábitat acuático y la vegetación riparia se asocia con especies dependientes de los ambientes acuáticos (Ramírez-Bastida et al., 2008). Si bien representan un porcentaje bajo en el contexto regional (7.3%), debe considerarse que el muestreo en esos ambientes no representa eficientemente la riqueza específica esperada, que podría acercarse a 40 especies (Ramírez-Bastida et al., 2008).

Los bosques tropicales y templados constituyen un continuo de hábitat forestal que permite a las aves usar diferentes tipos de hábitat a través del gradiente altitudinal (Vega-Rivera et al., 2010; Ramírez-Bastida et al., 2015). Por esta razón el bosque subcaducifolio, los ecotonos forestales y el palmar tuvieron pocas especies únicas. *Ortalis poliocephala*, *Ciccaba virgata*, *Xiphorhynchus*

flavigaster y *Calocitta formosa* son ejemplos de aves tropicales (Stotz et al., 1996) que usaron los ecotonos entre bosques tropical y de encino, cohabitando con especies típicas de tierras altas (Tabla 2).

Evidencia de migración local. Entender los procesos de migración local, generalmente subestimados, es importante porque permite entender mejor la ecología de los sistemas forestales (Boyle, 2017). En la región, *Ara militaris* se alimenta en los bosques tropicales, entre 650 y 1,200 msnm entre febrero y noviembre, pero forrajea en los ecotonos y bosques de encino, a más de 1,600 msnm, entre diciembre y enero (Jiménez-Arcos et al., 2012; Naturam Sequi, 2016). Los colibríes *Amazilia viridifrons* e *Hylocharis leucotis* son característicos de bosques tropicales secos y encinares respectivamente (Vega-Rivera et al., 2010; Ramírez-Bastida et al., 2015); sin embargo fueron registrados en extremos opuestos de su distribución altitudinal típica, posiblemente siguiendo recursos florales (Ornelas y Arizmendi, 1995; Lara, 2006; Vega-Rivera et al., 2010). Otro ejemplo son las especies acuáticas como *Chloroceryle americana*, *Sayornis nigricans* y *Parkesia motacilla* que se internan en las barrancas del bosque subcaducifolio para alimentarse de peces e invertebrados acuáticos durante la temporada de lluvias, cuando la escorrentía forma cauces temporales de agua. La variabilidad estacional de los bosques tropicales secos provoca estos locales, usualmente altitudinales, como respuesta a la cambiante disponibilidad de recursos (Vega-Rivera et al., 2010).

Importancia del componente migratorio. Las 76 especies de migratorias de largas distancias registradas en el Alto Balsas de Guerrero vuelve a la región un área crítica en todo Neotrópico para estas aves (Hutto, 2010); particularmente, los bosques tropicales caducifolios y de encino se encuentran entre los más importantes para las migratorias de Norteamérica (Hutto, 1992). En conjunto, estos bosque albergaron al 81% de las especies migratorias registradas (62 sp.). La riqueza de especies migratorias en el centro-occidente de México se explicado por las similitudes ecológicas que su gradiente altitudinal guarda con el hábitat reproductivo de las aves (Hutto, 1992; 2010). Por otro lado, el uso diferencial del gradiente de altitud por las especies migratorias influye en el recambio taxonómico (Hutto, 1986). Por ejemplo, *Setophaga petechia* se registró en bosques tropicales; mientras que *Setophaga townsendi*, se registró solo en bosques de encino y ecotonos. *Myiodynastes luteiventris* es un caso particular, pues visita los bosques tropicales de la región en la época de reproducción, pero migra en la temporada invernal hacia Suramérica (Moblely y de

Juana 2017). Respecto a las aves acuáticas, la incidencia de 16 especies de Charadriiformes, Pelecaniformes y Coraciiformes aumentó el recambio taxonómico y determinó que el componente migratorio invernal del hábitat acuático fuera mayor que el de los ambientes forestales, un patrón común de los ambientes ribereños de todo el país (Navarro-Sigüenza et al., 2014).

Endemismos e identidad biológica mexicana. La suma de 56 especies de endémicas y semiendémicas (27% del total regional) que resulta de usar el concepto filogenético/evolutivo de especie hace del Alto Balsas un área prioritaria para la conservación a escala global (Arizmendi, 2002; Peterson y Navarro-Sigüenza, 1999; Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004; Bertelli et al., 2017). Este excepcional aporte de identidad biogeográfica se originó por el aislamiento que el Eje Volcánico Transmexicano y la Sierra Madre del Sur produjeron sobre la cuenca del Balsas (Morrone, 2014), generando tendencias evolutivas independientes en la región (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004). Además, los bosques tropical caducifolio y de encino están entre ambientes donde se concentra la mayor riqueza de endemismos en México debido a su localización geográfica y altitudinal (Navarro-Sigüenza et al., 2014). De este modo, procesos históricos y ecológicos definen la identidad de una de las avifaunas evolutivamente más mexicanas que existen (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012).

Conectividad biogeográfica. La incidencia simpátrica de especies diagnósticas para diferentes provincias biogeográficas y áreas de endemismo indica que el Alto Balsas de Guerrero es un área de conectividad en el centro de México, aumentando su relevancia en la planeación de estrategias de conservación (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2000). *Megascops seductus*, *Campylorhynchus jocosus* y *Peucaea humeralis* identifican a la provincia Cuenca del Balsas; mientras *Cyananthus sordidus*, identifica a la Sierra Madre del Sur (Morrone, 2014) y *Calothorax pulcher*, a las montañas del Norte de Oaxaca (Bertelli et al., 2017). Por otro lado, endémicas y cuasiendémicas que habitan tierras altas, como *Cyrtonyx montezumae*, *Glaucidium gnoma*, *Lepidocolaptes leucogaster*, *Ptiliogonys cinereus* y *Piranga flava*, son evidencia de contacto con los bosques templados de la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2014; Ramírez-Bastida et al., 2015). La incidencia de *Amazilia viridifrons*, puede indicar conectividad con la Sierra Madre del Sur, donde se distribuye esta especie (Vega-Rivera et al., 2010; Arizmendi y Berlanga, 2014). *Cardinalis cardinalis* podría representar un caso similar. Aunque su distribución es principalmente costera, existen registros en el bosque tropical caducifolio en Chilpancingo (Enciclopedia, 2017) y

al suroeste de Puebla (Ramírez-Albores, 2010). Finalmente, los registros de aves tropicales (*Nyctibius jamaicensis*, *Chondrohierax uncinatus*, *Buteogallus urubitinga* y *Ara militaris*) y costeras (*Mycteria americana* y *Megaceryle torquata*) indican la conectividad entre las Tierras Bajas del Pacífico y el centro del país (Vega-Rivera et al., 2010; Jiménez-Arcos et al., 2012; Urbina-Torres 2016; Ochoa-Arteaga et al., 2016; Almazán-Nuñez et al., 2017).

Identidad funcional. Como una consideración previa, el empleo de indicadores simples usando dos atributos puede representar limitaciones en la interpretación de la complejidad funcional que aportan las aves (Luck et al., 2012). Sin embargo, los resultados aportan evidencia de que las aves del Alto Balsas involucran una avifauna funcionalmente compleja, con un importante aporte en los procesos de regulación, soporte ecológico y resiliencia de los sistemas naturales (Fischer et al., 2007; Şekercioğlu, 2011; Sodhi et al., 2011; Wenny et al., 2011). Esto es relevante para el bienestar y la sobrevivencia de las poblaciones humanas que se benefician de la provisión de servicios ecosistémicos (Díaz et al., 2004; Cardinale et al., 2012).

Las aves representan juegan un papel importante en la regulación ecológica del hábitat forestal, pues funcionan como conectores genéticos que pueden moldear el éxito reproductivo de las especies vegetales (Sodhi et al., 2011). Primero, dirigen su fecundación por medio de la polinización; mediada principalmente por la familia Trochilidae (Arizmendi y Rodríguez-Flores, 2012). Posteriormente aumentan el reclutamiento poblacional con la dispersión de semillas. Por ejemplo, los mosqueros *Myiarchus* son los principales dispersores para *Bursera*; un género clave del hábitat forestal regional (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011; Almazán-Núñez et al., 2016). A escala regional, numerosas especies funcionan como conectores en procesos de regulación ecosistémica, a través del atributo de control poblacional (Sodhi et al., 2011). Por ejemplo, la depredación de semillas por *Ara militaris* puede reducir el reclutamiento de las plantas que consume (Contreras-González y Arizmendi, 2014). Por otro lado, las aves que depredan animales representan un componente importante de las cascadas tróficas que regulan el flujo de materia y energía (Şekercioğlu et al., 2004; 2011). Particularmente, la mayor representación de atributos depredación y control poblacional de vertebrados en el palmar podría estar correlacionada con una presión de depredación diferencial. La menor cobertura vegetal del palmar implica una mayor visibilidad y posiblemente mayor éxito de captura de presas por aves rapaces respecto a los bosques tropicales o de encino (Dickman et al., 1991; Pietrek et al., 2009). Por otro lado, *Cathartes aura*,

Coragyps atratus y *Caracara cheriway* aportan el servicio de regulación ecológica de reciclaje de cadáveres, reduciendo la posibilidad de brotes patógenos y reintegrando materia orgánica al flujo de energía del ecosistema (Şekercioğlu et al., 2004). Los procesos de soporte ecológico representan diferencias funcionales importantes entre tipos de hábitat. El transporte de nutrientes es un proceso de soporte que ocurre específicamente en el hábitat acuático, cuando zambullidores, playeros, garzas, águilas y martines pescadores llevan nutrientes minerales hacia el hábitat forestal a través de sus excretas (Sodhi et al., 2011). Por otro lado, los pájaros carpinteros (familia Picidae) son importantes como ingenieros ecosistémicos, al generar cavidades en el hábitat forestal (Cockle et al., 2011). De esta forma, estas aves pueden aumentar la disponibilidad de un recurso limitante para el complejo ensamble de animales que depende de cavidades como sitios de anidamiento y refugio (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego, 2006).

Vulnerabilidad ecológica y biota amenazada. La distribución de la vulnerabilidad ecológica en el Alto Balsas está determinada por la riqueza de especies endémicas. Como las especies de distribución restringida se consideran más amenazadas por la pérdida de hábitat que las de amplia distribución (McKinney y Lockwood, 1999), reciben un mayor valor del indicador (NABCI, 2016). En cambio, las aves acuáticas tienen áreas de distribución de gran escala (Ramírez-Bastida et al., 2008) y menor nivel de vulnerabilidad (NABCI, 2016). La especie más relevante es *Ara militaris*, en peligro de extinción debido a la pérdida de hábitat a nivel nacional (mayor al 32%, Rivera-Ortíz et al., 2013) y la captura ilegal (Cantú et al., 2007). Sin embargo, otras especies requieren atención focal. *Megascops seductus* y *Glaucidium palmarum* (especie filogenética/evolutiva *G. griscomi*) son endémicas restringidas que dependen de cavidades para anidar (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego, 2006). Al depender de recursos distribuidos en pequeñas áreas del bosque subcaducifolio (Vázquez y Renton, 2015), su vulnerabilidad aumenta (Tabla 3). El Mosquero del Balsas, *Xenotriccus mexicanus*, ejemplifica la situación de conservación de muchas aves endémicas: se conoce poco de su historia natural y ecología, mientras la deforestación amenaza sus poblaciones (Vega-Rivera et al., 2010; Farnsworth, 2017). Aves migratorias como *Contopus cooperi*, *Vireo bellii* y *Passerina ciris* también enfrentan esta amenaza (Berlanga et al., 2010). Por otro lado, Accipitriformes, Falconiformes y Strigiformes suman el 48% de las especies protegidas por la legislación nacional debido a pérdida de hábitat, contaminación con residuos químicos y presiones humanas directas (Enríquez y Vázquez-Pérez, 2015; Thiollay, 2017).

Amenazas para la biodiversidad. La principal amenaza para las aves en el Alto Balsas es la pérdida de hábitat (Vega-Rivera et al., 2010; Maass et al., 2010). Aunque la región mantiene extensiones forestales conservadas, al menos el 18% de la cobertura vegetal ha cambiado por uso de suelo agropecuario y humano (Naturam Sequi, 2016). La presión humana directa también afecta a las poblaciones de aves que son sujeto de aprovechamiento (Cracidae, Odontophoridae, Columbidae y Psittacidae; Naranjo y Cuarón, 2010).

Las invasiones de origen Eurasiático (*Columba livia*, *Streptopelia decaocto* y *Passer domesticus*) pueden provocar fenómenos de exclusión competitiva y funcionar como vectores de enfermedades (Simberloff et al., 2013). Su presencia se debe al transporte humano que aumenta artificialmente la conectividad biogeográfica (Hulme, 2009). *Streptopelia decaocto* es una invasión reciente en Guerrero (Almazán-Núñez et al., 2014) que fue registrada por primera vez en la región de estudio en 2016. Recientemente se ha demostrado que la perturbación antropogénica está erosionando las diferencias avifaunísticas entre los bosques tropicales y de encino del Alto Balsas (Vázquez-Reyes et al., 2017). Este fenómeno, conocido como homogeneización biótica, es un componente clave de la crisis global de biodiversidad (McGill et al., 2015). Este panorama vuelve necesario enfocar esfuerzos significativos en la conservación y recuperación de la cobertura forestal de la región (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2000).

La contaminación es un factor de riesgo latente en la generación de procesos de bioacumulación que afectarían la reproducción y sobrevivencia de las aves. En primer lugar, el uso intensivo de agroquímicos es un riesgo real no evaluado localmente (Naranjo et al., 2009). Además, el actual desarrollo de exploración minera de oro en la región (Secretaría de Economía, 2017a; 2017b) involucra también un grave riesgo, debido a la contaminación por metales pesados; además de limitar la disponibilidad de agua, economía, calidad de vida y seguridad de los pobladores de la región (Puga et al., 2006; Rodríguez-Wallenius, 2010; de la O, 2015; Wagner, 2013).

Perspectivas de conservación. El interés por la biodiversidad del Alto Balsas de Guerrero es incipiente, de hecho, la información específica de avifauna previa a este estudio es virtualmente nula (Figura 1), tanto académicamente (Atlas de las aves de México, Navarro-Sigüenza, 2002), como en ciencia ciudadana (eBird – AverAves, 2017). Históricamente, la inversión para conservación que ha recibido la cuenca del Balsas es una de las menores en todo el país (Bezaury, 2010), y aunque el registro de *Ara militaris* en 2012 (Jiménez-Arcos et al.) despertó el interés

gubernamental por invertir recursos para investigación y conservación (Naturam Sequi, 2015; 2016); acciones permanentes y con efecto a largo plazo son necesarias. Es apremiante dirigir recursos económicos para investigación y estrategias de manejo sustentable que favorezcan la conservación de la biodiversidad (Cantú et al., 2011; Ortega-Álvarez et al., 2015) y restauración de la cobertura forestal (Chazdon et al., 2009; Peterson y Navarro-Sigüenza, 2016).

Finalmente, aunque en la región fue designada IBA (MX264, Birdlife International, 2017), este nombramiento no es útil para frenar la pérdida de biodiversidad. Lograrlo dependerá de un esquema de protección que considere el mantenimiento de la funcionalidad ecosistémica, el desarrollo de actividades humanas, la mitigación de los efectos de la deforestación y cambio climático a largo plazo (Díaz et al., 2004; Cardinale et al., 2012; Prieto-Torres et al., 2016). El Alto Balsas de Guerrero cumple los criterios para la designación de reserva de la biosfera (LGEEPA, 2017; UNESCO, 2017), considerando su biodiversidad a través del gradiente ecológico y altitudinal; su conectividad entre provincias biogeográficas, la representación de taxa endémicos y amenazados, su funcionalidad ecológica; así como el tamaño del área involucrada (200,000 Ha sólo en este estudio). Dicho nombramiento favorecería la creación de un marco operativo que conjugue a comunidades locales, academia, ONGs y al sector gubernamental en el manejo sustentable y conservación de su patrimonio biológico.

Agradecimientos

LDV-R y VHJ-A realizan sus estudios de Doctorado en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México apoyados por las becas CONACyT 220265 y 377215 respectivamente. El trabajo de campo fue financiado por los proyectos CONACyT 152060-B (AGN-S); CONANP PROCER/DRCEN/003/2015 y PROCER/DRCEN/06/2016 (LDV-R, Naturam Sequi); Naturalista CONABIO (Naturam Sequi), así como de los apoyos PAEP 2014 y 2016 del PCBIOL UNAM (LDV-R). Los autores agradecen a las autoridades locales de Papalutla, Mezquitlán, Copalillo, Zicapa, Atlapa, Xixila, Tomatepec y Cohetzala por las facilidades para realizar el muestreo. Además, agradecen especialmente a Juan Esteban Flores, Josué Esteban Pablo, Mario Flores Rodríguez, José Enrique Rosendo, René Rosendo, Richard Flores, Eliseo Sánchez y al Comisariado de Bienes Ejidales de Zicapa por el trabajo de campo realizado. Justino Morales, Josefina Pablo de Aquino, Isabel Pablo de Aquino, Adalberto Rosendo, Celso Rosendo, José María Rosendo y Juan Cortés brindaron alojamiento y valiosas facilidades. Alejandro

Gordillo-Martínez, Fanny Rebón-Gallardo, Luis A. Sánchez-González, César Ríos-Muñoz, Marco F. Ortiz-Ramírez, Violeta Andrade-González, Alfonsina Hernández-Cardona y Fernando León-García apoyaron en la consulta de ejemplares e identificación de especies en la Colección del Aves del MZFC. Luis Enrique Sánchez-Ramos brindó valiosa ayuda para el diseño del mapa en SIG. Raúl Cueva del Castillo (FES Iztacala), Fausto Méndez (Instituto de Biología UNAM), Roberto Saldaña Cervantes (Biosphera Picture A.C.) y Bernardo Rosendo Ponce (ICAT Olinalá) brindaron valioso apoyo logístico. El trabajo de campo en diferentes etapas fue apoyado por estudiantes del Taller de Biodiversidad y Sistemática de Vertebrados Terrestres, Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias; así como del departamento de Zoología de la FES Iztacala.

Referencias

Almazán-Núñez, R. C. y Navarro, A. G. (2006). Avifauna de la subcuenca del río San Juan, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77, 103-114.

Almazán-Núñez, R. C., Arizmendi, M. C., Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. (2014). Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 57-68.

Almazán-Núñez, R. C., Eguiarte, L. E., Arizmendi, M. C. y Corcuera, P. (2016). *Myiarchus* flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in a Mexican dry forest. *PeerJ*, 4, e2126; DOI 10.7717/peerj.2126.

Almazán-Núñez, R. C., Meléndez-Herrada, A., García-Vega, C. S., Sierra-Morales, P. y Méndez-Bahena, A. (2017). *Setophaga citrina* and other noteworthy bird records from Guerrero, Mexico. *Huitzil*, 18, 16-23.

American Ornithological Society (AOS) (2017). *Checklist of North and Middle America Birds*. Recuperado el 19 abril, 2017 de <http://checklist.aou.org/>.

Arizmendi, M. C. (2002). Estableciendo prioridades para la conservación de las aves. En H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita. (Eds.), *Conservación de aves. Experiencias en México* (pp. 133-149). México, CIPAMEX.

Arizmendi, M. C. y Berlanga, H. (2014). *Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America*. CONABIO, México, 160 pp.

Arizmendi, M. C. y Ornelas, J. F. (1990). Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 172-180.

Arizmendi, M. C. y Rodríguez-Flores, C I. (2012). How many plant species do hummingbirds visit? *Ornitología Neotropical*, 23, 49-54.

aVerAves (2017). recuperado el 10 abril, 2017; de <http://ebird.org/content/averaves>.

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134-143.

Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808-812.

Becerra, J. X. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 10919-10923.

Berlanga, H; Kennedy, J. A., Rich, T. D., Arizmendi, M. C., Beardmore, C. J., Blancher, P. J., Butcher, G. S., Couturier, A. R., Dayer, A. A., Demarest, D. W., Easton, W. E., Gustafson, M., Iñigo-Elias, E., Krebs, E. A., Panjabi, A. O., Rodríguez Contreras, V., Rosenberg, K. V., Ruth, J. M., Santana Castellón, E., Vidal, R. Ma. y Will, T. (2010). *Conservando a nuestras aves compartidas: La vision trinacional de Compañeros en Vuelo para la conservación de las aves terrestres*. Cornell Lab of Ornithology: Ithaca, N.Y.

Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L. A., Ortega-Álvarez, R. y Calderón-Parra, R. (2015). *Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes*. CONABIO, México, D.F.

Berlanga, H., Rodríguez-Contreras, V., Oliveras de Ita, A., Escobar, M., Rodríguez, L., Vieyra, J., Vargas, V. (2008). *Red de Conocimientos sobre las Aves de México (AVESMX)*. CONABIO. Recuperado el 10 abril, 2017 de: <http://avesmx.conabio.gob.mx>

Bertelli, S., Szumik, C., Goloboff, P.A., Giannini, N. P., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T. y Cracraft, J. (2017). Mexican land birds reveal complexity in fine-scale patterns of endemism. *Journal of Biogeography*, 44, 1836-1846, doi:10.1111/jbi.12987.

Bezaury, J. B. (2010). Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 21-40). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. y Mustoe, S. (2000). *Bird census techniques*. Academic Press. U.K.

BirdLife International. (2017). *Important Bird and Biodiversity Area factsheet: Papalutla, Sierra de Tecaballo*. recuperado el 19 de abril, 2017 de: <http://datazone.birdlife.org/site/factsheet/papalutla-sierra-de-tecaballo-iba-mexico>

Boyle, W. A. (2017). Altitudinal migration in North America. *The Auk*, 134, 443-465.

Cantú, J. C., Gómez de Silva, H. y Sánchez, M. E. (2011). *El dinero vuela*. Defenders of Wildlife, Telleliz, 57 p.

Cantú, J. C., Sánchez, M. E., Grosselet, M. y Silva, J. (2007). *Tráfico ilegal de pericos en México. Una evaluación detallada*. Defenders of Wildlife, Telleliz, 75 p.

Cardinale, B. J., Duffy, J E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67, doi:10.1038/nature11148.

Castro-Torreblanca, M., Blancas-Calva, E., Rodríguez-Mirón, G. M. y Espinosa-Organista, D. N. (2014). Patrones espaciales de distribución y diversidad de la avifauna en la provincia del Balsas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 823-830.

Cockle, K. L., Martin, K. y Wesolowski, T. (2011). Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 377-382.

Colwell, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.1 <http://purl.oclc.org/estimates>

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2017). *Áreas Naturales Protegidas Federales de México*. Recuperado el 18 abril, 2017 de <http://sig.conanp.gob.mx/website/siganp/>

Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. (2017). *Especies Prioritarias. Programa de conservación de especies en riesgo*. Recuperado el 19 abril, 2017 de <http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/espPrioritaria.html>

Contreras-González, A. M. y Arizmendi, M. C. (2014). Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*, Cactaceae) by birds in central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 25, 373-387.

Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L. van Breugel, M. y Philpott, S. M. (2009). Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica*, 41, 142-153.

De la O, M. (2015). Depredación y Violencia confluyen en el corazón de Oro. *Tinchera Política y Cultura* 790. Recuperado el 1 marzo, 2017 de <http://www.trinchera-politicaycultura.com/ediciones/790/info-02.html>

del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. y de Juana, E. (2017). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Recuperado el 1 de marzo, 2017 de <http://www.hbw.com/>

Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. S. y Tilman, D. (2004). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, 4, 1300-1305.

Dickman, C. R., Prevedec y M., Lynam, A. J. (1991). Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. *Oikos*, 62, 67-76.

Dunn, J. L. y Alderfer, J. (2006). *National Geographic Field Guide to the birds of North America*. 6a edición. Washington, D.C.

Enciclovida (2017). Cardenal rojo (*Cardinalis cardinalis*). Recuperado el 18 abril, 2017 de <http://enciclovida.mx/especies/8013594>.

Enríquez, P. L. y Vázquez-Pérez, J. R. (2015). Los búhos de México. en P. L. Enríquez. (ed). *Los búhos neotropicales. Diversidad y Conservación* (pp. 475-512). El Colegio de la Frontera Sur, México.

- Espinosa-Organista, D. N., Ocegueda-Cruz, S., Aguilar-Zúñiga, C., Flores-Villela, O., Llorente-Bousquets, J. y Vázquez-Benitez, B. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En R. Dirzo, R. González y I. March. (Eds.). *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 33-65). Mexico: CONABIO.
- Farnsworth, A. y Lebbin, D. (2017). Pileated Flycatcher (*Xenotriccus mexicanus*). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie y E. de Juana (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Recuperado el 19 abril, 2017 de <http://www.hbw.com/node/57347>
- Feria-Arroyo, T. P. y Peterson, A. (2002). Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, 8, 49-56.
- Fernández-Nava, R., Rodríguez-Jiménez, C., Arreguín-Sánchez, M. L. y Rodríguez-Jiménez, A. (1998). Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica*, 9, 1-151.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B., Blomberg, S. P., Montague-Drake, R., Felton, A. y Stein, J. A. (2007). Functional richness and relative resilience of bird communities in regions with different land use intensities. *Ecosystems*, 10, 964-974.
- Gill, F. y Donsker, D. (2017). *IOC World Bird List (v 7.2)*. doi :10.14344/IOC.ML.7.2.
- González-García, F. y H. Gómez de Silva. (2003). Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación. En H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita. (eds). *Conservación de aves: experiencias en México*. (pp. 150-194). CIPAMEX, CONABIO, NFWF, México.
- Harvey, C. A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B. G., Finegan, B., Griffith, D. M., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M. y Wishnie, M. (2008). Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22, 1523-1739.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. Costa Rica.
- Hortal, J. y Lobo, J. M. (2002). Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología*, 16, 405-432.

Howell, S. N. G. y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press. U.S.A.

Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.

Hutto, R. L. (1986). Migratory landbirds in western Mexico: a vanishing habitat. *Western Wildlands*, 11, 12-16.

Hutto, R. L. (1992). Habitat distributions of migratory landbird species in western Mexico. En J. M. Hagan III y D. W. Johnston (eds). *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds*. (221-239). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Hutto, R. L. (2010). Aspectos ecológicos únicos asociados con las aves migratorias de larga distancia del occidente de México. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 215-234). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Birdlife International (2016). *Ara militaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016* e.T22685548A93079238. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22685548A93079238>.en. Recuperado el 12 de junio, 2017 de www.iucnredlist.org.

Jiménez-Arcos, V. H., Santa Cruz-Padilla, S. A., Escalona-López, A., Arizmendi, M. C. y Vázquez, L. (2012). Ampliación de la distribución y presencia de una colonia reproductiva de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en el alto Balsas de Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 864-867.

Jiménez-Valverde, A. y Lobo, J. M. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151-161.

Koleff, P., Gaston, K. J. y Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367-382.

Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad

espacial en grupos selectos de especies. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 323-364). CONABIO, México.

Lara, C. (2006). Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience*, 13, 23-29.

Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. (2017). Última reforma publicada Diario Oficial de la Federación.

Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S. y Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81, 1065-1076.

Maass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., González, M. A., Rodríguez, M. y Arias, H. (2010). Amenazas. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J., Dirzo, R. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 321-348). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Martínez-Gordillo, M., Valencia-Avalos, S. y Calónico-Soto, J. (1997). Flora Papalutla, Guerrero y de sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 68, 107-133.

Martínez-Ornelas, M. (2001). *Patrones de distribución y abundancia de la familia Tyrannidae en la porción oriental de la cuenca de las Balsas*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. y Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 104-113.

McKinney, M. L. y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 450-453.

Meza, L. y López-García, J. (1997). *Vegetación y Mesoclima de Guerrero*. Estudios Florísticos en Guerrero. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Mobley, J. y de Juana, E. (2017). Sulphur-bellied Flycatcher (*Myiodynastes luteiventris*). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie y E. de Juana (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Recuperado el 18 abril, 2017 de: <http://www.hbw.com/node/57470>

Monterrubio-Rico, T. C. y Escalante-Pliego, P. (2006). Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation*, 128, 67-78.

Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir biodiversidad*. M&T Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España, 84 pp.

Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1-110.

Naranjo, E. J. y Cuarón, A. D. 2010. Uso de la fauna silvestre. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J. y Dirzo, R. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (pp. 271-284). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Naranjo, E. J., Dirzo, R., López-Acosta, J. C., Rendón-von-Osten, J., Reuter, A., Sosa-Nishizaki, O., Gutierrez-Granados, G., Martínez-Ballesté, A., Mandujano, M. C. (2009). Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 247-276). CONABIO, Mexico.

Naturam Sequi (2015). *Prospección de la guacamaya verde en el Alto Balsas*. Reporte final. Programa de Conservación de Especies en Riesgo. CONANP, SEMARNAT. México.

Naturam Sequi (2016). *Conservación del hábitat de la guacamaya verde en el Alto Balsas*. Reporte final, Programa de Conservación de Especies en Riesgo. CONANP, SEMARNAT. México.

Navarro-Sigüenza, A. G. (2002). *Atlas de las Aves de México: Fase II*; Base de datos de SNIB-CONABIO proyectos E018 y A002. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Navarro-Sigüenza, A. G. y Peterson, T. (2004). An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*, 4, 1-32.

Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 476-495.

North American Bird Conservation Initiative. (2016). *El Estado de las Aves de Norteamérica 2016*. Environment and Climate Change Canada: Ottawa, Ontario. Recuperado 18 de abril, de www.es.stateofthebirds.org

Nova-Muñoz, O., Almazán-Núñez, R. C., Bahena-Toribio, R., Cruz-Palacios, M. T. y Puebla-Olivares, F. (2011). Riqueza y abundancia de aves de la subcuenca de Tuxpan, Guerrero, México. *Universidad y Ciencia*, 27, 299-313.

Ochoa-Arteaga, A., García-Leyva, A. y Charre, G. M. (2016). Primer registro del gavilán pico gancho (*Chondrohierax uncinatus*) para la localidad de El Limón, Sierra de Huautla, Morelos, México. *Huitzil*, 17, 215-219.

Ochoa-Ochoa, L., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A. y Rodríguez, P. (2014). Spatial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 918-930.

Ornelas, J. F. y Arizmendi, M. C. (1995). Altitudinal migration: implications for the conservation of the Neotropical migrant avifauna of western Mexico. pp. 98-112. En: M. H. Wilson y S. A. Sader (eds.) *Conservation of Neotropical migrant avifauna of western Mexico*. Maine Agricultural and Forest Experiment Station, Miscellaneous publication. 727, Orono U.S.A.

Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L. A., Berlanga-García, H. (2015). Plumas de multitudes. Integración comunitaria en el estudio y monitoreo de aves en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. (1999). Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conservation Biology*, 13, 427-431.

Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2000). Western Mexico: a significant centre of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga*, 14, 42-46.

Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2009). Constructing Check-Lists and Avifauna-Wide Reviews: Mexican Bird Taxonomy Revisited. *The Auk*, 126, 915-921.

- Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2016. Bird conservation and biodiversity research in Mexico: status and priorities. *Journal of Field Ornithology*, 87, 121-132.
- Peterson, T. y Chalif, R. (1989). Guía de aves de México. Editorial Diana. México.
- Pietrek, A. G., Walker, R. S. y Novaro, A. J. (2009). Susceptibility of lizards to predation under two levels of vegetative cover. *Journal of Arid Environments*, 73, 574-577.
- Prieto-Torres, D. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Santiago-Alarcón, D. y Rojas-Soto, O. R. (2016). Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. *Global Change Biology*, 22, 365-379. doi: 10.1111/gcb.13090
- Puga, S., Sosa, M., Lebgue, T., Quintana, C. y Campos, A. (2006). Contaminación por metales pesados en suelo provocada por la industria minera. *Ecología Aplicada*, 5, 149-155.
- R Development Core Team. (2008). *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Austria: <http://www.R-project.org>
- Ralph, C. R., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. California: US Forest Service.
- Ramírez-Albores, J. E. (2007). Bird diversity and conservation of Alto Balsas (Southwestern Puebla), Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 55, 287-300.
- Ramírez-Albores, J. E. (2010). Presencia del cardenal rojo (*Cardinalis cardinalis*) en el suroeste de Puebla, México. *Huitzil*, 11, 42-45.
- Ramírez-Albores, J. E. y Ramírez-Cedillo, M. G. (2002). Avifauna de la región oriente de la Sierra de Huautla, Morelos. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 73, 91-111.
- Ramírez-Bastida, P., Navarro-Sigüenza, A. G. y Peterson, A. T. (2008). Aquatic bird distributions in Mexico: designing conservation approaches quantitatively. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2525-2558.
- Ramírez-Bastida, P., Vázquez, L. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2015). Aves de los encinares mexicanos: riqueza específica, endemismo y relaciones faunísticas. En S. Romero-Rangel, E.

Rojas-Zenteno y L. E. Rubio-Licona (eds). *Encinos de México (Quercus, Fagaceae) 100 especies*. (pp. 91-128). Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Ramírez-Cedillo, M. G. (2003). *Diversidad del genero Icterus en localidades pertenecientes a la Sierra de Huautla (Morelos), y a la porción oriental del Balsas (Puebla), Mexico*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Ramos-Ordoñez, M. F. y Arizmendi, M. C. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments*, 75, 757-762.

Ridgely, R. S., Allnutt, T. F., T. Brooks, McNicol, D. K., Mehlman, D. W., Young, B. E. y Zook, J. R. 2005. *Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere version 2.1*. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.

Ríos-Muñoz, C. A. (2013). ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, i-ix, doi: 10.7550/rmb.34170.

Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2012a). Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 47, 171-182.

Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2012b). Analysis of biogeographic affinities in the Mexican transition zone. Libro de resúmenes. V North American Ornithological Conference. Vancouver, Canada.

Rivera-Ortíz, F. A., Oyama, K., Ríos-Muñoz, C. A., Solórzano, S., Navarro-Sigüenza, A. G. y Arizmendi, M. C. (2013). Habitat characterization and modeling of the potential distribution of the Military Macaw (*Ara militaris*) in México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 1200-1215.

Robbins., S. C., B. Bruun y Zim, H. S. (1966). *A guide to field identification birds of North America*. Golden Press. E.U.A.

Rodríguez-Wallenius, C. (2010). Minería y respuestas sociales en Mezcala, Guerrero: un análisis desde la geopolítica local. En G. C. Delgado-Ramos (coord.). *Ecología política de la minería en*

América Latina. Aspectos socioeconómicos, legales y ambientales de la megaminería. (pp. 251-280). Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades. UNAM. México.

Rojas-Soto, O. R., Oliveras de Ita, A., Almazán-Núñez, R. C., Navarro Sigüenza, A. G. y Sánchez-González, L. A. (2009). Avifauna de Campo Morado, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 741-749.

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México. 1a edición digital.* CONABIO. México.

Rzedowski, J., Medina-Lemos, R. y Calderón de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, 70, 85-111.

Salgado-Negret, B. y Paz, H. (2015). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. En B. Salgado-Negret (Ed.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (pp. 12-35). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Sánchez-Azofeifa, G. A. y Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos. (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 45-58). Island Press. U.S.A.

Sánchez-Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva I. A. y Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 75-129). CONABIO, México.

Secretaría de Economía. (2017a). *Titulos de exploración minera expedidos en el mes de noviembre de* 2006.

http://www.protlcuem.gob.mx/work/models/siam/Resource/190/NOVIEMBRE_2006.pdf

Secretaría de Economía. (2017b). *Titulos de exploración minera expedidos en el mes de febrero de* 2012. Secretaría de Economía.

http://www.protlcuem.gob.mx/work/models/siam/Resource/79/FEB_2012.pdf

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* 30 de diciembre 2010. México.

Şekercioğlu, C. H. (2011). Functional extinctions of birds pollinators cause plant declines. *Science*, 331, 1019-1020.

Şekercioğlu, C. H., Daily, G. C. y Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 18042-18047.

Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Gali, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pysek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. y Vila, M. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 58-66.

Sodhi, N. S., Şekercioğlu, C. H., Barlow, J. y Robinson, S. K. (2011). Ecological functions of Birds in the Tropics. En N. S. Sodhi, C. H. Şekercioğlu, J. Barlow y S. K. Robinson. *Conservation of Tropical Birds*. (pp. 68-108). Wiley-Blackwell.

Stattersfield, A.J., Crosby, M.J., Long, A.J. y Wege, D.C. (1999). *Endemic Bird Areas of the World. Priorities for biodiversity conservation*. Cambridge: Birdlife International.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. (1996). *Neotropical birds. Ecology and conservation*. The University of Chicago Press. E.U.A.

Thiollay, J.M. (2017). Hawks, Eagles (Accipitridae). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie y E. de Juana (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Recuperado el 18 abril, 2017 de <http://www.hbw.com/node/52213>

UNESCO, (2017). *Reservas de biosfera*. recuperado el 19 abril, 2017 de <http://www.unesco.org/new/es/natural-sciences/environment/ecological-sciences/biosphere-reserves/>

Urbina-Torres, F. (2016). Registros notables de aves de Morelos, México. *Huitzil*, 17, 163-174.

Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75, 33-53.

Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O., Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests. *The Condor*, 119, 275-288, doi: 10.1650/CONDOR-16-116.1.

Vázquez, L. y Renton, K. (2015). High density of tree-cavities and snags in tropical dry forest of western Mexico raises questions for a latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 10, e0116745. doi:10.1371/journal.pone.0116745

Vega-Rivera, J. H., Arizmendi, M. C. y Morales-Pérez, L. (2010). Aves. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J., Dirzo, R. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 145-164). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Wagner, L. S. (2013). Defendiendo la biodiversidad: resistencia a megaproyectos en América Latina. *Ecología Política*, 46, 80-84.

Wenny, D. G., Devault, T. L., Johnson, M. D., Kelly, D., Şekercioğlu, C. H., Tomback, D. F. y Whelan, C. J. (2011). The need to quantify ecosystem services provided by birds. *The Auk*, 128, 1-14.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. 4ª edición. Prentice Hall. E.U.A.

Tablas.

Tabla 1. Resumen taxonómico de la avifauna del Alto Balsas de Guerrero. Se indica la riqueza de los taxonómicos de orden, familia, género y especie por tipo de hábitat, el valor de riqueza específica estimada (ICE) y la eficiencia del muestreo para detectar la avifauna. Se incluyen los datos para toda la región (Alto Balsas) y por tipo de hábitat.

Taxa	Alto Balsas	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotono forestal	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático
Orden	20	14	15	14	11	8	12	8
Familia	48	33	30	35	30	19	24	12
Género	133	93	46	82	69	23	37	19
Especie	205	145	71	133	103	28	53	22
ICE	224.49	168.42	104.77	152.46	159.06	81.17	80.35	46.82
ICE (%)	92.49	83.40	71.27	90.70	70.70	34.50	67.07	68.45

Tabla 2. Valores de recambio taxonómico (β_{sim}) de las avifaunas presentes en los tipos de hábitat en el Alto Balsas de Guerrero.

β_{sim} (sp. únicas)	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotono forestal	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático
caducifolio (21)							
subcaducifolio (2)	0.06						
encino (17)	0.26	0.27					
ecotono (5)	0.19	0.28	0.17				
palmar (0)	0.07	0.32	0.07	0.18			
riparia (2)	0.28	0.51	0.43	0.49	0.71		
acuático (5)	0.64	0.86	0.73	0.73	1.00	0.41	
β_{sim} promedio	0.25	0.38	0.32	0.34	0.39	0.47	0.73
	(± 0.21)	(± 0.27)	(± 0.23)	(± 0.23)	(± 0.38)	(± 0.14)	(± 0.20)
β_{sim}	0.41						
Alto Balsas	(± 0.27)						

Tabla 3. Especies de aves amenazadas en el Alto Balsas de Guerrero. Se indica la categoría de riesgo de acuerdo con la NOM-059, al Libro Rojo de IUCN, y el valor índice de vulnerabilidad ecológica de NABCI. * Señala los endemismos filogenético/evolutivos. ² Indica diferencias con la taxonomía para las aves de México basada en el concepto filogenético/evolutivo de especie (Navarro y Peterson, 2004).

Especie	Nombre común	NOM-059	IUCN	NABCI
<i>Cyrtonyx montezumae</i> / <i>C. salli</i> ^{2*}	Codorniz de Moctezuma	Pr		13
<i>Tachybaptus dominicus</i>	Zambullidor Menor	Pr		8
<i>Tilmatura dupontii</i>	Colibrí Cola Pinta	A		16
<i>Amazilia viridifrons</i> *	Colibrí Frente Verde	A		14
<i>Mycteria americana</i>	Cigüeña Americana	Pr		13
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Gavilán Pico de Gancho	Pr		12
<i>Accipiter striatus</i>	Gavilán Pecho Canela	Pr		7
<i>Accipiter cooperii</i>	Gavilán de Cooper	Pr		8
<i>Buteogallus anthracinus</i>	Aguililla Negra Menor	Pr		11
<i>Buteogallus urubitinga</i>	Aguililla Negra Mayor	Pr		12
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	Aguililla Cola Blanca	Pr		10
<i>Buteo lineatus</i>	Aguililla Pecho Rojo	Pr		8
<i>Buteo platypterus</i>	Aguililla Alas Anchas	Pr		8
<i>Buteo albonotatus</i>	Aguililla Aura	Pr		10
<i>Megascops seductus</i> *	Tecolote del Balsas	A	NT	17
<i>Glaucidium palmarum</i> / <i>G. griscomi</i> ^{2*}	Tecolote Colimense	A		16
<i>Campephilus guatemalensis</i>	Carpintero Pico Plateado	Pr		14
<i>Falco peregrinus</i>	Halcón Peregrino	Pr		9
<i>Eupsittula canicularis</i>	Perico Frente Naranja	Pr		14
<i>Ara militaris</i>	Guacamaya Verde	P	VU	18
<i>Xenotriccus mexicanus</i> *	Mosquero del Balsas	Pr	NT	16
<i>Contopus cooperi</i>	Papamoscas Boreal		NT	13
<i>Vireo bellii</i>	Vireo de Bell		NT	15
<i>Catharus frantzii</i>	Zorzal de Frantzii	A		16
<i>Passerina ciris</i>	Colorín Sietecolores	Pr	NT	12

Tabla 4. Resultados de la prueba de chi-cuadrada para evaluar la distribución de frecuencias de: a) estacionalidad; b) endemismo; c) vulnerabilidad ecológica; d) dieta; e) vinculación con servicios ecosistémicos de la avifauna en el Alto Balsas de Guerrero. Se incluyen las comparaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$.) * El valor de las frecuencias en el hábitat acuático fue igual a cero.

	Caducifolio	Subcaducifolio	Encino	Ecotono	Palmar	Riparia
a) ESTACIONALIDAD	Encino	$\chi^2_4 = 10.36$ p = 0.03				
	Ecotono	$\chi^2_4 = 12.27$ p = 0.01				
	Palmar	$\chi^2_4 = 11.56$ p = 0.02	$\chi^2_4 = 16.22$ p = 0.002	$\chi^2_4 = 14.66$ p = 0.005	$\chi^2_3 = 27.04$	
	Riparia	$\chi^2_4 = 14.24$ p = 0.006	$\chi^2_4 = 13.96$ p = 0.007	$\chi^2_4 = 14.14$ p = 0.007	$\chi^2_4 = 46.16$ p < 0.001	$\chi^2_4 = 13.65$ p = 0.008
	Acuático	$\chi^2_4 = 16.59$ p = 0.002	$\chi^2_4 = 42.03$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 10.27$ p = 0.006	$\chi^2_2 = 13.14$ p = 0.001	$\chi^2_2 = 8.38$ p = 0.01
b) ENDEMISMO	Palmar	$\chi^2_2 = 11.03$ p = 0.003	$\chi^2_2 = 8.39$ p = 0.01	$\chi^2_2 = 9.83$ p = 0.007	$\chi^2_2 = 20.96$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 7.71$ p = 0.02
	Acuático	*	*	*	*	*
c) VULNERABILIDAD ECOLÓGICA	Riparia	$\chi^2_2 = 12.05$ p = 0.002	$\chi^2_2 = 20.04$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 12.88$ p = 0.002	$\chi^2_2 = 25.83$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 20.96$ p < 0.001
	Acuático	$\chi^2_2 = 28.29$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 37.36$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 29.05$ p < 0.001	$\chi^2_2 = 64.87$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 22.49$ p = 0.002
	Palmar		$\chi^2_7 = 15.32$ p = 0.03	$\chi^2_7 = 14.08$ p = 0.049	$\chi^2_6 = 14.39$ p = 0.02	$\chi^2_8 = 45.36$ p < 0.001
d) DIETA	Riparia	$\chi^2_8 = 27.62$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 24.55$ p = 0.002	$\chi^2_8 = 27.99$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 27.28$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 81.30$ p < 0.001
	Acuático	$\chi^2_8 = 66.82$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 61.93$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 63.67$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 16.15$ p = 0.04	$\chi^2_8 = 48.13$ p < 0.001
	Palmar		$\chi^2_8 = 15.99$ p = 0.04	$\chi^2_8 = 30.02$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 28.22$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 108.05$ p < 0.001
e) VINCULACIÓN CON SERVICIOS ECOSISTÉMICOS	Riparia	$\chi^2_8 = 29.26$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 24.43$ p = 0.002	$\chi^2_8 = 96.86$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 95.52$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 39.5$ p < 0.001
	Acuático	$\chi^2_8 = 95.41$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 89.95$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 96.86$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 95.52$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 39.5$ p < 0.001
	Palmar		$\chi^2_8 = 15.99$ p = 0.04	$\chi^2_8 = 30.02$ p < 0.001	$\chi^2_8 = 28.22$ p < 0.001	$\chi^2_7 = 108.05$ p < 0.001

Lista de figuras.

Figura 1. Zona de estudio en el Alto Balsas de Guerrero. El cuadro superior derecho indica la localización de la zona en el centro-occidente de México. El cuadro inferior izquierdo muestra las localidades de colecta histórica de aves (Atlas de las Aves de México, puntos azules); así como los registros observacionales (eBird, puntos anaranjados) más cercanos a la zona de estudio. Los polígonos verdes indican las áreas de muestreo en la región.

Figura 2. Curvas de acumulación de especies de la avifauna del Alto Balsas de Guerrero. Se presentan los modelos basados en las especies observadas (círculos negros), y los estimadores de bootstrap (cuadros blancos), ICE (triángulos negros) y Chao 2 (triángulos blancos).

Figura 3. Análisis de clasificación basado en disimilitud por recambio taxonómico general de la avifauna del Alto Balsas de Guerrero. Se usó el índice β_{sim} y el método de ligamiento completo. La línea vertical punteada indica el valor promedio de la matriz de disimilitud (0.41).

Figura 4. Distribución de frecuencias de la avifauna del Alto Balsas por su categoría de estacionalidad. Se muestran los valores porcentuales de por cada categoría contemplada.

Figura 5. Distribución de frecuencias de la avifauna del Alto Balsas por su categoría de endemismo. Se muestra la cantidad de especies por cada categoría de estacionalidad contemplada, considerando el concepto biológico (barras rojas) y el concepto filogenético/evolutivo de especie (barras azules).

Figura 6. Vulnerabilidad ecológica de la avifauna del Alto Balsas, de acuerdo con la evaluación del estado de conservación de las aves de Norteamérica (NABCI, 2016). a) Distribución de frecuencias de la avifauna regional; b) comparación por tipo de hábitat y endemismo.

Figura 7. Distribución de frecuencias de los atributos de dieta general por tipo de hábitat para la avifauna del Alto Balsas de Guerrero. Los valores de frecuencia se expresan como porcentaje de especies dentro de cada categoría por tipo de hábitat.

Figura 8. Distribución de frecuencias de los atributos de la vinculación con servicios ecosistémicos por tipo de hábitat para la avifauna del Alto Balsas de Guerrero. Los valores de frecuencia se expresan como porcentaje de especies dentro de cada categoría por tipo de hábitat.

Figura 1.

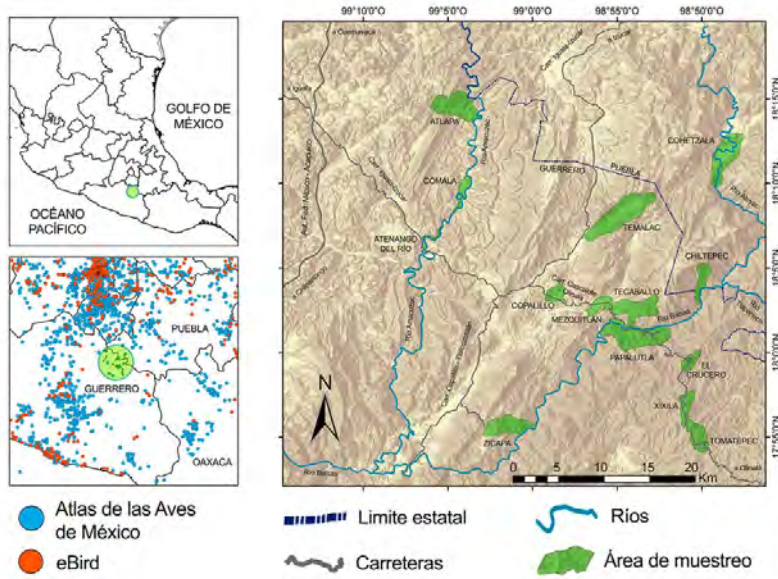


Figura 2.

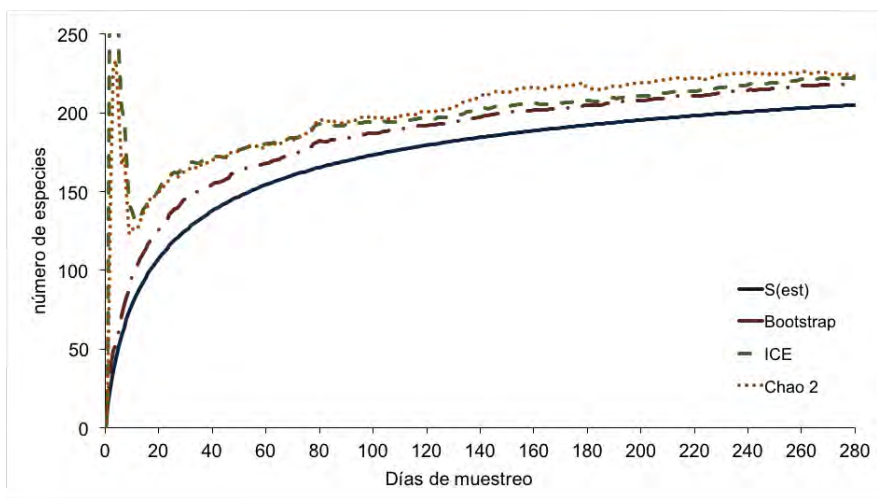


Figura 3.

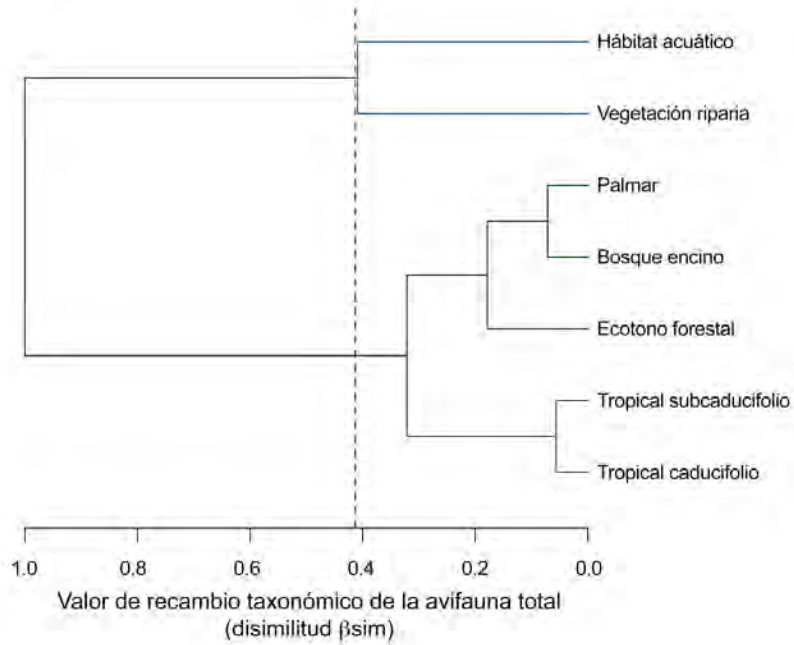


Figura 4.

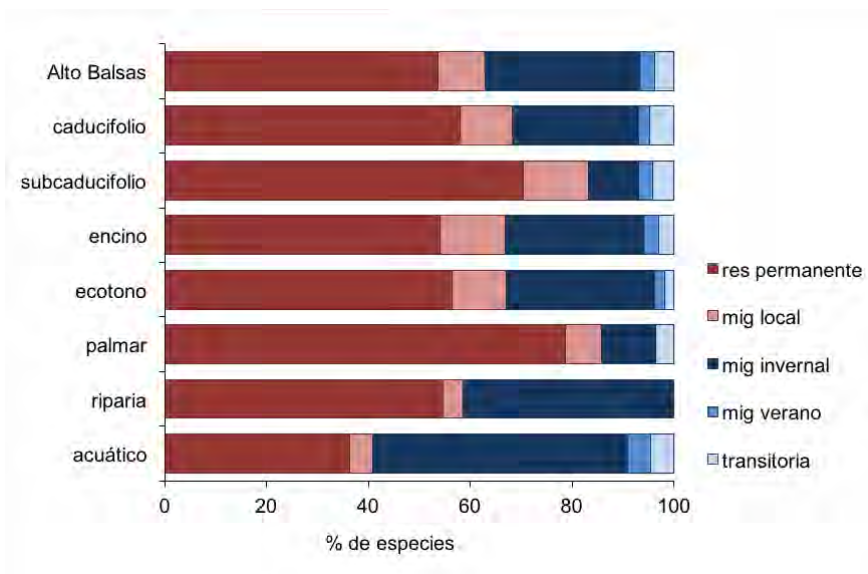


Figura 5.

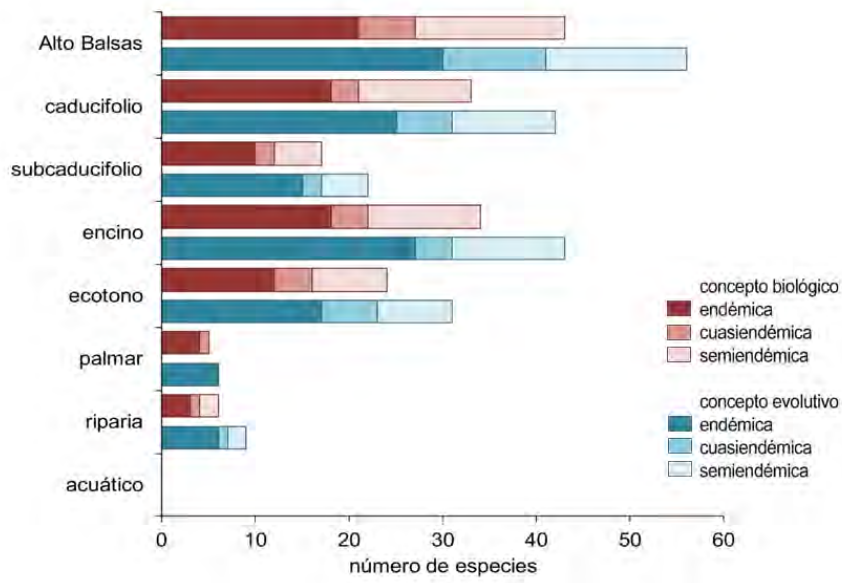


Figura 6.

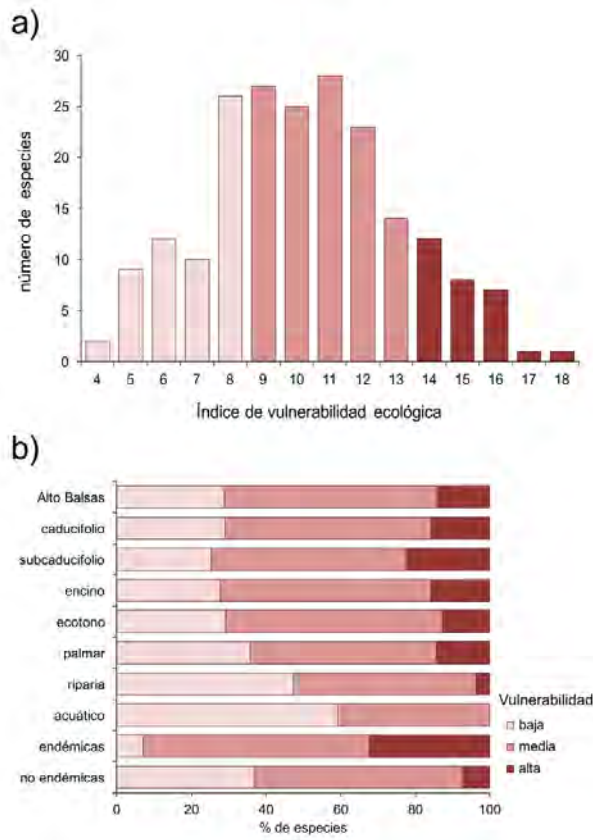


Figura 7.

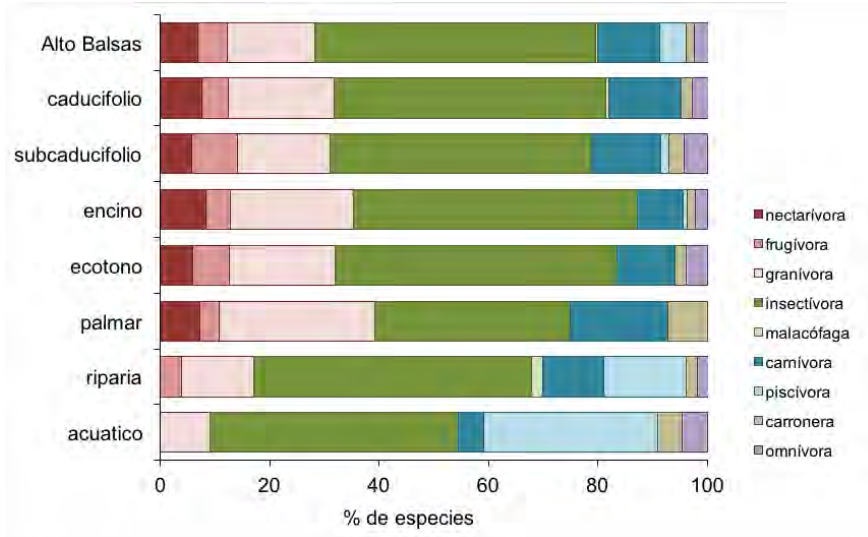
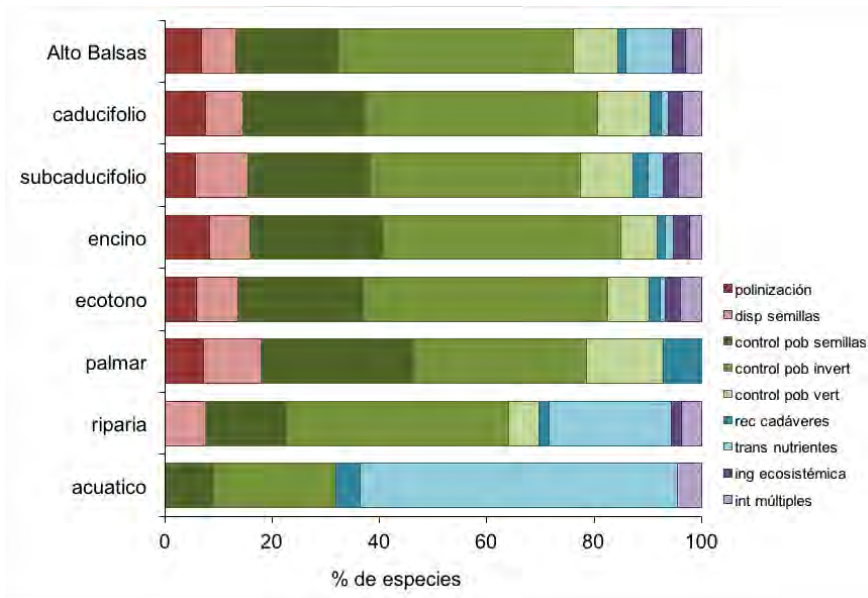


Figura 8.



ANEXO 1a. Inventario taxonómico de las aves del Alto Balsas de Guerrero. El arreglo taxonómico responde a los criterios de la AOS. ¹ indica si existen diferencias con la clasificación de la IOC; ² indica diferencias con la propuesta taxonómica para las aves de México (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004), basada en el concepto filogenético/evolutivo de especie. Las especies exóticas son señaladas delante del nombre científico. Se incluyen los nombres comunes en español e inglés (Berlanga et al. 2015), estatus de residencia (Ridgely et al. 2005 y acorde a datos de campo), categoría de endemismo (González-García y Gómez de Silva 2003, categorías de riesgo (NOM-059-SEMARNAT-2010 y Lista roja de IUCN) y valor del Índice de Vulnerabilidad Ecológica (NABCI, 2016). Se indican los registros relevantes en términos biogeográficos.

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/ Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
GALLIFORMES								
Cracidae								
	<i>Oridalis poliocephala</i>	Chachalaca Pálida	West Mexican Chachalaca	end / end		LC	15	
Odontophoridae								
	<i>Philortyx fasciatus</i>	Codomiz Barrada	Banded Quail	end / end		LC	12	
	<i>Cyrtonyx montezumae</i> / <i>C. sallei</i> ²	Codomiz de Moctezuma	Montezuma Quail	- / end	Pr	LC	13	
PODICIPEDIFORMES								
Podicipedidae								
	<i>Tachybaptus dominicus</i>	Zambullidor Menor	Least Grebe		Pr	LC	8	
COLUMBIFORMES								
Columbidae								
	<i>Columba livia</i> – exótica	Paloma Doméstica	Rock Pigeon			LC	6	
	<i>Streptopelia decaocto</i> – exótica	Paloma de Collar Turca	Eurasian Collared Dove			LC	5	invasión reciente
	<i>Columbina inca</i>	Tortolita Cola Larga	Inca Dove			LC	8	
	<i>Columbina passerina</i>	Tortolita Pico Rojo	Common Ground-Dove			LC	9	
	<i>Lepotilva verreauxi</i>	Paloma Arroyera	White-tipped Dove			LC	8	
	<i>Zenaidura macroura</i>	Paloma Alas Blancas	White-winged Dove			LC	8	
	<i>Zenaidura macroura</i>	Huilota Común	Mourning Dove			LC	5	
CUCULIFORMES								
Cuculidae								
	<i>Piaya cayana</i> / <i>P. mexicana</i> ²	Cucillo Canelo	Squirrel Cuckoo	- / end		LC	9	
	<i>Morococcyx erythropygus</i>	Cucillo Terrestre	Lesser Ground-Cuckoo			LC	14	
	<i>Geococcyx velox</i>	Correcaminos Tropical	Lesser Roadrunner			LC	10	
	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Garrapatero Pijuy	Groove-billed Ani			LC	7	
CAPRIMULGIFORMES								
Caprimulgidae								
	<i>Chordeiles acutipennis</i>	Chotacabras Menor	Lesser Nighthawk			LC	8	
	<i>Chordeiles minor</i>	Chotacabras Zumbón	Common Nighthawk			LC	11	

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
<i>Antristomus ridgwayi</i>	Tapacaminos Tucuchillo	Buff-collared Nighthjar	Rp / Rp			LC	12	
NYCTIBIFORMES								
Nyctibidae								
<i>Nyctibius jamaicensis</i>	Pájaro Estaca Norteño	Northern Potoo	Rp / Rp		A	LC	14	60 km al N; 80 km al E
APODIFORMES								
Apodidae								
<i>Aeronautes saxatalis</i>	Venejejo Pecho Blanco	White-throated Swift	Rp / Rp			LC	11	
Trochilidae								
<i>Helimaster constantii</i>	Colibri Picudo Occidental	Plain-capped Starthroat	Rp / Rp			LC	12	
<i>Tilmatura dupontii</i>	Colibri Cola Pinta	Sparkling-tailed Hummingbird	Rp / Rp			LC	16	
<i>Calothorax pulcher</i>	Colibri Mixteco	Beautiful Hummingbird	Rp / Rp	end / end		LC	16	
<i>Archilochus colubris</i>	Colibri Garganta Rubí	Ruby-throated Hummingbird	T / T			LC	8	
<i>Archilochus alexandri</i>	Colibri Barba Negra	Black-chinned Hummingbird	Mi / T	semi / semi		LC	11	
<i>Selasphorus rufus</i>	Zumbador Canelo	Rufous Hummingbird	Mi / Mi	emi / semi		LC	13	
<i>Selasphorus sasin</i>	Zumbador de Allen	Allen's Hummingbird	Mi / Mi			LC	15	
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	Esmeralda Occidental	Golden-crowned Emerald	Rp / Rp	end / end		LC	14	
<i>Cyananthus sordidus</i>	Colibri Opaco	Dusky Hummingbird	Rp / Rp	end / end		LC	12	
<i>Cyananthus latirostris</i> ²	Colibri Pico Ancho	Broad-billed Hummingbird	Rp / Rp	semi / cuasi		LC	10	
<i>Anacilia beryllina</i> ²	Colibri Berilo	Berylline Hummingbird	Rp / Mloc	- / end		LC	10	
<i>Anacilia violiceps</i>	Colibri Corona Violeta	Violet-crowned Hummingbird	Rp / Rp	semi / semi		LC	10	
<i>Anacilia viridifrons</i>	Colibri Frente Verde	Green-fronted Hummingbird	Rp / Mloc	end / end	A	LC	14	40 km al NE
<i>Hylocharis leucotis</i> / <i>Basilinna leucotis</i> ¹	Zafiro Orejas Blancas	White-eared Hummingbird	Rp / Mloc			LC	11	
CHARADRIIFORMES								
Recurvirostridae								
<i>Himantopus mexicanus</i>	Monjita Americana	Black-necked Stilt	Rp / Rp			LC	11	
Charadriidae								
<i>Charadrius collaris</i>	Chorlo de Collar	Collared Plover	Rp / Rp			LC	12	
<i>Charadrius vociferus</i>	Chorlo Tildfo	Killdeer	Mi / Rp			LC	9	
Scolopacidae								
<i>Actitis macularia</i>	Playero Alzacolita	Spotted Sandpiper	Mi / Mi			LC	9	
CICONIIFORMES								
Ciconiidae								
<i>Mycteria americana</i>	Cigüeña Americana	Wood Stork	T / T		Pr	LC	13	90 km al N; 280 km al E
SULIFORMES								
Phalacrocoracidae								
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Cormorán Neotropical	Neotropic Cormorant	Rp / Rp			LC	8	
PELECANIFORMES								
Ardeidae								
<i>Ardea herodias</i>	Garza Morena	Great Blue Heron	Mi / Mi			LC	7	
<i>Ardea alba</i>	Garza Blanca	Great Egret	Mi / Mi			LC	7	
<i>Egretta thula</i>	Garza Dedos Dorados	Snowy Egret	Mi / Mi			LC	8	90 km al N; 50 km al E
<i>Butorides virescens</i>	Garcita Verde	Green Heron	Mi / Mi			LC	11	
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Garza Nocturna negra	Black-crowned Night-Heron	Mi / Mi			LC	10	

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
CATHARTIFORMES								
Cathartidae								
<i>Coragyps atratus</i>	Zopilote Común	Black Vulture	Rp / Rp			LC	5	
<i>Cathartes aura</i>	Zopilote Aura	Turkey Vulture	Rp / Rp			LC	5	
ACCIPITRIFORMES								
Pandionidae								
<i>Pandion haliaetus</i>	Águila Pescadora	Osprey	T / Mi			LC	7	
Accipitridae								
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Gavilán Pico de Gancho	Hook-billed Kite	Rp / Rp		Pr	LC	12	50 km al SE; 50 km al NE
<i>Accipiter striatus</i>	Gavilán Pecho Canela	Sharp-shinned Hawk	Mi / Mi		Pr	LC	7	
<i>Accipiter cooperii</i>	Gavilán de Cooper	Cooper's Hawk	Mi / Mi		Pr	LC	8	
<i>Buteogallus anthracinus</i>	Aguiluilla Negra Menor	Common Black Hawk	Rp / Rp		Pr	LC	11	
<i>Buteogallus urubitinga</i>	Aguiluilla Negra Mayor	Great Black Hawk	Rp / Rp		Pr	LC	12	70 km al N; 300 km al E
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	Aguiluilla Cola Blanca	White-tailed Hawk	Rp / Rp		Pr	LC	10	
<i>Buteo plagiatus</i>	Aguiluilla Gris	Gray Hawk	Rp / Rp			LC	8	
<i>Buteo lineatus</i>	Aguiluilla Pecho Rojo	Red-shouldered Hawk	Mi / Mi		Pr	LC	8	
<i>Buteo platypterus</i>	Aguiluilla Alas Anchas	Broad-winged Hawk	Mi / Mi		Pr	LC	8	
<i>Buteo brachyurus</i>	Aguiluilla Cola Corta	Short-tailed Hawk	Rp / Rp			LC	10	
<i>Buteo albionotatus</i>	Aguiluilla Aura	Zone-tailed Hawk	Mi / Mi		Pr	LC	10	
<i>Buteo jamaicensis</i>	Aguiluilla Cola Roja	Red-tailed Hawk	Rp / Rp			LC	6	
STRIGIFORMES								
Tytonidae								
<i>Tyto alba / T. furcata</i> ¹	Lechuza de Campanario	Barn Owl	Rp / Rp			LC	9	
Strigidae								
<i>Megascops seductus</i>	Tecolote del Balsas	Balsas Screech-Owl	Rp / Rp	end / end	A	NT	17	
<i>Bubo virginianus</i>	Búho Cornudo	Great Horned Owl	Rp / Rp			LC	6	
<i>Glaucidium gnoma</i> ²	Tecolote Serrano	Northern Pygmy-Owl	Rp / Rp	- / cuasi		LC	11	
<i>Glaucidium palmarum / G. griscomi</i> ²	Tecolote Collinense	Colima Pygmy-Owl	Rp / Rp	end / end	A	LC	16	
<i>Glaucidium brasilianum</i>	Tecolote Bajío	Ferruginous Pygmy-Owl	Rp / Rp			LC	8	
<i>Micrathene whitneyi</i>	Tecolote Enano	Elf Owl	Mi / Mi	semi / semi		LC	13	
<i>Athene cunicularia</i>	Tecolote Llanero	Burrowing Owl	Mi / Mi			LC	12	
<i>Ciccaba virgata / Strix virgata</i> ¹	Búho Café	Mottled Owl	Rp / Rp			LC	11	
TROGONIFORMES								
Trogonidae								
<i>Trogon elegans / T. ambiguus</i> ²	Coa Elegante	Elegant Trogon	Rp / Rp	- / cuasi		LC	14	
<i>Trogon mexicanus</i>	Coa Mexicana	Mountain Trogon	Rp / Rp			LC	14	
CORACIIFORMES								
Momotidae								
<i>Momotus mexicanus</i>	Momoto Corona Canela	Russet-crowned Motmot	Rp / Rp	cuasi / cuasi		LC	12	
Alcedinidae								
<i>Megasceryle torquata</i>	Martín Pescador de Collar	Ringed Kingfisher	Rp / Rp			LC	8	65 km al N; 240 km al E
<i>Megasceryle alcyon</i>	Martín Pescador Norteño	Belted Kingfisher	Mi / Mi			LC	11	
<i>Chloroceryle americana</i>	Martín Pescador Verde	Green Kingfisher	Rp / Rp			LC	10	
PICIFORMES								

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/ Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
Picidae								
<i>Melanerpes formicivorus</i>	Carpintero Bellotero	Acorn Woodpecker	Rp / Rp			LC	9	
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	Carpintero Enmascarado	Golden-cheeked Woodpecker	Rp / Rp	end / end		LC	12	
<i>Melanerpes hypopolius</i>	Carpintero del Balsas	Gray-breasted Woodpecker	Rp / Rp	end / end		LC	16	
<i>Picoides scalaris / Dryobates scalaris</i> ¹	Carpintero Mexicano	Ladder-backed Woodpecker	Rp / Rp			LC	9	
<i>Campylilus guatemalensis</i>	Carpintero Pico Plateado	Pale-billed Woodpecker	Rp / Rp		Pr	LC	14	
FALCONIFORMES								
Falconidae								
<i>Caracara cheriway</i>	Caracara Quebrantahuesos	Crested Caracara	Rp / Rp			LC	8	
<i>Herpethotes cachimans</i>	Halcón Guatco	Laughing Falcon	Rp / Rp			LC	10	
<i>Falco sparverius</i>	Cernicálo Americano	American Kestrel	Mi / Mi			LC	11	
<i>Falco columbarius</i>	Halcón Esmerajón	Merlin	Mi / Mi			LC	7	
<i>Falco peregrinus</i>	Halcón Peregrino	Peregrine Falcon	Mi / Mi		Pr	LC	9	
PSITTACIFORMES								
Psittacidae								
<i>Eupsittula canicularis</i>	Perico Frente Naranja	Orange-fronted Parakeet	Rp / Rp		Pr	LC	14	100 km al NE;
<i>Ara militaris</i>	Guacamaya Verde	Military Macaw	Rp / Mloc		P	VU	18	194 al O
PASSERIFORMES								
Furnariidae								
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Trepatroncos Bigotudo	Ivory-billed Woodcreeper	Rp / Rp			LC	13	
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	Trepatroncos Mexicano	White-striped Woodcreeper	Rp / Rp	end / end		LC	15	
Tyrannidae								
<i>Camptostoma imberbe</i>	Mosquero Chillón	Northern Beardless-Tyrannulet	Rp / Rp			LC	10	
<i>Myiopagis viridicata</i>	Mosquero Verdoso	Greenish Elaenia	Rp / Mloc			LC	11	
<i>Xenotriccus mexicanus</i>	Mosquero del Balsas	Pileated Flycatcher	Rp / Rp	end / end	Pr	NT	16	
<i>Contopus cooperi</i>	Papamoscas Boreal	Olive-sided Flycatcher	T / T			NT	13	
<i>Contopus pertinax</i>	Papamoscas José María	Greater Pewee	Rp / Rp			LC	12	
<i>Contopus sordidulus</i>	Papamoscas del Oeste	Western Wood-Pewee	T / T			LC	11	
<i>Empidonax traillii</i>	Papamoscas Saucero	Willow Flycatcher	Mi / Mi			LC	10	
<i>Empidonax minimus</i>	Papamoscas Chico	Least Flycatcher	Mi / Mi			LC	10	
<i>Empidonax wrightii</i>	Papamoscas Bajacolina	Gray Flycatcher	Mi / Mi	semi / semi		LC	9	
<i>Empidonax oberholseri</i>	Papamoscas Matorralero	Dusky Flycatcher	Mi / Mi	semi / semi		LC	11	
<i>Empidonax affinis</i>	Papamoscas Pnero	Pine Flycatcher	Rp / Rp	cuasi / cuasi		LC	13	
<i>Empidonax occidentalis</i>	Papamoscas Amarillo Barranqueño	Contilleran Flycatcher	Rp / Rp	semi / semi		LC	11	
<i>Sayornis nigricans</i>	Papamoscas Negro	Black Phoebe	Rp / Rp			LC	9	
<i>Pyrocephalus rubinus / P. obscurus</i> ¹	Papamoscas Cardenalito	Vermilion Flycatcher	Rp / Rp			LC	5	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Papamoscas Triste	Dusky-capped Flycatcher	Rp / Mloc			LC	9	
<i>Myiarchus cinerascens</i>	Papamoscas Cenizo	Ash-throated Flycatcher	Mi / Mi			LC	9	
<i>Myiarchus nuttongi</i>	Papamoscas Húí	Nutting's Flycatcher	Rp / Rp			LC	13	
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Papamoscas Gritón	Brown-crested Flycatcher	Rp / Mloc			LC	9	
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Luis Bienteveo	Great Kiskadee	Rp / Rp			LC	5	
<i>Myiozetetes similis</i>	Luisito Común	Social Flycatcher	Rp / Rp			LC	5	
<i>Myiodynamastes luteiventris</i>	Papamoscas Rayado Común	Sulphur-bellied Flycatcher	Rr / Rr			LC	11	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tirano Pirirí	Tropical Kingbird	Rp / Rp			LC	4	
<i>Tyrannus vociferans</i>	Tirano Chibúí	Cassin's Kingbird	Rp / Mloc	semi / semi		LC	9	

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/ Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
<i>Tyrannus crassirostris</i>	Tirano Pico Grueso	Thick-billed Kingbird	Rp / Rp	semi / semi		LC	12	
<i>Tyrannus verticalis</i>	Tirano Pálido	Western Kingbird	Mi / Mi			LC	9	
Tityridae								
<i>Pachyramphus aglaiae</i> / <i>P. albiventris</i> ²	Cabezón Degollado	Rose-throated Becard	Rp / Rp	- / cuasi		LC	11	
Laniidae								
<i>Lanius ludovicianus</i>	Verdugo Americano	Loggerhead Shrike	Rp / Rp			LC	11	
Vireonidae								
<i>Vireo hypochryseus</i>	Vireo Amarillo	Golden Vireo	Rp / Mloc	end / end		LC	13	
<i>Vireo bellii</i>	Vireo de Bell	Bell's Vireo	T / T			NT	15	90 km al NE
<i>Vireo cassinii</i>	Vireo	Vireo	Mi / Mi			LC	14	
<i>Vireo plumbeus</i>	Vireo Plomizo	Plumbeous Vireo	Mi / Mi			LC	10	
<i>Vireo gilvus</i> / <i>V. swainsonii</i> ²	Vireo Gorjeador	Warbling Vireo	Mi / Mi			LC	8	
Corvidae								
<i>Colaptes formosus</i>	Urraca Cara Blanca	White-throated Magpie-Jay	Rp / Rp			LC	12	
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>	Chara de Collar	Western Scrub-Jay	Rp / Rp			LC	9	
<i>Corvus corax</i> / <i>C. sinuatus</i> ²	Cuervo Común	Common Raven	Rp / Rp			LC	6	
Hirundinidae								
<i>Tachycineta thalassina</i>	Golondrina Verdemar	Violet-green Swallow	Mi / Mi			LC	8	
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Golondrina Alas Aserradas	Northern Rough-winged Swallow	Rp / Rp			LC	9	
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Golondrina Risquera	Cliff Swallow	Rr / Rr			LC	7	
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina Tijereta	Barn Swallow	Mi / Rp			LC	8	
Paridae								
<i>Baeolophus wollweberi</i>	Carbonero Embridado	Bridled Titmouse	Rp / Rp			LC	12	
Troglodytidae								
<i>Salpinctes obsoletus</i>	Saltapared de Rocas	Rock Wren	Rp / Rp			LC	12	
<i>Catherpes mexicanus</i>	Saltapared Barranquero	Canyon Wren	Rp / Rp			LC	11	
<i>Troglodytes aedon</i> / <i>T. brunneicollis</i> ²	Saltapared Común	Brown-throated Wren	Rp / Rp	- / cuasi		LC	5	
<i>Campylorhynchus gularis</i>	Matraca Serrana	Spotted Wren	Rp / Rp	end / end		LC	14	
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	Matraca del Balsas	Boucard's Wren	Rp / Rp	end / end		LC	16	
<i>Pheugopedius felix</i>	Saltapared Feliz	Happy Wren	Rp / Rp	end / end		LC	14	
<i>Thryophilus pleurostictus</i>	Saltapared Barrado	Banded Wren	Rp / Rp			LC	15	
Poliopitidae								
<i>Poliopitila caerulea</i>	Perlita Azulgris	Blue-gray Gnatcatcher	Rp / Mi			LC	7	
<i>Poliopitila albiloris</i>	Perlita Pispirria	White-lored Gnatcatcher	Rp / Mloc			LC	15	
Regulidae								
<i>Regulus catendyla</i>	Reyezuelo Matraquita	Ruby-crowned Kinglet	Mi / Mi			LC	6	
Turdidae								
<i>Catharus aurantirostris</i>	Zorzal Pico Naranja	Orange-billed Nighthawk-Thrush	Mi / Rr			LC	12	
<i>Catharus frontzii</i>	Zorzal de Frantzius	Ruddy-capped Nighthawk-Thrush	Rp / Rp		A	LC	16	50 km al NE; 90 km al S
<i>Catharus ustulatus</i>	Zorzal de Anteojos	Swainson's Thrush	T / T			LC	10	
<i>Catharus guttatus</i>	Zorzal Cola Canela	Hermit Thrush	Mi / Mi			LC	6	
<i>Turdus rufopallatus</i>	Mirlo Dorso Canela	Rufous-backed Robin	Rp / Rp	end / end		LC	10	
Mimidae								
<i>Melanotis caerulescens</i>	Mulato Azul	Blue Mockingbird	Rp / Rp	end / end		LC	12	
<i>Toxostoma curvirostre</i>	Cuicacoche Pico Curvo	Curve-billed Thrasher	Rp / Rp			LC	9	

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
<i>Mimus polyglottos</i>	Centzontle Norteno	Northern Mockingbird	Rp / Rp			LC	8	
Bombycillidae								
<i>Bombycilla cedrorum</i>	Chinito	Cedar Waxwing	Mi / Mi			LC	6	
Ptilonotidae								
<i>Ptilonotus cinereus</i>	Capulínero Gris	Gray Silky-flycatcher	Rp / Mloc	cuasi / cuasi		LC	12	
Parulidae								
<i>Parkesia motacilla</i>	Chipe Arroyero	Louisiana Waterthrush	Mi / Mi			LC	12	
<i>Mniotilta varia</i>	Chipe Trepador	Black-and-white Warbler	Mi / Mi			LC	10	
<i>Oreothlypis celata</i> / <i>Leiothlypis celata</i> ¹	Chipe Oliváceo	Orange-crowned Warbler	Mi / Mi			LC	9	
<i>Oreothlypis ruficapilla</i> / <i>Leiothlypis ruficapilla</i> ¹	Chipe Cabeza Gris	Nashville Warbler	Mi / Mi			LC	9	
<i>Oreothlypis virginiae</i> / <i>Leiothlypis virginiae</i> ¹	Chipe de Virginia	Virginia's Warbler	Mi / Mi	semi / semi		LC	14	
<i>Geothlypis poliocephala</i>	Mascarita Pico Grueso	Gray-crowned Yellowthroat	Rp / Rp			LC	11	
<i>Geothlypis tolmiei</i>	Chipe Lores Negros	MacGillivray's Warbler	Mi / Mi			LC	11	
<i>Setophaga petechia</i> / <i>S. aestiva</i> ^{1,2}	Chipe Amarillo	Yellow Warbler	Rr / Rr			LC	6	
<i>Setophaga coronata</i> / <i>S. auduboni</i> ^{1,2}	Chipe Rabadilla Amarilla	Yellow-rumped Warbler	Mi / Mi			LC	6	
<i>Setophaga nigrescens</i>	Chipe Negregris	Black-throated Gray Warbler	Mi / Mi	semi / semi		LC	11	
<i>Setophaga townsendi</i>	Chipe de Townsend	Townsend's Warbler	Mi / Mi			LC	10	
<i>Setophaga vitrens</i>	Chipe Dorso Verde	Black-throated Green Warbler	Mi / Mi			LC	9	
<i>Basileuterus rufifrons</i> ²	Chipe Gorra Canela	Rufous-capped Warbler	Rp / Mloc	cuasi / end		LC	12	
<i>Cardellina pusilla</i>	Chipe Corona Negra	Wilson's Warbler	Mi / Mi			LC	10	
<i>Myioborus pictus</i>	Pavito Alas Blancas	Painted Redstart	Rp / Rp			LC	13	
<i>Myioborus miniatus</i>	Pavito Alas Negras	Slate-throated Redstart	Rp / Rp			LC	11	
<i>Icteria virens</i>	Chipe Grande	Yellow-breasted Chat	T / T			LC	9	
Thraupidae								
<i>Volatinia jacarina</i>	Semillero Brincador	Blue-black Grassquit	Rp / Mloc			LC	4	
<i>Sporophila torqueola</i> ²	Semillero de Collar	White-collared Seedeater	Rp / Rp	- / end		LC	6	
Emberizidae								
<i>Aimophila rufescens</i>	Zacatonero Canelo	Rusty Sparrow	Rp / Rp			LC	10	
<i>Aimophila ruficeps</i>	Zacatonero Corona Canela	Rufous-crowned Sparrow	Rp / Rp			LC	11	
<i>Melospiza cinerea</i>	Rascador Nuca Canela	Rusty-crowned Ground-Sparrow	Rp / Rp	end / end		LC	13	
<i>Peucaea ruficauda</i> / <i>P. acuminata</i> ²	Zacatonero Corona Rayada	Stripe-headed Sparrow	Rp / Rp	- / end		LC	11	
<i>Peucaea humeralis</i>	Zacatonero Pecho Negro	Black-chested Sparrow	Rp / Rp	end / end		LC	15	
<i>Spizella passerina</i>	Gorrion Cejas Blancas	Chipping Sparrow	Rr / Rr			LC	8	
<i>Spizella pallida</i>	Gorrion Pálido	Clay-colored Sparrow	Mi / Mi	semi / semi		LC	10	
<i>Pooecetes gramineus</i>	Gorrion Cola Blanca	Vesper Sparrow	Mi / Mi			LC	11	
<i>Chondestes grammacus</i>	Gorrion Arlequin	Lark Sparrow	Mi / Mi			LC	10	
<i>Melospiza lincolni</i>	Gorrion de Lincoln	Lincoln's Sparrow	Mi / Mi			LC	7	
Cardinalidae								
<i>Piranga flava</i> / <i>P. hepatica</i> ²	Piranga Encinera	Hepatic Tanager	Rp / Rp	- / cuasi		LC	8	
<i>Piranga rubra</i>	Piranga Roja	Summer Tanager	Mi / Mi			LC	9	
<i>Piranga ludoviciana</i>	Piranga Capucha Roja	Western Tanager	Mi / Mi			LC	8	
<i>Cardinalis cardinalis</i>	Cardenal Rojo	Northern Cardinal	Rp / Rp			LC	5	80 km al NE; 220 al SO invasión reciente
<i>Phenicicis chryscephalus</i> ²	Picogordo Amarillo	Yellow Grosbeak	Rp / Rp	cuasi / end		LC	14	
<i>Phenicicis ludovicianus</i>	Picogordo Degollado	Rose-breasted Grosbeak	Mi / Mloc			LC	11	
<i>Phenicicis melanocephalus</i>	Picogordo Tigrillo	Black-headed Grosbeak	Rp / Mi	semi / semi		LC	9	

TAXA	nombre común	nombre común (inglés)	Residencia	Endemismo Biológico/ Filogenético/evolutivo	NOM 059	IUCN	Vulnerabilidad ecológica	Registros relevantes
<i>Passerina caerulea</i>	Picogordo Azul	Blue Grosbeak	Rp / Rp			LC	8	
<i>Passerina amoena</i>	Colorín Pecho Canela	Lazuli Bunting	Mi / Mi	semi / semi		LC	9	
<i>Passerina cyanea</i>	Colorín Azul	Indigo Bunting	Mi / Mi			LC	9	
<i>Passerina leucantheri</i>	Colorín Pecho Naranja	Orange-breasted Bunting	Rp / Rp	end / end		LC	15	
<i>Passerina versicolor</i>	Colorín Morado	Varied Bunting	Rp / Mloc			LC	13	
<i>Passerina ciris</i>	Colorín Sietecolores	Painted Bunting	Mi / Mi		Pr	NT	12	
<i>Spiza americana</i>	Arrocerero Americano	Dickcissel	Mi / Mi			LC	10	
Icteridae								
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate Mayor	Great-tailed Grackle	Rp / Rp			LC	8	
<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo Ojos Rojos	Bronzed Cowbird	Rp / Rp			LC	6	
<i>Molothrus ater</i>	Tordo Cabeza Café	Brown-headed Cowbird	Mi / Mi			LC	7	
<i>Icterus wagleri</i>	Calandria de Wagler	Black-vented Oriole	Rp / Rp			LC	12	
<i>Icterus spurius</i>	Calandria Castaña	Orchard Oriole	Mi / Mi			LC	9	
<i>Icterus cucullatus</i> ²	Calandria Dorso Negro Menor	Hooded Oriole	Mi / Mi	- / cuasi		LC	10	
<i>Icterus pustulatus</i> ²	Calandria Dorso Rayado	Streak-backed Oriole	Rp / Rp	- / end		LC	10	
<i>Icterus bullockii</i>	Calandria Cejas Naranjas	Bullock's Oriole	Mi / Mi	semi / semi		LC	11	
<i>Cassiculus melanicterus</i>	Cacique Mexicano	Yellow-winged Cacique	Rp / Rp	cuasi / cuasi		LC	12	X
Fringillidae								
<i>Euphonia elegantissima</i>	Eufonia Gorra Azul	Elegant Euphonia	Rp / Rp			LC	13	
<i>Haemorrhous mexicanus</i> ²	Pinzón Mexicano	House Finch	Rp / Rp	- / end		LC	6	
<i>Spinus psaltria</i>	Jilguero Dominicano	Lesser Goldfinch	Rp / Rp			LC	8	
Passeridae								
<i>Passer domesticus</i> – exótica	Gorrión Doméstico	House Sparrow	Rp / Rp			LC	8	

ANEXO 1b. Ocurrencia por hábitat de las aves del Alto Balsas de Guerrero. ¹ Indica si existen diferencias con la clasificación de la IOC; ² indica diferencias con la propuesta taxonómica para las aves de México (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004), basada en el concepto filogenético/evolutivo de especie. El método de registro se indica con: O = observación libre, P = puntos de conteo, C = colecta científica de ejemplares, G = grabación de cantos, MCF = monitoreo comunitario fotográfico. Si se cuenta con registro fotográfico adicional de las especies, se indica con F. Se indica la dieta general de las aves con: Nec = nectarívora, Fru = frugívora, Gra = granívora, Car = carnívora, Ins = insectívora, Mal = malacófaga, Pisc = piscívora, Crñ = carroñera, Omn = omnívora (del Hoyo et al., 2017). La vinculación servicios ecosistémicos se indica con: Pol = polinización, Disp sem = dispersión de semillas, Cprob sem = control poblacional de semillas, Cprob vert = control poblacional de vertebrados, Cprob inv = control poblacional de invertebrados, Ing eco = ingeniería ecosistémica, Rec cad = reciclaje de cadáveres, Trans nutr = transporte de nutrientes, Int mult = interacciones ecológicas múltiples (Sodhi et al., 2011).

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
GALLIFORMES										
Cracidae										
<i>Oriatis poliocephala</i>	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Fru	Disp sem
Odontophoridae										
<i>Philyryx fasciatus</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X				Gra	Cprob sem
<i>Cyrtonyx montezumae / C. salleri</i> ²	O, MCF, F		X	X					Gra	Cprob sem
PODICIPEDIFORMES										
Podicipedidae										
<i>Tachybaptus dominicus</i>	O, MCF, F							X	Ins	Trans nutr
COLUMBIFORMES										
Columbidae										
<i>Columba livia</i> – exótica	O, P, MCF, F	X	X	X			X		Gra	Cprob sem
<i>Streptopelia decaocto</i> – exótica	O, MCF, F	X							Gra	Cprob sem
<i>Columbina inca</i>	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X		X		Gra	Cprob sem
<i>Columbina passerina</i>	O, P, C, G, F	X	X	X	X	X	X		Gra	Cprob sem
<i>Leptotila verreauxi</i>	O, P, C, G, F	X	X	X	X	X			Gra	Cprob sem
<i>Zenaidura macroura</i>	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Gra	Cprob sem
<i>Zenaidura macroura</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X				Gra	Cprob sem
CUCULIFORMES										
Cuculidae										
<i>Playa cayana / P. mexicana</i> ²	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X	X	X		Ins	Cprob inv
<i>Morococcyx erythropygus</i>	O, P, C, F	X	X	X	X				Ins	Cprob inv
<i>Geococcyx velox</i>	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Car	Cprob inv

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
<i>Crotaphaga sulcirostris</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Cpob inv
CAPRIMULGIFORMES										
Caprimulgidae										
<i>Chordeiles acutipennis</i>	O						X		Ins	Cpob inv
<i>Chordeiles minor</i>	P, F			X					Ins	Cpob inv
<i>Anurostomus ridgwayi</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X			X		Ins	Cpob inv
NYCTIBIFORMES										
Nyctibiidae										
<i>Nyctibius jamaicensis</i>	O		X						Ins	Cpob inv
APODIFORMES										
Apodidae										
<i>Aeronautes saxatilis</i>	O			X					Ins	Cpob inv
TROCHILIDAE										
<i>Helimaster constantii</i>	O, P, C, F	X	X	X	X				Nec	Pol
<i>Tilmatura dipontii</i>	C			X					Nec	Pol
<i>Calothorax pulcher</i>	O, F	X							Nec	Pol
<i>Archilochus colubris</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X	X			Nec	Pol
<i>Archilochus alexandri</i>	O, P, F	X	X	X					Nec	Pol
<i>Selasphorus rufus</i>	O, F				X				Nec	Pol
<i>Selasphorus sasin</i>	O, F				X				Nec	Pol
<i>Chlorostilbon auriceps</i>	P, C	X		X					Nec	Pol
<i>Cyananthus sordidus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Nec	Pol
<i>Cyananthus latirostris</i> ²	C	X							Nec	Pol
<i>Amazilia beryllina</i> ²	O, P, C, G	X		X					Nec	Pol
<i>Amazilia violiceps</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X				Nec	Pol
<i>Amazilia viridifrons</i>	O, F	X		X					Nec	Pol
<i>Hylocharis leucotis</i> / <i>Basilinna leucotis</i> ¹	O, P, C, MCF, F	X		X					Nec	Pol
CHARADRIIFORMES										
Recurvirostridae										
<i>Himantopus mexicanus</i>	O							X	Ins	Trans nutr
CHARADRIIDAE										
<i>Charadrius collaris</i>	O, F							X	Ins	Trans nutr
<i>Charadrius vociferus</i>	O, F						X	X	Ins	Trans nutr
SCOTOPACIDAE										
<i>Actitis macularia</i>	O, P, C, MCF, F						X	X	Ins	Trans nutr
CICONIIFORMES										
Ciconiidae										
<i>Mycteria americana</i>	O, F							X	Pisc	Trans nutr
SULIFORMES										
Phalacrocoracidae										
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	O							X	Pisc	Trans nutr
PELECANIFORMES										
Ardeidae										
<i>Ardea herodias</i>	O, MCF, F						X	X	Pisc	Trans nutr
<i>Ardea alba</i>	O, P, MCF, F						X	X	Pisc	Trans nutr
<i>Egretta thula</i>	O, MCF, F						X	X	Pisc	Trans nutr
<i>Butorides virescens</i>	O, MCF, F						X	X	Pisc	Trans nutr
<i>Nycticorax nycticorax</i>	O						X	X	Pisc	Trans nutr

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
CATHARTIFORMES										
<i>Cathartidae</i>										
<i>Coragyps atratus</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X	X			Crñ	Rec cad
<i>Cathartes aura</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X	X	X		Crñ	Rec cad
ACCIPITRIFORMES										
Pandionidae										
<i>Pandion haliaetus</i>	O, F						X	X	Pisc	Trans nutr
Accipitridae										
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	O, F						X		Mal	Cpob inv
<i>Accipiter striatus</i>	O, MCF, F	X			X		X		Car	Cpob vert
<i>Accipiter cooperii</i>	O, P, MCF, F	X		X	X		X		Car	Cpob vert
<i>Buteogallus anthracinus</i>	O, MCF, F	X	X	X	X		X		Car	Trans nutr
<i>Buteogallus urubitinga</i>	O, F	X							Car	Trans nutr
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	O, P, MCF, F	X		X	X		X		Car	Cpob vert
<i>Buteo plagiatus</i>	O, P, MCF, F	X	X				X		Car	Cpob vert
<i>Buteo lineatus</i>	O, F	X							Car	Cpob vert
<i>Buteo platypterus</i>	O, F	X		X					Car	Cpob vert
<i>Buteo brachyurus</i>	O, F	X							Car	Cpob vert
<i>Buteo albonotatus</i>	O, P, F	X		X	X				Car	Cpob vert
<i>Buteo jamaicensis</i>	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Car	Cpob vert
STRIGIFORMES										
<i>Tyto</i>										
<i>Tyto alba / T. furcata</i> ¹	O, F	X	X		X	X			Car	Cpob vert
Strigidae										
<i>Megascops seductus</i>	O, P, C, G, F	X	X			X			Ins	Cpob inv
<i>Bubo virginianus</i>	O, F	X	X	X		X			Car	Cpob vert
<i>Glaucidium gnoma</i> ²	O, P	X	X	X					Car	Cpob vert
<i>Glaucidium palmarum / G. griseomi</i> ²	O, P, C, G, F	X	X	X	X				Car	Cpob vert
<i>Glaucidium brasilianum</i>	O, P, G, MCF, F	X							Car	Cpob vert
<i>Microathene whitleyi</i>	O, MCF, F	X			X				Ins	Cpob inv
<i>Athene cunicularia</i>	O	X							Ins	Cpob inv
<i>Ciccaba virgata / Strix virgata</i> ¹	O, F	X	X		X				Car	Cpob inv
TROGONIFORMES										
<i>Trogonidae</i>										
<i>Trogon elegans / T. ambigua</i> ²	O, P, G, MCF, F	X	X		X				Fru	Disp sem
<i>Trogon mexicanus</i>	P, G, MCF, F			X					Fru	Disp sem
CORACIIFORMES										
Momotidae										
<i>Momotus mexicanus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Cpob inv
Alcedinidae										
<i>Megasceryle torquata</i>	O, MCF, F						X		Pisc	Trans nutr
<i>Megasceryle alcyon</i>	O, P, MCF, F			X			X		Pisc	Trans nutr
<i>Chloroceryle americana</i>	O, P, C, F		X				X		Pisc	Trans nutr
PICIFORMES										
Picidae										
<i>Melanerpes formicivorus</i>	O, P, C, G, MCF, F			X	X				Ins	Ing eco
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Ing eco
<i>Melanerpes hypopolius</i>	O, P, MCF, F	X		X					Ins	Ing eco

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
<i>Picoides scalaris</i> / <i>Dryobates scalaris</i> ¹	O, P, G, F	X		X	X				Ins	Ing eco
<i>Campephilus guatemalensis</i>	O, P, MCF, F	X	X						Ins	Ing eco
FALCONIFORMES										
Falconidae										
<i>Caracara cheriway</i>	O, P, F	X							Criñ	Rec cad
<i>Herpetotheres cachimans</i>	O, P, G, MCF, F	X	X						Car	Cpob vert
<i>Falco sparverius</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X	X	X		Ins	Cpob inv
<i>Falco columbarius</i>	O	X	X	X					Car	Cpob vert
<i>Falco peregrinus</i>	O, P, F	X	X		X		X		Car	Cpob vert
PSITTACIFORMES										
Psittacidae										
<i>Eupsittala canicularis</i>	O, P, G, MCF, F	X	X		X		X		Fru	Cpob sem
<i>Ara militaris</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X					Fru	Cpob sem
PASERIFORMES										
Furnariidae										
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X		X				Ins	Cpob inv
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	P, G, MCF, F			X	X				Ins	Cpob inv
Tyrannidae										
<i>Camptostoma imberbe</i>	O, P, C, G, F	X	X		X				Ins	Cpob inv
<i>Myiopagis viridicata</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Xenotriccus mexicanus</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Contopus cooperi</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Contopus pertinax</i>	O, P, G	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Contopus sordidulus</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Empidonax traillii</i>	C	X			X				Ins	Cpob inv
<i>Empidonax minimus</i>	O, C, MCF, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Empidonax wrightii</i>	C, MCF, F	X		X			X		Ins	Cpob inv
<i>Empidonax oberholseri</i>	O, MCF, F	X		X					Ins	Cpob inv
<i>Empidonax affinis</i>	O, C				X				Ins	Cpob inv
<i>Empidonax occidentalis</i>	O, P, C, G, F	X		X					Ins	Cpob inv
<i>Sayornis nigricans</i>	O, F	X	X		X		X		Ins	Cpob inv
<i>Pyrocephalus rubinus</i> / <i>P. obscurus</i> ¹	O, P, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Cpob inv
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	O, P, C, G, F	X	X	X	X				Ins	Disp sem
<i>Myiarchus cinerascens</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Disp sem
<i>Myiarchus nuttini</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Ins	Disp sem
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Disp sem
<i>Pitangus sulphuratus</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Int mult
<i>Myiozetetes similis</i>	O, F	X					X		Omn	
<i>Myiodiastates lateiventris</i>	O, P, C, G, F	X	X		X		X		Ins	Cpob inv
<i>Tyrannus melancholicus</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Disp sem
<i>Tyrannus vociferans</i>	O, G, MCF, F	X	X				X		Ins	Disp sem
<i>Tyrannus crassirostris</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Disp sem
<i>Tyrannus verticalis</i>	O, P, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Disp sem
Tityridae										
<i>Pachyramphus aglaiae</i> / <i>P. albiventris</i> ²	O, F	X			X				Ins	Cpob inv
Laniidae										
<i>Lanius ludovicianus</i>	O, MCF, F	X				X			Ins	Cpob inv
Vireonidae										

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
<i>Vireo hypochoerxus</i>	O, P, C, G, F		X	X					Ins	Cpob inv
<i>Vireo bellii</i>	O, C, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Vireo cassinii</i>	O, P, MCF, F	X		X					Ins	Cpob inv
<i>Vireo plumbeus</i>	P, F			X					Ins	Cpob inv
<i>Vireo gilvus / V. swainsonii</i> ²	O, P, MCF, F	X							Ins	Cpob inv
Corvidae										
<i>Colaptes auratus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X		X		X	X	Omn	Int mult
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>	O, P, G, F			X	X				Omn	Int mult
<i>Corvus corax / C. sinuatus</i> ²	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X				Omn	Int mult
Hirundinidae										
<i>Tachycineta thalassina</i>	O, P, F	X		X	X		X	X	Ins	Cpob inv
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	O, P, MCF, F	X		X	X		X	X	Ins	Cpob inv
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	O, P, F	X	X	X	X			X	Ins	Cpob inv
<i>Hirundo rustica</i>	O, P, C, F	X		X			X	X	Ins	Cpob inv
Paridae										
<i>Baeolophus wollweberi</i>	O, P, G, F			X		X			Ins	Cpob inv
Troglodytidae										
<i>Salpinctes obsoletus</i>	O, P, F			X					Ins	Cpob inv
<i>Catherpes mexicanus</i>	O, P, G	X	X	X					Ins	Cpob inv
<i>Troglodytes aedon / T. brunneicollis</i> ²	O, F				X				Ins	Cpob inv
<i>Campylorhynchus gularis</i>	G, MCF, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	O, P, G	X							Ins	Cpob inv
<i>Pheugopedius felix</i>	O, P, C, G	X	X	X					Ins	Cpob inv
<i>Thryophilus pleurostictus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X	X			Ins	Cpob inv
Poliptilidae										
<i>Poliptila caerulea</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X	X	X		Ins	Cpob inv
<i>Poliptila albiloris</i>	O, P, C, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv
Regulidae										
<i>Regulus calendula</i>	O, P, F			X	X				Ins	Cpob inv
Turdidae										
<i>Catharus aurantirostris</i>	O, P, C, G, F		X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Catharus frontzii</i>	G		X	X					Ins	Cpob inv
<i>Catharus ustulatus</i>	O, G	X	X						Ins	Cpob inv
<i>Catharus guttatus</i>	O, C, F		X	X	X				Ins	Cpob inv
<i>Turdus rufopalliatus</i>	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Cpob inv
Mimidae										
<i>Melanotis caerulescens</i>	O, P, G, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Toxostoma curvirostre</i>	O								Ins	Cpob inv
<i>Mimus polyglottos</i>	O	X							Ins	Cpob inv
Bombycillidae										
<i>Bombycilla cedrorum</i>	O, F			X			X		Fru	Disp sem
Phlogonotidae										
<i>Phlogonys cinereus</i>	P, F			X					Ins	Cpob inv
Parulidae										
<i>Parkesta motacilla</i>	O, F				X			X	Ins	Cpob inv
<i>Mniotilta varia</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Oreothlypis celata / Leiothlypis celata</i> ¹	O, F		X	X					Ins	Cpob inv
<i>Oreothlypis ruficapilla / Leiothlypis ruficapilla</i> ¹	O, P, G, MCF, F	X	X	X	X				Ins	Cpob inv

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
<i>Oreothlypis virginiae</i> / <i>Leiothlypis virginiae</i> ¹	O, P, C, F	X	X	X					Ins	Cpob inv
<i>Geothlypis poliocephala</i>	P, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Geothlypis tolmiei</i>	O, MCF, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Setophaga petechia</i> / <i>S. aestiva</i> ^{1,2}	O, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Setophaga coronata</i> / <i>S. auduboni</i> ^{1,2}	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X		X		Ins	Cpob inv
<i>Setophaga nigrescens</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Setophaga townsendi</i>	P, C, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Setophaga virens</i>	O, F			X					Ins	Cpob inv
<i>Basileuterus rufifrons</i> ²	O, P, C, F			X	X	X			Ins	Cpob inv
<i>Cardellina pusilla</i>	O, P, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Myioborus pictus</i>	O, P, C, G, F			X	X				Ins	Cpob inv
<i>Myioborus miniatus</i>	C, G			X					Ins	Cpob inv
<i>Icteria virens</i>	O, P, C, MCF, F	X							Ins	Cpob inv
Thraupidae										
<i>Volatinia jacarina</i>	O, P, C, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Sporophila torqueola</i> ²	O, P, C, G, F	X		X					Gra	Cpob sem
Emberizidae										
<i>Aimophila rufescens</i>	O, P, G, F	X		X		X			Gra	Cpob sem
<i>Aimophila ruficeps</i>	O, P, C, MCF, F	X		X		X			Gra	Cpob sem
<i>Melospiza kieneri</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Peucaea ruficauda</i> / <i>P. acuminata</i> ²	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X	X			Gra	Cpob sem
<i>Peucaea humeralis</i>	O, P, C, G, F	X		X	X	X			Gra	Cpob sem
<i>Spizella passerina</i>	P, F			X					Gra	Cpob sem
<i>Spizella pallida</i>	P, F			X					Gra	Cpob sem
<i>Pooecetes gramineus</i>	P	X		X					Gra	Cpob sem
<i>Chondestes grammacus</i>	O, P, G, MCF, F	X		X		X			Gra	Cpob sem
<i>Melospiza lincolni</i>	O, P, C, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
Cardinalidae										
<i>Piranga flava</i> / <i>P. hepatica</i> ²	O, P, C, G, MCF, F			X	X				Ins	Cpob inv
<i>Piranga rubra</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Piranga ludoviciana</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X		X		Ins	Cpob inv
<i>Cardinalis cardinalis</i>	G	X							Fru	Cpob sem
<i>Phenicticus chrysopheplus</i> ²	O, P, MCF, F	X		X	X				Fru	Cpob sem
<i>Phenicticus ludovicianus</i>	MCF, F				X				Fru	Cpob sem
<i>Phenicticus melanocephalus</i>	O, P, C, G, F			X	X				Fru	Cpob sem
<i>Passerina caerulea</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Passerina amoena</i>	O, P, C, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Passerina cyanea</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Passerina leclancherii</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X	X	X		Gra	Cpob sem
<i>Passerina versicolor</i>	O, P, C, G, F	X		X	X		X		Gra	Cpob sem
<i>Passerina ciris</i>	O, C, MCF, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
<i>Spiza americana</i>	P, F	X							Gra	Cpob sem
Icteridae										
<i>Quiscalus mexicanus</i>	O, P, MCF, F	X					X	X	Omn	Int mult
<i>Molothrus aeneus</i>	O, P, C, MCF, F	X		X	X			X	Gra	Cpob sem
<i>Molothrus ater</i>	O, MCF, F	X		X	X		X	X	Gra	Cpob sem
<i>Icterus wagleri</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X	X	X	X	Ins	Cpob inv

TAXA	Registro	Tropical caducifolio	Tropical subcaducifolio	Bosque de encino	Ecotonos forestales	Palmar	Vegetación riparia	Hábitat acuático	Dieta general	Servicio ecosistémico
<i>Icterus spurius</i>	O, P, MCF, F	X					X		Ins	Cpob inv
<i>Icterus cucullatus</i> ²	O, F	X							Ins	Cpob inv
<i>Icterus pusillus</i> ²	O, P, C, G, MCF, F	X	X	X	X		X		Ins	Cpob inv
<i>Icterus bullockii</i>	O, MCF, F	X		X	X				Ins	Cpob inv
<i>Cassiculus melaniroterus</i>	O	X							Omn	Int mult
Fringillidae										
<i>Euphonia elegantissima</i>	O, P, G, MCF, F			X	X				Fru	Disp sem
<i>Haemorhous mexicanus</i> ²	O, P, C, MCF, F	X	X	X			X		Gra	Cpob sem
<i>Spinus psaltria</i>	O, P, C, G, MCF, F	X		X	X				Gra	Cpob sem
Passeridae										
<i>Passer domesticus</i> – exótica	O, P, MCF, F	X		X			X		Gra	Cpob sem

CAPÍTULO III.

DIRECTIONAL EFFECTS OF BIOTIC HOMOGENIZATION OF BIRD COMMUNITIES IN MEXICAN SEASONAL FORESTS.

Artículo de requisito para la obtención del grado.

The Condor 119: 275-288. doi: <http://dx.doi.org/10.1650/CONDOR-16-116.1>



RESEARCH ARTICLE

Directional effects of biotic homogenization of bird communities in Mexican seasonal forests

Leopoldo D. Vázquez-Reyes,^{1,2*} María del Coro Arizmendi,³ Héctor O. Godínez-Álvarez,³ and Adolfo G. Navarro-Sigüenza¹

¹ Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico

² Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Distrito Federal, Mexico

³ Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, Mexico

* Corresponding author: leopoldo.vazquez@unam.mx

Submitted July 5, 2016; Accepted February 19, 2017; Published April 26, 2017

ABSTRACT

Biotic homogenization—the erosion of biological differences between ecosystems owing to human perturbation—is a trait of the global biodiversity crisis that can affect tropical dry forest biodiversity. We tested whether biotic homogenization was occurring in resident forest bird communities in west-central Mexico. We conducted point-count surveys to assess biotic dissimilarity between resident bird communities in tropical deciduous and oak forests in the upper Balsas River basin across 3 levels of anthropogenic perturbation: primary forest, second-growth forest, and human settlements. We detected a reduction in species richness and taxonomic dissimilarity with increasing anthropogenic effects, due to a directional pattern in which lowland species expanded their elevational distributions up into oak forests. These results point to a need to change agricultural strategies to mitigate impacts on natural vegetation cover and biodiversity.

Keywords: anthropogenic perturbation, beta diversity, biodiversity, tropical dry forest, oak forest

Efectos direccionales de la homogeneización biótica en las comunidades de aves en bosques estacionales de México

RESUMEN

La homogeneización biótica – la erosión de diferencias biológicas entre ecosistemas debido a la perturbación humana – es un rasgo de la crisis global de biodiversidad, que puede afectar seriamente la biodiversidad de los bosques tropicales secos. En este trabajo evaluamos si la homogeneización biótica está afectando a las comunidades de aves residentes en la región centro-occidente de México. Realizamos puntos de conteo de aves para evaluar la disimilitud biológica entre las comunidades de aves residentes del bosque tropical caducifolio y el bosque de encino en la Cuenca Alta del río Balsas, considerando tres niveles diferentes de perturbación: bosque primario, crecimiento secundario y asentamientos humanos. Registramos la reducción tanto de la riqueza de especies como de la disimilitud taxonómica en función del incremento de las actividades antropogénicas, debido a un patrón direccional en el que las aves tropicales expanden su distribución altitudinal hacia los bosques de encino. Nuestros resultados presentan evidencia de que las actividades humanas promueven la homogeneización biótica, mediante un cambio direccional en las comunidades de aves. Estos resultados señalan la necesidad de cambiar las estrategias agrícolas para mitigar el impacto sobre la cobertura vegetal y la biodiversidad.

Palabras clave: perturbación antropogénica, biodiversidad, bosque tropical caducifolio, bosque de encino, diversidad beta

INTRODUCTION

Human activities are modifying natural systems around the planet, leading to the replacement and modification of original vegetation types with anthropogenic systems that meet human needs (e.g., food, housing, economic activity). Because many human requirements are similar among

sites, these modifications appear to increase similarity among disturbed areas (Kareiva et al. 2007, Corlett 2014), inducing selective removal of endemics, as well as habitat and food specialist species, while promoting the success of broadly distributed, generalist species (McKinney and Lockwood 1999, McKinney 2006). Several studies focused on bird communities in anthropogenic habitats have

shown that this environmental filtering favors generalist species' ecological success (i.e. resource attainment, survival, and reproductive output; Wilson 1987, Salgado-Negret and Paz 2015). Conversely, filtering affects specialist birds by reducing their specific habitats and food resources, which may in turn decrease survival, reproductive output, and ultimately population size, potentially driving them to local extinction (Crocini et al. 2008, Newbold et al. 2013, Paz Silva et al. 2016). Human-mediated transport also increases connectivity among formerly separated ecosystems, promoting biotic invasions (Hulme 2009, Baiser et al. 2012).

Biotic homogenization, a reduction in differences among the biotas of contrasting natural systems, has been described as a general consequence of human activities (McKinney and Lockwood 1999, Olden and Rooney 2006). Numerous studies of biotic homogenization have examined temperate forest bird communities in North America and Europe. These studies have identified spatial scales that define extinction and invasion processes in homogenization of biotas. At local scales, dissimilarity is reduced owing to the interplay of extinction and invasion processes, whereas regional biodiversity pools maintain higher turnover rates and dissimilarity values, despite local invasions and extinctions (Blair 2001, La Sorte and Boecklen 2005, Clergeau et al. 2006, Olden et al. 2006, Sorace and Gustin 2008). Recent studies have advanced our understanding of ecological changes in biological communities resulting from urbanization and agricultural activities (La Sorte and Boecklen 2005, Davey et al. 2012), and also of the effects of these phenomena on changes in latitudinal and seasonal species richness and the distribution of birds (Fillooy et al. 2015, Leveau et al. 2015). In Neotropical wet forests, biotic homogenization occurs in disturbed environments at local scales; however, at landscape scales, high species turnover drives differentiation processes (Solar et al. 2015, Morante-Filho et al. 2016). In contrast, in seasonal forests, intensification of human perturbation drives biotic homogenization at landscape scales (Karp et al. 2012).

The major consequence of biotic homogenization, in the context of the current biodiversity crisis, is loss of biodiversity uniqueness (unshared elements that define the identity of biotas) owing to erosion of biological differences (beta diversity) among ecosystems (Olden et al. 2004, McGill et al. 2015), although species richness in regional pools (gamma diversity) seems to be increasing due to human-induced biotic interchange (Sax and Gaines 2003, McGill et al. 2015). Due to its global influence (Baiser et al. 2012), the study of homogenization is a priority on the biodiversity conservation agenda (Socolar et al. 2016). A long-term goal is to achieve strategies for reducing the effects of biotic homogenization on biodiversity and ecosystem functionality (Olden et al. 2005,

Şekercioğlu 2006, McGill et al. 2015), especially in ecosystems holding high numbers of species and endemics (Olden 2006, Rooney et al. 2007).

Neotropical seasonal forests are among the most vulnerable in the world, because of human modification for use in agriculture and livestock grazing (Sánchez-Azofeifa and Portillo-Quintero 2011). According to recent evaluations, $\geq 60\%$ of the original extent of Neotropical dry forest has already been transformed into anthropogenic habitats (Sánchez-Azofeifa and Portillo-Quintero 2011). Furthermore, the biodiversity of Neotropical dry forests is characterized by high species turnover and endemism (Stotz et al. 1996), making it vulnerable to effects of biotic homogenization. Despite their rich biodiversity and vulnerability, biotic homogenization in Neotropical seasonal forests remains poorly studied (but see Karp et al. 2012). In west-central Mexico, Neotropical forest areas have a complex topography that creates high species turnover between ecosystems (Balvanera et al. 2002, Ceballos et al. 2010), with many endemic species (Koleff et al. 2008, Ceballos et al. 2010). Anthropogenic activities reduce bird species richness and increase the abundance of generalist birds in Neotropical seasonal forests, but the effects on beta diversity have not been explored (MacGregor-Fors and Schondube 2011, 2012, Maya-Elizarrarás and Schondube 2015).

We examined biotic homogenization in resident bird communities across a perturbation gradient in the Balsas River basin of west-central Mexico. In this region, almost 26% of the bird community is endemic to Mexico (Navarro-Sigüenza et al. 2014), leading to its designation as a global priority endemic area (Stattersfield et al. 1998, Birdlife International 2017). We conducted bird surveys in tropical deciduous forest and oak forest, 2 well-preserved, endemism-rich, and ecologically contrasting seasonal forest types at different elevations. We evaluated biotic homogenization as the loss of biotic difference between the 2 forest types at 3 levels of human perturbation: primary forest, secondary forest, and human settlements.

METHODS

Study Area

We worked in a 225 km² area in the upper Balsas River basin (18°03'–17°54'N, 98°49'–98°59'W) in northeastern Guerrero, Mexico. The area presents an elevational gradient from 650 to 1,950 m. The climate is warm and semiarid with a summer rainy season ('Aw' according to the Köppen climate classification) and mean annual precipitation of 780 mm (Meza and López García 1997). Dominant vegetation types are tropical deciduous forest (650–1,200 m) and oak forest (1,400–1,950 m; Rzedowski 2006), with a transition zone around 1,300 m (Figure 1).

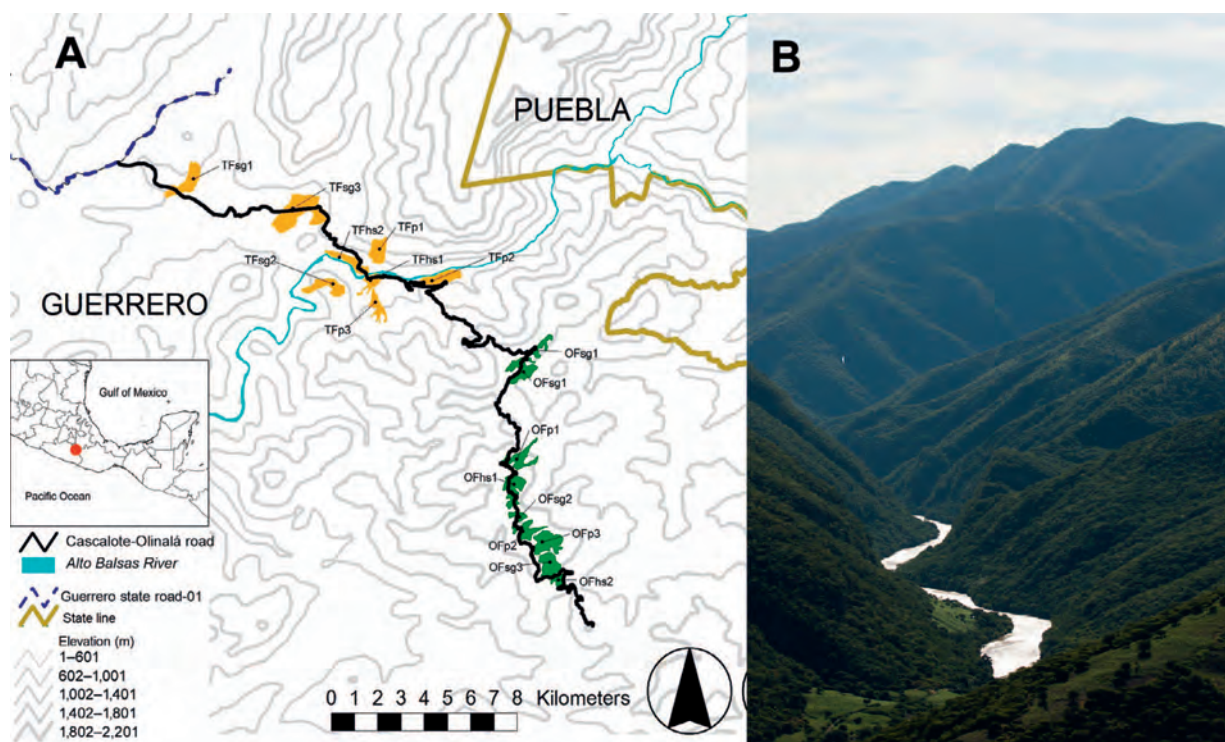


FIGURE 1. (A) Tropical dry forest and oak forest study sites in northeastern Guerrero, Mexico. Colored areas indicate the approximate locations of habitat patches surveyed at different perturbation levels in tropical deciduous (TF, orange areas) and oak forests (OF, dark green areas). p = primary forest; sg = secondary growth; and hs = human settlement. Gray lines indicate elevation. (B) Photograph illustrating the topography of the region (Photo credit: L.D.V.-R.).

Local human communities affect both forest types by clearing natural vegetation for subsistence agriculture, livestock grazing, firewood, and timber for building material. These activities define 3 levels of anthropogenic perturbation: (1) Primary forest, in which the original forest structure is practically unaltered. Human activity is limited to occasional human and livestock movements. Tropical deciduous primary forests are located at elevations between 726 and 994 m. Primary oak forests are found between 1,742 and 1,930 m. (2) Second-growth forest, in which the forest has been transformed by human activities within the last ~20 yr. Some vegetation has regrown, although cattle grazing frequently continues. Tropical deciduous secondary forests are located between 735 and 887 m. Oak secondary forests occur between 1,578 and 1,780 m. Our habitat characterization of primary and second-growth forests showed that primary forest had smaller vegetation clearances and more vertical strata than second-growth forest (Appendix Table 1). (3) Human settlements, in which most trees of the original forest have been replaced by houses, streets, dirt roads, orchards, and paddocks for cattle and poultry. Human settlements that have replaced tropical deciduous forest are located between 640 and 735 m. In former oak

forest, human settlements are located between 1,600 and 1,800 m.

Bird Counts

We performed surveys of bird communities along the perturbation gradient described above (Figure 1). For both tropical deciduous forest and oak forest, we selected 3 primary forest sites (a total of 175 ha in tropical deciduous forest, 196 ha in oak forest), 3 second-growth sites (355 ha and 211 ha), and 2 human settlements (97 ha and 109 ha). The size of individual habitat patches varied from 31 to 199 ha (mean = 71.5 ± 40.5 ha). The distance between adjacent stands of the same forest type was always >300 m, and between tropical deciduous and oak forest stands was 8–21 km.

We used 50-m fixed-radius point counts to record all species and the number of individuals of all species seen or heard during a 10-min sampling period. Observations were conducted during the first 4 hr after sunrise, avoiding rain. To ensure the independence of point counts in each survey event, points were located ≥ 200 m apart whenever possible, as recommended by Ralph et al. (1996). Our survey considered 100 point count stations, at which we performed a total of 342 point counts distributed across 4

sampling events between February and September, 2014, so that seasonal changes in habitat use by permanent resident birds (Navarro-Sigüenza et al. 2014; see full species list in Appendix Table 2) were taken into account (Vega-Rivera et al. 2010). In each survey event, we conducted between 6 and 9 point counts in each of the 3 primary and second-growth forest patches, and between 4 and 7 point counts in each of the 2 human settlements.

We based our analyses only on permanent resident species, excluding winter residents, summer residents, transients, and vagrants (Komar 2002). Residency status was assigned based on the seasonal occurrence of each species across the study area from surveys completed in 2009–2014 (L. Vázquez-Reyes personal observation) and on the existing literature (Howell and Webb 1995, Navarro-Sigüenza et al. 2014, Berlanga et al. 2015).

Data Analyses

Loss of species richness. We calculated an incidence-based coverage estimator (ICE) in EstimateS (Colwell 2013) to assess the effectiveness of our surveys for estimating species richness. This indicator separates frequent and infrequent species, and assumes heterogeneity in the detection probabilities of these groups. The estimated coefficient of variation for infrequent species characterizes the degree of heterogeneity among species incidence probabilities. These data are used to estimate the number of undetected species and the completeness of the survey (Lee and Chao 1994).

To assess whether human activities affected species richness, we performed a sample-based rarefaction analysis in EstimateS to calculate the expected species richness if all samples were reduced to a standard number of individuals (i.e. cut-off point). Thus, we compared species richness between communities with different sample sizes through the interpolation of expected species richness (Colwell and Coddington 1994, Gotelli and Colwell 2001). The rarefaction analysis was conducted with the maximum abundance recorded for each species in the surveys to avoid the bias caused by using the sum of individual bird abundances in each count event of the surveys.

We used 3 separate comparisons to evaluate whether perturbation had differential effects on subsets of the species pool: the first included all species considered in the survey (cut-off point of 308 individuals); the second included only widely distributed species (cut-off point of 205 individuals); and the third included only species endemic to Mexico (cut-off point of 40 individuals). If the 84% confidence intervals for species richness at the different levels of human perturbation were nonoverlapping, we considered values to be significantly different. Mathematical simulations showed that these confidence intervals represented adequate levels of $\alpha = 0.05$ (Payton et al. 2003, MacGregor-Fors and Payton 2013).

Biotic homogenization assessment. To test whether biotic homogenization occurred as a function of human perturbation intensity, we assessed taxonomic dissimilarity between tropical deciduous forest and oak forest patches at the same perturbation level with incidence-based dissimilarity indices (Olden and Rooney 2006). First, we explored the general association of all habitat patches with a classification analysis by constructing a dendrogram based on the Sørensen dissimilarity index (Sørensen 1948) using a complete linkage method. This analysis was done using the *betapart* package (Baselga and Orme 2012) in R 3.2 (R Development Core Team 2008).

To evaluate whether taxonomic differences between tropical deciduous forest and oak forest were eroded across the perturbation gradient, we compared biotic dissimilarity associated with nested dissimilarity and species turnover between communities using incidence data (Baselga 2010). The nestedness component reflects dissimilarity owing to changes in species richness when one community is a subset of other, whereas the turnover component is associated with species replacement between communities, regardless of species richness in each (Baselga 2010).

The nestedness component of dissimilarity was assessed using the nested resultant Sørensen index, β_{nestSor} (Baselga 2012), while the turnover component was assessed with the turnover resultant Sørensen index, β_{turnSor} (Baselga 2012). We evaluated differences between dissimilarity components by comparing β_{nestSor} and β_{turnSor} values for primary forest, second-growth forest, and human settlements for both tropical deciduous forest and oak forest to evaluate whether temporal variability affected the dissimilarity pattern. For these comparisons, we applied a Kruskal-Wallis test and post hoc Mann-Whitney paired comparisons at $\alpha = 0.05$, using the PAST software package (Hammer et al. 2001). When 84% confidence intervals were nonoverlapping, we assumed significant differences (Payton et al. 2003, MacGregor-Fors and Payton 2013).

RESULTS

We recorded 81 resident bird species, in 65 genera, 29 families, and 13 orders; 58 were found in tropical deciduous forest and 61 in oak forest. According to the ICE estimator, we recorded ~93% of predicted total richness, which suggests nearly complete sampling of bird communities. Twenty-four species (29%) were endemic or near-endemic to Mexico, 18 of which occurred in each forest type (Appendix Table 2).

Species richness compared using rarefaction revealed significant loss of bird species richness with increasing intensification of human activities. This pattern was consistent across the entire bird community, widely

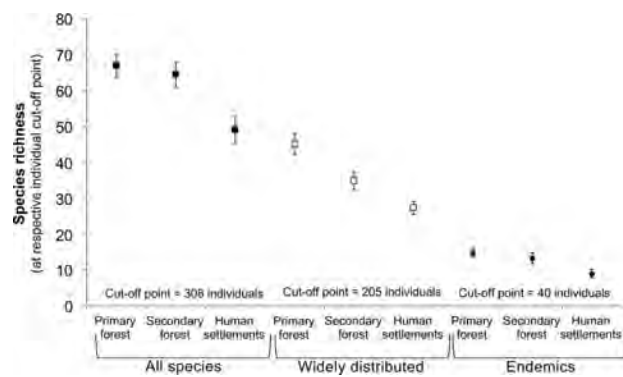


FIGURE 2. Bird species richness comparisons at 3 levels of perturbation (primary forest, secondary forest, and human settlement) in seasonal forests within the Balsas River basin, west-central Mexico. We used 3 separate comparisons to evaluate whether perturbation had differential effects on subsets of the species pool, each of them with a particular cut-off point for their rarefaction interpolation: the whole bird community (all species; cut-off point: 308 individuals); widely distributed species only (cut-off point: 205 individuals); and endemic species only (cut-off point: 40 individuals). Error bars show 84% confidence intervals for each subsample.

distributed species, and endemic species (Figure 2). For the whole community, secondary forest held 96% of the species richness of primary forest, whereas human settlements held only 73%. For widely distributed species, these proportions were 89% and 62%, and for endemic species, the proportions were 90% and 61% (Figure 2).

Biotic Homogenization Assessment

The cluster analysis based on all birds recorded in the 3 habitats indicated 2 general clusters, each with at least 1 subdivision (Figure 3). The first cluster was composed of a group that included all human settlements (in both forest types), and a group corresponding to tropical deciduous forest, which in turn separated into a cluster corresponding to second-growth tropical deciduous forest and a cluster corresponding to primary tropical deciduous forest. The other general cluster included all remaining oak forest patches, both primary and secondary (Figure 3).

Assessing the biotic homogenization hypothesis, we found low values for the nestedness component of dissimilarity (β_{nestSor}), and we did not find significant differences for β_{nestSor} values in any comparison (Figure 4), either for habitat patches ($H_{2,21} = 0.69$, $P = 0.70$) or for count events ($H_{2,15} = 3.5$, $P = 0.17$). However, we found a statistically significant decrease of the dissimilarity turnover component (β_{turnSor}) along the human perturbation gradient. This pattern was consistent when bird data were separated by habitat ($H_{2,21} = 12.48$, $P = 0.002$, Figure 4A) and by count event ($H_{2,15} = 8.95$, $P = 0.011$, Figure 4B). Turnover was highest in bird communities in primary

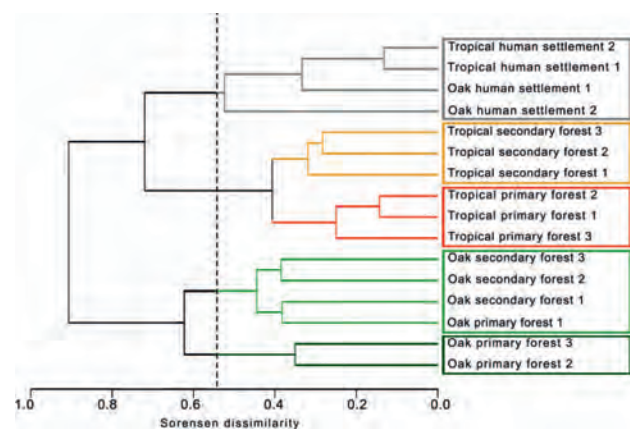


FIGURE 3. Classification analysis of habitat patches along the human perturbation gradient in seasonal forest in the Balsas River basin, west-central Mexico. The Sørensen dissimilarity matrix and complete linkage method were used. Colors and boxes in the graph indicate the clustering arrangement of each habitat patch within the analysis. From top to bottom: Human settlements (gray clusters); tropical secondary (yellow cluster) and primary forests (red cluster); and both secondary and primary oak forests (green clusters). Vertical dashed line shows the average value of the dissimilarity matrix. Analysis was based on occurrence data of all resident bird species recorded in each habitat patch.

forests, and lowest in human settlements. Mean β_{turnSor} among habitat patches (84% confidence interval) was 0.66 (0.76–0.96) for primary forests, 0.49 (0.29–0.69) for second-growth, and 0.32 (0.27–0.37) for human settlements (Figure 4A). β_{turnSor} for count events was 0.66 (0.59–0.71) for primary forest, 0.54 (0.44–0.64) for second-growth, and 0.38 (0.30–0.46) for human settlements (Figure 4B).

DISCUSSION

Our results show that anthropogenic perturbation can lead to biotic homogenization of bird communities in Neotropical dry forests. Specifically, our results show that human activities can promote the loss of taxonomic differences between tropical deciduous forest and oak forest through a directional shift in bird communities, reflected in the occurrence of tropical deciduous forest birds in disturbed oak forest areas, and the presence of exotic human-commensal species in human settlements within both forest types.

Loss of Forest Specialists

The loss of bird diversity as a function of intensification of human activities as found in our study has been previously documented in other tropical deciduous forest and oak forest systems, driven by agricultural activities (MacGregor-Fors and Schondube 2011), cattle grazing (Maya-Elizarrarás and Schondube 2015), and land-use changes

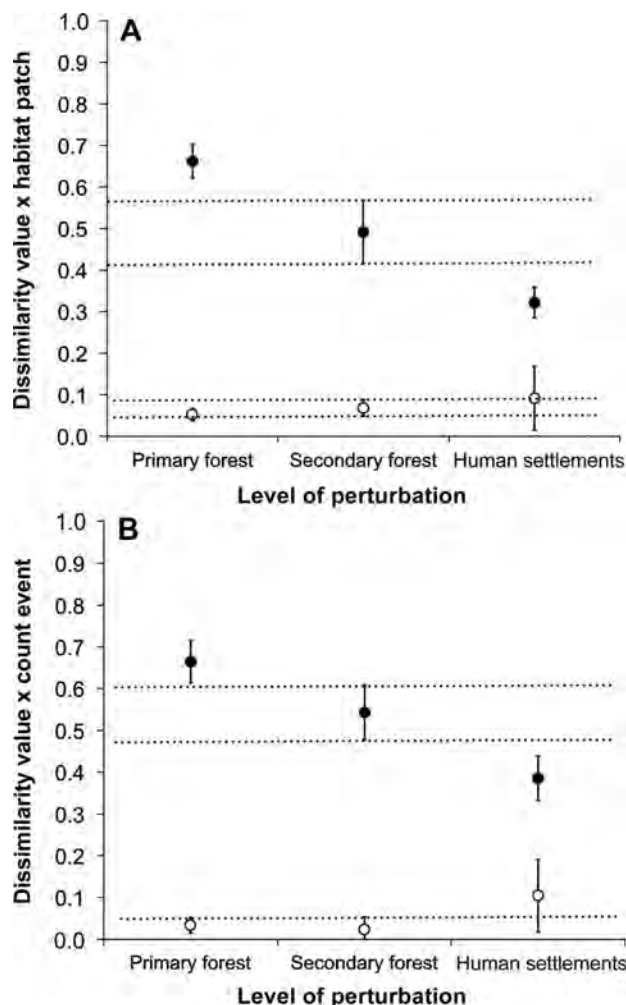


FIGURE 4. Mean values of taxonomic dissimilarity along the perturbation gradient (primary forest, secondary forest, and human settlements) in the Balsas River basin, west-central Mexico. We considered values for: (A) habitat patches and (B) count periods. Open circles indicate the nestedness component of dissimilarity, which reflects dissimilarity owing to changes in species richness when one community is a subset of the other. Filled circles indicate the turnover component, which is associated with species replacement between communities, regardless of species richness in each. Error bars and horizontal dotted lines show 84% confidence values, equivalent to significant differences at $\alpha = 0.05$.

associated with human settlements (Ramírez-Albores 2007, MacGregor-Fors and Schondube 2012). Anthropogenic landscape transformation can promote an environmental filtering effect that reduces the availability of resources and changes ecological conditions. This filtering decreases the ecological success of bird species that have traits associated with the specialized use of natural environments (e.g., large body mass, low fecundity, limited ecological plasticity), eventually leading to local extirpation

(Croci et al. 2008, Newbold et al. 2013, Paz Silva et al. 2016). In this way, habitat perturbation can drive a selective process of erosion of bird diversity in highly disturbed environments (McKinney and Lockwood 2001).

In our study, forest specialists were concentrated in primary habitats, occasionally occurred in second-growth habitats, and were never found in human settlements. In tropical deciduous forest, these specialist species included the West Mexican Chachalaca (*Ortalis poliocephala*) and Military Macaw (*Ara militaris*), both large-bodied bird species that feed on fruits in the canopy (Gurrola 2002, Contreras-González et al. 2009). Other relevant species included the Balsas Screech-Owl (*Megascops seductus*), Elegant Trogon (*Trogon elegans*), and Pale-billed Woodpecker (*Campephilus guatemalensis*), which are dependent on large trees in mature forest for nesting and foraging (Monterrubio-Rico and Escalante-Pliego 2006). In oak forest, a bird species dependent on large trees for nesting is the Mountain Trogon (*Trogon mexicanus*; Monterrubio-Rico and Escalante-Pliego 2006), and a species dependent on forest trees for foraging is the White-striped Woodcreeper (*Lepidocolaptes leucogaster*). Other bird species associated with this habitat were the Woodhouse's Scrub-Jay (*Aphelocoma woodhouseii*), Gray Silky-Flycatcher (*Ptiliogonys cinereus*), and Painted Redstart (*Myioborus pictus*; Ramírez-Bastida et al. 2015).

Anthropogenic influences can act on bird species through different mechanisms. Extinction risk owing to habitat loss is higher for habitat specialists. Extinction risk for large-bodied birds is often better explained by direct human persecution (Owens and Bennett 2000, Kattan et al. 2016). The West Mexican Chachalaca, Pale-billed Woodpecker, and Military Macaw are large-bodied birds that suffer direct human pressure (L. Vázquez-Reyes personal observation), and their exclusion from human-disturbed habitat can be related directly to human hunting.

Loss of Endemic vs. Widely Distributed Species

Proportional losses of endemic species and widely distributed species were similar in human settlements (39% compared with 38%; Figure 2). Nine of 39 (23%) species in human settlements were endemics. Eight bird species were recorded at all levels of perturbation in both forest types (full species list in Appendix Table 2), including 2 species endemic to the Balsas River basin, the Dusky Hummingbird (*Cyananthus sordidus*) and Black-chested Sparrow (*Peucaea humeralis*), as well as the Russet-crowned Motmot (*Momotus mexicanus*), a Mexican near-endemic associated with tropical deciduous forest (Gordon and Ornelas 2000, Berlanga et al. 2015). The fact that restricted-range species did not show a greater rate of loss differs from the typical expectation of increasing vulnerability with decreasing range (McKinney and Lockwood 1999).

Habitat Shapes Avian Community Composition

Communities in primary and second-growth oak patches were grouped separately from all other habitats. This result was driven by species found only in oak forests in the study region, including the Acorn Woodpecker (*Melanerpes formicivorus*), Woodhouse's Scrub-Jay, Bridled Titmouse (*Baeolophus wollweberi*), Painted Redstart, and Hepatic Tanager (*Piranga flava*; Ramírez-Bastida et al. 2015). Tropical deciduous forest patches were clustered through shared species with tropical affinity, such as the Balsas Screech-Owl, Golden-cheeked Woodpecker (*Melanerpes chrysogenys*), Pale-billed Woodpecker, Orange-fronted Parakeet (*Eupsittula canicularis*), and Military Macaw (Vega-Rivera et al. 2010).

However, human settlements within oak forest were clustered with other human settlements and tropical deciduous forest, rather than with other oak habitat patches. This pattern is evidence of the reduction in taxonomic differences in bird communities in the face of human perturbation (Figure 4). Six species occurred only in human settlements but in both forest types (full species list in Appendix Table 2), including 2 invasive species, the Rock Pigeon (*Columba livia*) and House Sparrow (*Passer domesticus*), increasing the number of species shared among human settlements and contributing to the homogenization of bird communities (Lockwood et al. 2000). As well as exotic species, native bird species capable of using anthropogenic habitats in both forest types, including the range-restricted Dusky Hummingbird, Russet-crowned Motmot, and Black-chested Sparrow, further reduced biotic differences between environments under anthropogenic pressure (Davey et al. 2012).

Erosion of Beta Diversity Defines Biotic Homogenization

The major consequence of biotic homogenization is the loss of biodiversity between ecosystems (Olden et al. 2004, McGill et al. 2015), and our results confirm this pattern for both taxonomic dissimilarity and beta diversity. In dissimilarity comparisons between tropical deciduous forest and oak forest at the same perturbation level, the nested component showed that differences in species richness were not significant (Figure 4). It may be that species loss affected species richness in the 2 habitats similarly, such that species were lost at similar rates with perturbation in both forest types (Baselga 2012). Several studies have documented reduced taxonomic differences between biotas in response to agricultural management (Luck and Smallbone 2011, Karp et al. 2012), land-cover change, and urbanization (Blair 2001, La Sorte and Boecklen 2005, Clergeau et al. 2006, Olden et al. 2006, Sorace and Gustin 2008). Our results, which showed a reduction in species turnover associated with perturbation intensification in tropical seasonal forests, are consistent

with those of studies in other Neotropical seasonal forests, where intensification of agriculture reduced bird species turnover at local and landscape scales (Karp et al. 2012). However, in birds of the Atlantic forest of Brazil, homogenization processes showed a different path (Villegas Vallejos et al. 2016). In this case, loss of dissimilarity was due to the loss of the nested component of dissimilarity, instead of species turnover, because of the floristic and ecological differences between compared environments. Recent studies at the continental scale in North America have also found homogenization in urban birds due to species turnover loss (Murthy et al. 2016). Results are different in tropical wet forests, where turnover has been found to increase between ecosystems (Solar et al. 2015, Morante-Filho et al. 2016). Hence, environmental filters may act in different ways (Morante-Filho et al. 2016), emphasizing the need for further investigation in other Neotropical forests (Socolar et al. 2016).

Expansion of Tropical and Exotic Birds as Homogenization Drivers

Biotic homogenization is relevant to modern conservation planning, so it is necessary to identify and understand the patterns and processes behind this phenomenon (Rooney et al. 2007). Our results provide information toward understanding the taxonomic homogenization process. Reduction of taxonomic dissimilarity between tropical deciduous and oak forests was driven by: (1) directional expansion of species representative of tropical deciduous forest into oak forest areas; and (2) invasion of nonnative, human-commensal species that occurred exclusively within human settlements.

Some birds of tropical deciduous forest (e.g., Dusky Hummingbird, Russet-Crowned Motmot) were able to exploit the whole perturbation gradient, expanding their upper elevational ranges by >1,200 m into the highlands, where human settlements in former oak forest were located. This pattern is consistent with previous studies that have shown that some bird species can expand their ranges in the face of land use change, especially when they are locally abundant and express ecologically plastic traits (La Sorte and Boecklen 2005, Tabarelli et al. 2012).

Changes in avian community composition seem to have a directional pattern. While some tropical deciduous forest birds were consistently recorded in the disturbed patches of oak forest, no distinctive oak forest species were found in tropical deciduous forest (Ramírez-Bastida et al. 2015). This may indicate a pattern behind the process of biotic homogenization, in which tropical deciduous forest birds expand their altitudinal distributions up to 1,200 altitudinal meters. This upward, but not downward, altitudinal shift in geographic range may be explained by increasing temperatures (Şekercioğlu et al. 2012). Recent studies based on coarse-scale distributional data of Mexican

endemic birds suggest that changes in their geographical distribution over the past century have been driven by temperature increases due to climate change (Peterson et al. 2015). As additional supporting evidence, studies of land-cover change have shown that temperature in the region has increased by 0.6°C during the last 50 yr, probably as a result of deforestation for cattle grazing (Cruz Hernández et al. 2007). The occurrence of invasive Eurasian species (Rock Pigeon, House Sparrow) in all human settlements but not in any forest patch is evidence that human transportation contributes to break down biogeographical barriers, a principal driver in the homogenization process (Hulme 2009, Winter et al. 2010, Baiser et al. 2012).

Implications for Use and Management of Dry Forests

Our results demonstrate that agriculture, cattle grazing, and human settlement have eroded the biodiversity of the Alto Balsas region, a process that has probably been repeated in other tropical deciduous forests and oak forests (e.g., Ramírez-Albores 2007). At present, primary tropical dry forest covers only 34% of its original area; primary oak forests and related temperate forests retain only 64% of their original extent (Sánchez Colón et al. 2009). Annual rates of deforestation for tropical and temperate forests represent losses of 0.76% and 0.25% of coverage, respectively (Mas et al. 2004). Even so, it is unrealistic to expect that these activities can be stopped, as they are fundamental for human subsistence in the region (Good-Eshelman and Barrientos-López 2004).

Because habitat loss is a general pattern across Latin America (Wright 2005), homogenization threatens biotic distinctiveness across the whole region. Biotic homogenization may affect ecological and evolutionary processes beyond the loss of species (Olden 2006, Şekercioğlu 2006, Şekercioğlu et al. 2012, Morelli et al. 2016). To confront these threats, it is necessary to consider mitigation strategies (Olden 2006, Rooney et al. 2007). One possible strategy is to maintain scattered native trees and shrubs throughout cultivated plots, as was practiced in traditional agriculture in west-central Mexico. This management practice maintains species richness similar to that of native primary forests (Vallejo et al. 2014). Leaving scattered native trees also improves connectivity among forest patches, favoring the maintenance of functional ecosystem integrity (Manning et al. 2006). Such a strategy, instead of total clearance of original vegetation, should be considered to preserve the biodiversity of forest ecosystems in the Balsas River basin, and other areas in Latin America.

ACKNOWLEDGMENTS

This work is part of the fulfillment of L.D.V.-R.'s doctoral degree in the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad

Nacional Autónoma de México. We thank the authorities of Papalutla, Xixila, Mezquitlán, and Tomatepec for facilities provided to carry out the fieldwork. J. Esteban, E. Rosendo, and E. Sánchez provided valuable field guide services. V. H. Jiménez-Arcos, S. Santa Cruz-Padilla, and A. Gordillo-Martínez provided valuable logistic and field support. S. Valencia, R. Cruz, and J. Jiménez (Facultad de Ciencias Herbarium, UNAM) assisted us with plant identification. C. R. Gutiérrez-Arellano helped with the preparation of the map of the study site. A. Olvera and A. Puga-Caballero assisted with statistical analyses. Comments from I. MacGregor-Fors, E. Pérez-García, E. del Val de Gortari, K. Renton, and several anonymous reviewers improved earlier versions of the manuscript. L. Kiere and especially A. T. Peterson assisted with improvement of the English.

Funding statement: L.D.V.-R. was supported with a Ph.D. scholarship from CONACyT (220265). Fieldwork was supported by CONACyT project 152060-B, assigned to A.G.N.-S. CONACyT did not require approval of the manuscript before submission or publication.

Author contributions: L.D.V.-R. and A.G.N.-S. conceived and designed the project. L.D.V.-R. conducted fieldwork and analyzed the data. All authors contributed to writing the manuscript.

LITERATURE CITED

- Baiser, B., J. D. Olden, S. Record, J. L. Lockwood, and M. L. McKinney (2012). Pattern and process of biotic homogenization in the new Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B* 279:4772–4777.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe, and A. Islas (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13:145–158.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134–143.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21:1223–1232.
- Baselga, A. and C. D. L. Orme (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3:808–812.
- Berlanga, H., H. Gómez de Silva, V. M. Vargas-Canales, V. Rodríguez-Contreras, L. A. Sánchez-González, R. Ortega-Álvarez, and R. Calderón-Parra (2015). *Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes*. CONABIO, Mexico City, Mexico.
- BirdLife International (2017). Important Bird Areas factsheet: Papalutla, Sierra de Tecaballo. <http://www.birdlife.org>
- Blair, R. B. (2001). Creating a homogeneous avifauna. In *Diversity, Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (J. M. Marzluff, R. Bowman, and R. Donnelly, Editors). Springer, New York, NY, USA. pp. 459–486.
- Ceballos, G., A. García, I. Salazar, and E. Espinoza (2010). Conservación de los vertebrados de selvas secas: patrones de distribución, endemismo y vulnerabilidad. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel, and R. Dirzo, Editors).

- Fondo de Cultura Económica, CONABIO, Mexico City, Mexico. pp. 369–386.
- Clergeau, P., S. Croci, J. Jokimäki, M.-L. Kaisanlahti-Jokimäki, and M. Dinetti (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* 127:336–344.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9.1 <http://viceroy.colorado.edu/estimates/>
- Colwell, R. K., and J. A. Coddington (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345:101–118.
- Contreras-González, A. M., F. A. Rivera-Ortíz, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet, and M. C. Arizmendi (2009). Feeding ecology of Military Macaws (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central México. *The Wilson Journal of Ornithology* 121:384–391.
- Corlett, R. T. (2014). The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 30:36–41.
- Croci, S., A. Butet, and P. Clergeau (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110:223–240.
- Cruz Hernández, S., G. Noriega Altamirano, J. Vidal Bello, J. Leyva Baeza, and E. García de la Rosa (2007). El análisis agroclimático como herramienta para evaluar el deterioro ambiental: Caso región de la Montaña de Guerrero, México. XVI Congreso Mexicano de Meteorología, Memoria del Congreso, Organización Mexicana de Meteorólogos, Veracruz, Mexico.
- Davey, C. M., D. E. Chamberlain, S. E. Newson, D. G. Noble, and A. Johnston (2012). Rise of the generalists: Evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography* 21:568–578.
- Filloy, J., S. Grosso, and M. I. Bellocq (2015). Urbanization altered latitudinal patterns of bird diversity-environment relationships in the southern Neotropics. *Urban Ecosystems* 18:777–791.
- Good-Eshelman, C., and G. Barrientos-López (2004). Nahuas del Alto Balsas. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, Mexico City, Mexico.
- Gordon, C. B., and J. F. Ornelas (2000). Comparing endemism and habitat restriction in Mesoamerican tropical deciduous forest birds: Implications for biodiversity conservation planning. *Bird Conservation International* 10:289–303.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391.
- Gurrola, H. M. A. (2002). *Ortalis poliocephala* (Wagler 1830) Chachalaca. In *Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, and M. Quesada, Editors). Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, Mexico. pp. 331–335.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Howell, S. N. G., and S. Webb (1995). *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46:10–18.
- Kareiva, P., S. Watts, R. McDonald, and T. Boucher (2007). Domesticated nature: Shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316:1866–1869.
- Karp, D. S., A. J. Rominger, J. Zook, J. Ranganathan, P. R. Ehrlich, and G. C. Daily (2012). Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters* 15:963–970.
- Kattan, G. H., M. C. Muñoz, and D. W. Kikuchi (2016). Population densities of curassows, guans, and chachalacas (Cuculidae): Effects of body size, habitat, season, and hunting. *The Condor: Ornithological Applications* 118:24–32.
- Koleff, P., J. Soberón, H. T. Arita, P. Dávila, Ó. Flores-Villela, J. Golubov, G. Halffter, A. Lira-Noriega, C. E. Moreno, E. Moreno, M. Munguía, et al. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. In *Capital Natural de México, Volume I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (J. Soberón, G. Halffter, and J. Llorente-Bousquets, Compilers). CONABIO, Mexico City, Mexico. pp. 323–364.
- Komar, O. (2002). En las listas faunísticas, no todas las especies son iguales: las aves de El Salvador como un ejemplo. In *Conservación de aves: Experiencias en México* (H. Gómez de Silva and A. Oliveras de Ita, Editors). CIPAMEX, Mexico City, Mexico. pp. 57–60.
- La Sorte, F. A., and W. J. Boecklen (2005). Temporal turnover of common species in avian assemblages in North America. *Journal of Biogeography* 32:1151–1160.
- Lee, S.-M., and A. Chao (1994). Estimating population size via sample coverage for closed capture–recapture models. *Biometrics* 50:88–97.
- Leveau, L. M., F. I. Isla, and M. I. Bellocq (2015). Urbanization and the temporal homogenization of bird communities: A case study in central Argentina. *Urban Ecosystems* 18:1461–1476.
- Lockwood, J. L., T. M. Brooks, and M. L. McKinney (2000). Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Animal Conservation* 3:27–35.
- Luck, G. W., and L. T. Smallbone (2011). The impact of urbanization on taxonomic and functional similarity among bird communities. *Journal of Biogeography* 38:894–906.
- MacGregor-Fors, I., and M. E. Payton (2013). Contrasting diversity values: Statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLOS One* 8:e56794. doi:10.1371/journal.pone.005
- MacGregor-Fors, I., and J. E. Schondube (2011). Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica* 43:365–370.
- MacGregor-Fors, I., and J. E. Schondube (2012). Urbanizing the wild: Shifts in bird communities associated to small human settlements. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:477–486.
- Manning, A. D., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer (2006). Scattered trees are keystone structures: Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321.
- Mas, J.-F., A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández, and A. Pérez-Vega (2004). Assessing land use/cover changes: A nationwide multivariate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5:249–261.
- Maya-Elizarrarás, E., and J. E. Schondube (2015). 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.
- McGill, B. J., M. Dornelas, N. J. Gotelli, and A. E. Magurran (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* 30:104–113.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127:247–260.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14:450–453.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood (2001). Biotic homogenization: A sequential and selective process. In *Biotic Homogenization* (J. L. Lockwood and M. L. McKinney, Editors). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, NY, USA. pp. 1–17.
- Meza, L., and J. López García (1997). Vegetación y mesoclima de Guerrero. *Estudios Florísticos en Guerrero*, no. 1. Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico City, Mexico.
- Monterrubio-Rico, T. C., and P. Escalante-Pliego (2006). Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128:67–78.
- Morante-Filho, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, and D. Faria (2016). Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology* 85:240–250.
- Morelli, F., Y. Benedetti, J. D. Ibañez-Alamo, J. Jokimäki, R. Mänd, P. Tryjanowski, and A. P. Møller (2016). Evidence of evolutionary homogenization of bird communities in urban environments across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 25:1284–1293.
- Murthy, A. C., T. S. Fristoe, and J. R. Burger (2016). Homogenizing effects of cities on North American winter bird diversity. *Ecosphere* 7:e01216. doi:10.1002/ecs2.1216
- Navarro-Sigüenza, A. G., M. F. Rebón-Gallardo, A. Gordillo-Martínez, A. T. Peterson, H. Berlanga-García, and L. Sánchez-González (2014). Biodiversidad de las aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:476–495.
- Newbold, T., J. P. W. Scharlemann, S. H. M. Butchart, Ç. H. Şekercioğlu, R. Alkemade, H. Booth, and D. W. Purves (2013). Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20122131. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2131>
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33:2027–2039.
- Olden, J. D., and T. P. Rooney (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15:113–120.
- Olden, J. D., M. E. Douglas, and M. R. Douglas (2005). The human dimensions of biotic homogenization. *Conservation Biology* 19:2036–2038.
- Olden, J. D., N. LeRoy Poff, M. R. Douglas, M. E. Douglas, and K. D. Fausch (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19:18–24.
- Olden, J. D., N. LeRoy Poff, and M. L. McKinney (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127:261–271.
- Owens, I. P. F., and P. M. Bennett (2000). Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:12144–12148.
- Payton, M. E., M. H. Greenstone, and N. Schenker (2003). Overlapping confidence intervals or standard error intervals: What do they mean in terms of statistical significance? *Journal of Insect Science* 3:1–6.
- Paz Silva, C., R. D. Sepúlveda, and O. Barbosa (2016). Nonrandom filtering effect on birds: Species and guilds response to urbanization. *Ecology and Evolution* 6:3711–3720.
- Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza, E. Martínez-Meyer, A. P. Cuervo-Robayo, H. Berlanga, and J. Soberón (2015). Twentieth century turnover of Mexican endemic avifaunas: Landscape change versus climate drivers. *Science Advances* 1: e1400071. doi:10.1126/sciadv.1400071
- Ralph, C. R., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante, and B. Milá (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-159.
- Ramírez-Albores, J. E. (2007). Bird diversity and conservation of Alto Balsas (Southwestern Puebla), Mexico. *Revista de Biología Tropical* 55:287–300.
- Ramírez-Bastida, P., L. D. Vázquez-Reyes, and A. G. Navarro-Sigüenza (2015). Aves de los encinares mexicanos: Riqueza específica, endemismo y relaciones faunísticas. In *Encinos de México* (S. Romero-Rangel, C. Rojas-Zenteno, and L. E. Rubio-Licona, Editors). FES Iztacala, UNAM, Mexico City, Mexico. pp. 91–128.
- R Development Core Team (2008). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rooney, T., J. Olden, M. Leach, and D. Rogers (2007). Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134:447–450.
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1a edición digital. CONABIO, Mexico City, Mexico.
- Salgado-Negret, B., and H. Paz (2015). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. In *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (B. Salgado-Negret, Editor). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. pp. 12–35.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., and C. Portillo-Quintero (2011). Extent and drivers of change of Neotropical seasonally dry tropical forests. In *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, and G. Ceballos, Editors). Island Press, Washington, DC, USA. pp. 45–58.
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I. A. Cruz-Leyva, and A. Velázquez (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. In *Capital natural de México, Volume II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (R. Dirzo, R. González, and I. J. March, Compilers). CONABIO, Mexico City, Mexico. pp. 75–129.
- Sax, D. F., and S. D. Gaines (2003). Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* 18:561–566.

- Şekercioğlu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21:464–471.
- Şekercioğlu, Ç. H., R. B. Primack, and J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1–18.
- Socolar, J. B., J. J. Gilroy, W. E. Kunin, and D. P. Edwards (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31:67–80.
- Solar, R. R. C., J. Barlow, J. Ferreira, E. Berenguer, A. C. Lees, J. R. Thomson, J. Louzada, M. Maues, N. G. Moura, V. H. Oliveira, J. C. Chaul, et al. (2015). How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18:1108–1118.
- Sorace, A., and T. A. Gustin (2008). Homogenisation processes and local effects on avifaunal composition in Italian towns. *Acta Oecologica* 33:15–26.
- Sørensen, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter* 5:1–34.
- Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long, and D. C. Wege (1998). *Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation*. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker, III, and D. K. Moskovits (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Tabarelli, M., C. A. Peres, and F. P. L. Melo (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155:136–140.
- Vallejo, M., A. Casas, J. Blancas, A. I. Moreno-Calles, L. Solís, S. Rangel-Landa, P. Dávila, and O. Téllez (2014). Agroforestry systems in the highlands of the Tehuacán Valley, Mexico: Indigenous cultures and biodiversity conservation. *Agroforestry Systems* 88:125–140.
- Vega-Rivera, J. H., M. C. Arizmendi, and L. Morales-Pérez (2010). Aves. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México* (G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel, and R. Dirzo, Editors). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, Mexico City, Mexico. pp. 145–164.
- Villegas Vallejos, M. A., A. A. Padial, and J. R. S. Vitule (2016). Human-induced landscape changes homogenize Atlantic Forest bird assemblages through nested species loss. *PLOS One* 11:e0147058. doi:10.1371/journal.pone.0147058
- Wilson, E. O. (1987). Causes of ecological success: The case of the ants. *Journal of Animal Ecology* 56:1–9.
- Winter, M., I. Kühn, F. A. La Sorte, O. Schweiger, W. Nentwig, and S. Klotz (2010). The role of non-native plants and vertebrates in defining patterns of compositional dissimilarity within and across continents. *Global Ecology and Biogeography* 19:332–342.
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20:553–560.

APPENDIX TABLE 1. Habitat characterization (mean \pm SE) showed that physical structure was different between primary and second-growth forests in the Balsas River basin, west-central Mexico.

	Tropical deciduous forest		Oak forest	
	Primary forest	Secondary forest	Primary forest	Secondary forest
Number of vegetation gaps	1.83 \pm 1.47	6.00 \pm 3.00	3.60 \pm 2.19	5.66 \pm 1.52
Average length of gaps (m) ^a	1.64 \pm 1.24	4.83 \pm 0.64	3.08 \pm 2.33	7.57 \pm 1.60
Number of vertical strata ^{a,b}	20.66 \pm 2.87	11.66 \pm 2.51	20.20 \pm 4.60	13.66 \pm 1.15

^a Kruskal-Wallis tests showed significant differences at $\alpha < 0.05$.

^b Measured using 0.5-m intervals.

APPENDIX TABLE 2. Resident bird species detected during point count surveys in the seasonal tropical forest of the Alto Balsas River basin, Mexico. Scientific names follow the AOU Checklist of North and Middle American Birds (<http://checklist.aou.org/>). Mexican endemic species sensu Berlanga et al. (2015) are indicated with superscripts as follows: 1 = Alto Balsas River basin; 2 = Mexican western slope; 3 = Central and western Mexico; 4 = Almost all of Mexico; 5 = Near-endemic (distribution out of Mexican territory <35,000 km²); 6 = Semiendemic (species whose whole population occurs exclusively in Mexico during seasonal migration). * = Exotic and invasive bird species, found only within human settlements. Habitat type abbreviations are: OF = oak forest; TF = tropical forest; p = preserved forest; sg = secondary forest; and hs = human settlement.

Taxon and habitat patch	Tropical deciduous forest										Oak forest							
	TFp1	TFp2	TFp3	TFsg1	TFsg2	TFsg3	TFhs1	TFhs2	TFhs3	TFhs4	OFp1	OFp2	OFp3	OFsg1	OFsg2	OFsg3	OFhs1	OFhs2
GALLIFORMES																		
Cracidae																		
<i>Ortalis poliocephala</i> ²	X	X	X	X										X				
Odontophoridae																		
<i>Philorityx fasciatus</i> ¹					X													
COLUMBIFORMES																		
<i>Columba livia</i> [*]						X												
<i>Columbina inca</i>		X	X	X	X	X	X	X						X	X		X	X
<i>Columbina passerina</i>	X	X	X	X	X	X	X	X						X	X		X	X
<i>Leptotila verreauxi</i>	X	X	X	X	X	X	X	X						X	X		X	X
<i>Zenaidura macroura</i>		X			X													
CUCULIFORMES																		
Cuculidae																		
<i>Playa cayana</i>	X	X	X	X	X	X								X	X		X	
<i>Morococcyx erythropygus</i>	X		X	X	X	X												
<i>Geococcyx velox</i>					X													
<i>Crotophaga sulcirostris</i>							X										X	
CAPRIMULGIFORMES																		
Caprimulgidae																		
<i>Antrastomus ridgwayi</i>																		
APODIFORMES																		
Trochilidae																		
<i>Chlorostilbon auriceps</i> ²	X																	
<i>Cyananthus sordidus</i> ¹	X	X	X	X	X	X	X	X						X	X		X	X
<i>Amazilia beryllina</i> ⁶	X	X	X	X														
<i>Amazilia violiceps</i> ⁶		X	X	X														
<i>Hylocharis leucotis</i>						X												
CATHARTIFORMES																		
Cathartidae																		
<i>Cathartes aura</i>																		
STRIGIFORMES																		
Strigidae																		
<i>Megascops seductus</i> ¹																		
<i>Glaucidium gnoma</i>																		
<i>Glaucidium palmarum</i> ²	X	X	X	X														
<i>Glaucidium brasilianum</i>	X	X	X															
TROGONIFORMES																		
Trogonidae																		
<i>Trogon elegans</i>	X	X	X	X														

APPENDIX TABLE 2. Continued.

Taxon and habitat patch	Tropical deciduous forest							Oak forest									
	TFp1	TFp2	TFp3	TFsg1	TFsg2	TFsg3	TFhs1	TFhs2	OFp1	OFp2	OFp3	OFsg1	OFsg2	OFsg3	OFhs1	OFhs2	
<i>Trogon mexicanus</i>																	
CORACIIFORMES																	
Momotidae																	
<i>Momotus mexicanus</i> ⁵	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
PICIFORMES																	
Picidae																	
<i>Melanerpes formicivorus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Melanerpes chrysogenys</i> ²																	
<i>Melanerpes hypopolius</i> ¹																	
<i>Picoides scalaris</i>																	
<i>Campephilus guatemalensis</i>																	
FALCONIFORMES																	
Falconidae																	
<i>Caracara cheriway</i>																	
PSITTACIFORMES																	
Psittacidae																	
<i>Eupsittula canicularis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ara militaris</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
PASSERIFORMES																	
Furnariidae																	
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i> ³																	
Tyrannidae																	
<i>Camptostoma imberbe</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myiopagis viridicata</i>																	
<i>Xenotriccus mexicanus</i> ¹																	
<i>Contopus pertinax</i>																	
<i>Pyrocephalus rubinus</i>																	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>																	
<i>Myiarchus nuttingi</i>																	
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myiarchus sulphuratus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tyrannus melancholicus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tyrannus crassirostris</i> ⁶	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Vireonidae																	
<i>Vireo hypochryseus</i> ²																	
Corvidae																	
<i>Calocitta formosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aphelocoma woodhousei</i>																	
Hirundinidae																	
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>																	
Paridae																	
<i>Baeolophus wollweberi</i>																	
Troglodytidae																	
<i>Catherpes mexicanus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

APPENDIX TABLE 2. Continued.

Taxon and habitat patch	Tropical deciduous forest										Oak forest					
	TFp1	TFp2	TFp3	TFsg1	TFsg2	TFsg3	TFhs1	TFhs2	OFp1	OFp2	OFp3	OFsg1	OFsg2	OFsg3	OFhs1	OFhs2
<i>Campylorhynchus jocosus</i> ¹	X	X	X					X	X						X	
<i>Pheugopedius felix</i> ²		X	X					X	X						X	
<i>Thryophilus pleurostictus</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
Polioptilidae																
<i>Polioptila albiloris</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	
Turdidae																
<i>Turdus rufopalliatus</i> ²		X	X	X	X		X	X								
Mimidae																
<i>Melanotis caerulescens</i> ³		X	X						X							
Ptilonotidae																
<i>Ptiliogonys cinereus</i> ⁵									X			X				
Passeridae																
<i>Passer domesticus</i> [*]							X	X							X	
Fringillidae																
<i>Euphonia elegantissima</i>							X	X	X			X			X	X
<i>Haemorhous mexicanus</i>							X	X	X			X			X	X
<i>Spinus psaltria</i>				X	X		X	X	X			X			X	X
Parulidae																
<i>Geothlypis poliocephala</i>																
<i>Basileuterus rufifrons</i> ⁵					X				X							
<i>Myioborus pictus</i>									X							
Thraupidae																
<i>Volatinia jacarina</i>				X	X		X	X								
<i>Sporophila torqueola</i>			X	X	X		X	X								
Emberizidae																
<i>Aimophila rufescens</i>									X							
<i>Aimophila ruficeps</i>									X							
<i>Melospiza kieneri</i> ²									X			X				
<i>Peucaea ruficauda</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
<i>Peucaea humeralis</i> ¹	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
Cardinalidae																
<i>Piranga flava</i>		X	X						X			X			X	
<i>Pheucticus chrysopleus</i> ⁵	X	X	X						X			X			X	
<i>Pheucticus melanocephalus</i>																
<i>Passerina caerulea</i>		X	X	X	X		X	X	X			X			X	
<i>Passerina leclancheri</i> ²	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	
<i>Passerina versicolor</i>		X	X	X	X		X	X	X			X			X	
Icteridae																
<i>Molothrus aeneus</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
<i>Icterus wagleri</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
<i>Icterus pustulatus</i>	X	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X

CAPÍTULO IV.

AVES RUDERALES:

**LA PERTURBACIÓN HUMANA PROMUEVE
ESTRATEGIAS RUDERALES EN LAS
COMUNIDADES DE AVES RESIDENTES DE
BOSQUES ESTACIONALES DE MÉXICO.**

Aves ruderales. La perturbación humana promueve estrategias ruderales en las comunidades de aves residentes de bosques estacionales de México

Avian ruderality: human perturbation promotes ruderal strategies in resident bird communities of Mexican tropical seasonal forests

Leopoldo D. Vázquez-Reyes^{a,b,*}, Horacio Paz^c, María del Coro Arizmendi^d, Héctor O. Godínez-Álvarez^d y Adolfo G. Navarro-Sigüenza^a

^a Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-399 México D. F. 04510, Mexico.

^b Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

^c Laboratorio de Ecología Funcional y Restauración Ecológica, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Patzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190, Morelia, Michoacán, México.

^d Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida de los Barrios # 1, Los Reyes Iztacala, C.P. 05490, Tlalnepantla, Estado de México.

* Autor de correspondencia: Leopoldo D. Vázquez-Reyes (leopoldo.vazquez@unam.mx)

Resumen

Los bosques secos neotropicales tienen una de las tasas de deforestación más altas dentro de los ecosistemas tropicales. La perturbación y pérdida de hábitat debidos a la agricultura, ganadería y el desarrollo de asentamientos humanos da como resultado la extinción de especies, comprometiendo su biodiversidad y funcionalidad ecológica. Los estudios que utilizan comunidades de aves como modelo para comprender los efectos de la perturbación en la biodiversidad de bosques secos han mostrado patrones de pérdida de riqueza de especies y dominancia de las comunidades, pero no proporcionan información sólida sobre los mecanismos ecológicos detrás de esta pérdida de biodiversidad. Nuestro estudio utiliza un enfoque basado en atributos funcionales para evaluar los cambios ecológicos en las comunidades de aves de tres niveles progresivos de perturbación antropogénica dentro de los bosques tropicales y de encino tropicales de la cuenca alta del río Balsas, en el centro-oeste de México. Realizamos puntos de conteo para caracterizar las comunidades de aves y construimos una matriz de atributos funcionales para todas las especies registradas. Un análisis multivariado mostró patrones significativos de covariación de atributos en función de la intensificación de la perturbación humana. Encontramos evidencia de éxito ecológico diferencial de organismos con ciclos de vida de rápido desarrollo y altas asignaciones reproductivas basadas en tamaño de nidada dentro de hábitat más intensamente perturbado en ambos tipos de bosques. Estos resultados sugieren que la agricultura, la ganadería y los asentamientos humanos promueven un proceso de pérdida de la biodiversidad impulsado por un proceso de filtraje ambiental que favorece los atributos relacionados con la estrategia adaptativa ruderal.

Palabras clave: estrategias ecológicas adaptativas, atributos funcionales, bosque tropical seco, bosque de encino, filtraje ambiental.

Abstract

Neotropical seasonal forests have one of the highest deforestation rates within tropical ecosystems. Habitat perturbation and habitat loss due to agriculture, cattle, and human settlements cause species extinction, which endangers biodiversity and ecological functionality. Studies of bird communities in Neotropical seasonal forests have shown patterns of species richness loss and community dominance due to perturbation, but they have not provided data about the ecological mechanisms behind biodiversity loss yet. In this study, we use a trait-based approach to evaluate ecological changes in bird communities of three increasing levels of anthropic perturbation within tropical deciduous and oak forests in the upper Balsas River basin, at Central-Western Mexico. We performed point-count surveys to characterize the avian community, and constructed trait matrix for all recorded species. Multivariate analysis showed significant patterns of trait covariation in function of human disturbance intensification. We found that organisms with rapid development life cycles and high reproductive investments due to large clutch size were successful in the more intensely perturbed habitat in both forests types. Our findings suggest that agriculture, cattle, and human settlements promote bird biodiversity loss processes driven by ecological filtering that favor traits related with a ruderal adaptive strategy.

Keywords: adaptative ecological strategies, functional traits, tropical dry forest, oak forest, enviromental filtering.

Introducción

Las actividades de extracción y transformación de recursos para satisfacer las necesidades humanas causan modificación y pérdida de hábitat en los sistemas naturales a escala global (Vitousek et al. 1997). Esta pérdida de hábitat provoca extinciones biológicas que afectan a la biodiversidad (Ceballos et al., 2015; Corlett 2015) y la funcionalidad de los ecosistemas (Sodhi et al., 2011; Dirzo et al., 2014). Para entender los mecanismos de la pérdida de biodiversidad, es necesario considerar que el proceso de extinción biológica es un fenómeno selectivo sobre las características de los seres vivos (McKinney, 2003). Los organismos ecológicamente especializados son más vulnerables a la extinción que los organismos con mayor plasticidad (McKinney y Lockwood, 1999; McKinney, 2003). Esta hipótesis ha sido probada en ambientes con perturbación antrópica, en donde la representación de los especialistas ecológicos (Chace y Walsh 2006; DeVictor et al., 2008; Le Viol et al., 2012) y los atributos relacionados con recursos de ambientes forestales conservados tienden a disminuir (Newbold et al., 2013, 2014). Este patrón derivado de las condiciones ecológicas en los sistemas antropogénicos ha sido asociado con el filtraje ambiental (Püttker et al., 2015; Sol et al., 2017). El filtraje ambiental es proceso que determina el éxito ecológico diferencial de los organismos en función de la respuesta sus atributos ante el ambiente (Keddy, 1992; Shipley, 2010)

Los estudios sobre los efectos de la perturbación antropogénica en la diversidad de aves de los bosques Neotropicales han encontrado consistentemente un patrón de cambios comunitarios que involucra pérdida de riqueza específica y dominancia de especies generalistas en función de intensidad de la perturbación (MacGregor-Fors et al. 2010; Macgregor-Fors y Schondube 2011; Macgregor-Fors y Schondube 2012; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015a; Maya-Elizarrarás y Schondube 2015b). Inclusive se ha documentado la erosión de diferencias bióticas asociadas a recambio taxonómico (pérdida de diversidad beta) entre tipos de hábitat ecológicamente diferentes (Karp et al., 2012; Vázquez-Reyes et al., 2017). Estos resultados señalan de manera sólida el efecto negativo de la actividad humana sobre la biodiversidad de aves del trópico seco, pero tienen limitaciones para entender los mecanismos ecológicos que dirigen dichos cambios y sus consecuencias (Lepczyk et al., 2017). Esta limitación ocurre porque se fundamentan únicamente en la identidad taxonómica y la abundancia de las especies dentro de las comunidades (McGill, 2006; Luck et al. 2012).

La ecología basada en atributos ha desarrollado generalizaciones de los mecanismos ecológicos que afectan la biodiversidad y sus patrones de cambio en el futuro (Newbold et al., 2013, 2014), así como aportes teóricos acerca de mecanismos evolutivos (Díaz et al. 2004; Casanoves et al. 2011; Grime y Pierce 2012; Luck et al. 2012; Salgado-Negret y Paz 2015). Para ello, analizan la representación de las características de los organismos relacionadas con sus requerimientos ecológicos e interrelaciones con el ecosistema (Violle et al. 2007).

La teoría de estrategias primarias adaptativas (Grime 1977) provee un marco teórico para estudiar los mecanismos ecológicos de la pérdida de biodiversidad en los bosques Neotropicales estacionales por perturbación antrópica. Esta teoría identifica tres estrategias ecológicas generales que son favorecidas por selección natural, dependiendo de las condiciones ecológicas del ambiente (Grime 1977, Grime y Pierce, 2012): 1) la estrategia competidora, con atributos asociados con la capacidad de apropiar los recursos a largo plazo en ambientes productivos y poco perturbados; 2) la estrategia tolerante al estrés, con atributos asociados a la tolerancia a la escasez extrema de recursos; y 3) la estrategia ruderal, con atributos asociados a la capacidad para completar rápidamente ciclos de vida, generar descendencia numerosa y obtener recursos cuya disponibilidad es impredecible bajo condiciones de perturbación intensa (Grime 1977; Grime y Pierce 2012).

Nuestro estudio explora el efecto de la perturbación por actividades humanas sobre comunidades de aves de los bosques estacionales Neotropicales, buscando entender mejor los mecanismos que dirigen la erosión de su biodiversidad. Nuestra hipótesis es que la intensificación de la actividad antropogénica moldea la identidad y estructura de las comunidades, favoreciendo estrategias ecológicas con ciclos de vida rápidos, alta asignación reproductiva y plasticidad ecológica, similar a la estrategia adaptativa ruderal exitosa en ambientes perturbados. Para cumplir el objetivo, analizamos los cambios estructurales y patrones de covariación de atributos en comunidades de aves residentes de bosques Neotropicales estacionales.

Métodos

Área de estudio. La áreas de estudio está en la cuenca Alta del río Balsas, en el noreste del estado de Guerrero (18° 03' – 17° 54' N; 98° 49' – 98° 59' W) en una extensión ca. 225,000 Ha (Figura 1). El área tiene un gradiente altitudinal de 650 a 1950 msnm. El clima es cálido semiárido con lluvias en verano (Aw de acuerdo con la clasificación de Köppen) y presenta una precipitación anual promedio de 780 mm (Meza y López-García , 1997). Los tipos dominantes de vegetación

son bosque tropical caducifolio (entre 650 y 1200 msnm) y bosque de encino (de 1400 a 1950 m; Rzedowski, 2006).

Las actividades humanas han alterado ambos tipos de vegetación a través de la deforestación para prácticas agrícolas y ganaderas; así como la extracción de madera como combustible y material de construcción. Debido a estas actividades, en la región existen tres niveles de perturbación antropogénica: 1) Bosque conservado, en donde la estructura forestal está prácticamente intacta. La actividad humana está limitada al tránsito eventual de personas y ganado entre áreas de manejo y forrajeo. Los bosques tropicales conservados muestreados están a 726-994 msnm; mientras que el bosque de encino conservado está a 1742-1930 msnm. (2) Bosques con crecimiento secundario, en donde la vegetación fue transformada por actividades humanas hace 20 años aproximadamente. La vegetación de estas áreas ha sido recuperada, pero las actividades agropecuarias continúan. La estructura física del hábitat presenta claros en el dosel de un rango aproximado de 5-7 metros, comparado con el bosque conservado cuyos claros miden un rango de 1.5-3 metros. Además, tiene una menor cantidad de estratos verticales (13 contra 20 en el bosque conservado, *ver tabla* en Vázquez-Reyes et al., 2017). Los bosques tropicales secundarios muestreados están a 735-887 msnm. Los bosques de encino secundarios están a 1578-1780 msnm. (3) Asentamientos humanos, con una superficie de entre 15-30 Ha, en los que la estructura del bosque ha sido reemplazada por casas y calles de concreto, veredas, parcelas agrícolas de cultivo maíz y frutales, así como áreas de agostadero para ganado. Todos los asentamientos considerados incluyen especies exóticas de árboles y arbustos frutales y de ornato, aunque mantienen elementos arbóreos aislados de la flora del bosque original. Su población está en el rango de 300-500 habitantes; excepto en el desarrollo turístico Atotonilco, que comparte todas las características estructurales del resto de asentamientos, pero incluye seis albercas, y su población permanente no supera las 20 personas, aunque en funcionamiento recibe entre 100-1,000 visitantes. Los asentamientos humanos en el bosque tropical se encuentran entre 640 y 735 msnm; mientras que los asentamientos del bosque de encino están ubicados entre 1600 y 1800 msnm.

Conteo de aves. Las comunidades de aves fueron muestreadas en el gradiente de perturbación (Figura 1). Para ambos tipos de vegetación, seleccionamos tres parches de bosque conservado (175 Ha para bosque tropical y 196 Ha para bosque de encino), tres parches de crecimiento secundario (355 Ha y 211 Ha); y dos asentamientos humanos (97 Ha y 109 Ha). El

área de los parches individuales varió entre 31 y 199 Ha (media = $71.5 \pm$ desv. est. 40.5). La distancia entre parches de hábitat adyacentes del mismo tipo de hábitat fue > 300 m; mientras que entre bosque tropical y de encino varió entre 8-21 km.

Usamos conteos en puntos de 50 m de radio para registrar la especie y el número de individuos de todas las aves observadas o escuchadas durante un periodo de muestreo de 10 min. Realizamos las observaciones durante las primeras cuatro horas después del amanecer, excepto en días lluviosos. Los puntos de conteo estuvieron separados ≥ 200 m para que las observaciones fueran independientes (Ralph et al., 1996). En total, muestreamos 412 puntos de conteo entre Febrero de 2014 y Mayo de 2016: 204 en bosque tropical (76 en hábitat conservado, 73 en crecimiento secundario y 55 en asentamientos humanos) y 208 en bosque de encino (75 en hábitat conservado, 72 en crecimiento secundario y 61 en asentamientos humanos). De esta manera, contemplamos posibles cambios estacionales en el uso de hábitat por parte de las aves residentes (Vega-Rivera et al. 2010; Navarro-Sigüenza et al. 2014).

Restringimos nuestro análisis a las aves residentes, excluyendo migratorias invernales, residentes de verano, transitorias y accidentales, dado que las especies migratorias no se ven afectadas por las condiciones del hábitat en atributos de historia de vida directamente ligados a la reproducción, lo que podría sesgar nuestros resultados (Komar 2002). El estatus de residencia fue asignado de acuerdo con referencias de literatura y bases de datos especializadas (Howell y Webb 1995, Navarro-Sigüenza et al. 2014, Berlanga et al. 2015).

Construcción de la matriz de atributos. Generamos una matriz de atributos para todas las especies registradas, consultando bases de datos y literatura especializada (Tabla 1). Consideramos cinco atributos relacionados con la historia de vida: tamaño corporal, tamaño de puesta, tiempo de incubación, edad de salida del nido, longevidad. Para contar con una variable continua que funcione una aproximación a la plasticidad ecológica de las aves, generamos tres indicadores que usamos como atributos para las especies registradas. Para construirlos, catalogamos en categorías los tipos de dieta general (a partir del ítem alimenticio más común en la dieta de las aves de acuerdo a la literatura), tipo de hábitat utilizado (de los registrados en el trabajo de campo) y sustrato de anidamiento (soportes donde se conoce que colocan sus nidos) para todas las especies. Posteriormente, calculamos el cociente de las categorías registradas entre el total de categorías para

cada indicador, donde los valores tendientes a uno indican alta plasticidad. Los detalles y fuentes consultadas acerca de los atributos considerados se presentan en la Tabla 1.

Análisis de datos

Efectividad del muestreo. Calculamos el estimador ACE (abundance-based coverage estimator) en el programa EstimateS (Colwell 2013) para evaluar la efectividad del muestreo. Este estimador separa a las especies frecuentes y raras, asumiendo la heterogeneidad en las probabilidades de detección de esos grupos y usa el coeficiente de variación de las especies raras para estimar un aproximado de especies remanentes sin detectar, así como la efectividad del muestreo (Lee y Chao 1994).

Cambios en la estructura comunitaria en el gradiente de perturbación. Evaluamos la pérdida de riqueza específica en las comunidades de aves con análisis de rarefacción. Hicimos el análisis considerando el total de avifauna y cada tipo de bosque de manera independiente. Usamos los valores máximos de abundancia registrados para cada especie para realizar un análisis de rarefacción basado en muestreos, usando EstimateS. La rarefacción calcula un valor esperado de riqueza específica, considerando un número estandarizado de individuos detectados para todas las muestras (i. e. punto de corte). De esta manera, permite comparar la riqueza específica entre comunidades con diferente tamaño de muestra a través de la interpolación del valor de riqueza específica esperada (Colwell y Coddington 1994, Gotelli y Colwell 2001). Para evaluar si la riqueza de especies fue diferente entre los niveles de perturbación considerados, calculamos los intervalos de confianza al 84% de la riqueza específica esperada, considerando diferencias estadísticamente significativas ($\alpha \leq 0.05$) cuando los intervalos no se sobrelaparon (MacGregor-Fors y Payton 2013). Evaluamos los cambios en la estructura comunitaria generando curvas de rango/abundancia con los valores de abundancia promedio por punto de conteo (ind/punto) de las comunidades de aves registradas en el gradiente de perturbación (Magurran, 2004). Para identificar diferencias significativas asociadas a efectos de dominancia comunitaria, hicimos pruebas de homogeneidad a las pendientes de dichas curvas, usando el programa estadístico PAST (Hammer, 2001).

Representación diferencial de atributos. Analizamos individualmente la representación de cada atributo tanto para el bosque tropical como para el de encino, calculando la media ponderada de la comunidad (CWM, Casanoves et al. 2011). Evaluamos si hubo diferencias significativas en la representación de los atributos a través del gradiente de perturbación en cada tipo de bosque

(hábitat conservado, crecimiento secundario y asentamientos humanos), usando un análisis de varianza permutacional (PERMANOVA, Anderson, 2001). Usamos este análisis dado que la aleatorización de datos involucrada permite evitar efectos de autocorrelación asociados con el diseño del muestreo (Anderson, 2001). Este análisis no paramétrico se basa en el cálculo de permutaciones a matrices de distancia derivadas de los valores de las variables de respuesta entre unidades de muestreo para generar valores de *pseudo* F bajo la hipótesis nula de igualdad entre grupos. Realizamos el PERMANOVA usando el programa PAST, considerando matrices de distancia euclidiana y 9,999 permutaciones para representar valores de $\alpha \leq 0.05$ (Anderson, 2001).

Identificación de patrones de covariación de atributos. Para explorar si la intensificación de la actividad antrópica produjo patrones de covariación de atributos que correspondan con estrategias ecológicas particulares (Diaz et al., 2004), aplicamos un análisis de componentes principales (PCA) basado en correlaciones a los atributos de cada especie en ambos tipos de bosque, usando la rotación de factores Varimax para obtener componentes ortogonales (Kaiser, 1958). Hicimos el PCA con el programa JMP 9 (JMP, 2010). Finalmente, multiplicamos los valores de los dos componentes principales rotados por la abundancia relativa de cada especie (abundancia promedio de la especie n / suma total de abundancias; Krebs, 1999) en cada nivel de perturbación (hábitat conservado, crecimiento secundario y asentamientos humanos), y realizamos un PERMANOVA con esos valores para evaluar si hubo una representación diferencial de los patrones de covariación de atributos identificados por el PCA a través del gradiente de perturbación.

Resultados

Cambios en la estructura comunitaria. Registramos en total 86 especies de aves, distribuidas en 13 órdenes y 33 familias taxonómicas. La lista de especies registradas, junto con los valores de abundancia por parcela y los valores de los atributos utilizados, se incluye en el Anexo 1. De acuerdo con el estimador ACE, nuestro conteo tuvo una eficiencia del 94.8% para registrar a las aves en el tiempo y el espacio muestreados; 61 de ellas fueron registradas en bosque tropical y 70 en bosque de encino. El análisis de rarefacción en el bosque tropical (punto de corte = 210 individuos) indicó una riqueza específica de 44 ± 3.7 en el hábitat conservado, 42.8 ± 4.1 en crecimiento secundario, y 33.5 ± 3.6 en asentamientos humanos (Figura 2a). En el bosque de encino

(punto de corte = 153 individuos), las riqueza de 45 ± 2.8 en el hábitat conservado, 42.3 ± 2.6 sp. en el crecimiento secundario, y 56.2 ± 6.7 en los asentamientos humanos (Figura 2b).

Las gráficas de rango/abundancia mostraron un patrón de dominancia comunitaria y cambio de identidad de las especies dominantes en función de la intensificación de la perturbación antropogénica en cada tipo de bosque (Figura 3). En el bosque tropical conservado, la abundancia de las aves tuvo distribución equitativa, mientras que en el crecimiento secundario y en los asentamientos humanos hubo dominancia comunitaria significativa (Figura 3). En el bosque de encino ocurrió el mismo patrón de cambio comunitario, y aunque no hubo diferencias significativas en la pendiente del hábitat conservado respecto al crecimiento secundario ($p > 0.05$); los asentamientos humanos si mostraron un efecto significativo de dominancia comunitaria ($p < 0.02$).

Cambios en composición funcional. Encontramos diferencias significativas en los valores de los promedios ponderados de los atributos de las aves en el gradiente de perturbación de ambos tipos de bosque (Tabla 2). En el bosque tropical conservado, la masa corporal ($p < 0.001$), el tiempo de incubación ($p < 0.001$) y edad de salida del nido ($p < 0.01$) fueron mayores que en el crecimiento secundario y los asentamientos humanos. En cambio, el tamaño de puesta ($p < 0.01$), la plasticidad de dieta ($p < 0.001$) y el estrato de anidamiento ($p < 0.001$) fueron mayores en ambientes perturbados. La longevidad y plasticidad de hábitat fueron mayores en el crecimiento secundario ($p < 0.01$) respecto al bosque conservado y los asentamientos humanos, aunque no hubo diferencias entre estos dos niveles de perturbación. En el bosque de encino, la masa corporal, el tamaño de puesta y longevidad no tuvieron diferencias significativas ($p > 0.05$). Sin embargo, la plasticidad ecológica de dieta ($p < 0.01$), hábitat ($p < 0.01$) y sustrato de anidamiento ($p < 0.001$) fueron mayores en los asentamientos humanos; mientras que el tiempo de incubación ($p < 0.001$) y la edad de salida del nido ($p < 0.05$) fueron menores en este nivel de perturbación respecto del hábitat conservado (Tabla 2).

Patrones de covariación de atributos. El PCA generó patrones de covariación de atributos muy similares en ambos tipos de bosque, explicando el 56.8% de la varianza de los datos en el bosque tropical, y el 52.3% para el bosque de encino (Figura 4). En ambos tipos de bosque, el PCA identificó dos componentes principales (PC). En el PC 1, los atributos con mayores eigenvalores positivos fueron la edad de salida del nido, longevidad, tiempo de incubación y masa en ambos tipos de bosque: 0.87 a 0.75 en el bosque tropical y de 0.82 a 0.64 en el bosque de encino. En el

bosque tropical, la plasticidad de hábitat tuvo el mayor eigenvalor negativo, con -0.41; y en el bosque de encino fue para la plasticidad de dieta, con -0.19 (Tabla 3). Para el PC 2, los mayores eigenvalores positivos fueron para los atributos de tamaño de puesta y plasticidad de sustrato de anidamiento en ambos tipos de bosque: 0.84 y 0.83 en bosque tropical; 0.80 y 0.79 en bosque de encino; mientras que el mayor valor negativo fue para el tiempo de incubación en los dos bosques: -0.27 en el tropical y -0.3 para el de encino (Tabla 3).

Finalmente, encontramos diferencias significativas en el producto de los puntajes de los PC por la abundancia relativa de las aves en función del gradiente de perturbación (Tabla 4). En el bosque tropical, la representación del PC1 (edad de salida del nido, longevidad, tiempo de incubación y masa) fue significativamente menor en el crecimiento secundario ($p < 0.01$) y los asentamientos humanos ($p < 0.05$) respecto al hábitat conservado. En contraparte, el PC2 (tamaño de puesta y plasticidad de sustrato de anidamiento) tuvo una representación significativamente mayor en los ambientes sujetos a mayor perturbación antrópica (Tabla 4). En el bosque de encino, la representación del PC1 no tuvo diferencias significativas ($p > 0.05$); sin embargo el PC2 mantuvo el mismo patrón del bosque tropical, con una representación significativamente mayor en el crecimiento secundario y los asentamientos humanos (Tabla 4).

Discusión

Nuestro estudio documentó cambios en estructura, composición y patrones de covariación de atributos funcionales en ambientes con distinta perturbación antropogénica. La perturbación favoreció el éxito de estrategias ecológicas definidas por ciclos de vida rápidos, alta asignación reproductiva y plasticidad ecológica. Este patrón es similar a la estrategia adaptativa ruderal de las plantas en ambientes sujetos a alta perturbación. Nuestros resultados sugieren que el filtraje ambiental que favorece el éxito diferencial de las especies con estrategias ruderales es un posible mecanismo ecológico que subyace a la erosión de la biodiversidad de aves por perturbación antropogénica en los bosques estacionales Neotropicales.

Cambios estructurales comunitarios. La pérdida de riqueza específica en los ambientes antropizados es una consecuencia bien documentada de la modificación del hábitat en los bosques tropicales estacionales (MacGregor-Fors y Schondube, 2011; 2012). Este proceso se relaciona con erosión de complejidad estructural y florística del hábitat (MacArthur y MacArthur, 1961; Karr y Roth, 1971; Wilson, 1974; Karr, 1976; MacNally, 1990; Mills et al. 1991; Corcuera y Butterfield,

1999; Lee y Rotenberry, 2005) que provoca la deforestación por actividades agropecuarias y asentamientos humanos. Otro factor involucrado es el aumento de los riesgos para la sobrevivencia de las aves tanto en los bosques perturbados (Fahring et al., 2011; Bregman et al., 2014; Carrara et al., 2015) como en los asentamientos humanos (McKinney, 2008; Lepczyk et al., 2017). El aumento de la riqueza específica dentro de los asentamientos humanos del bosque de encino es un resultado contrastante, pero puede explicarse porque el desarrollo de actividades humanas aumenta la complejidad ecológica y la disponibilidad de nichos explotables para las aves, acorde con la hipótesis de disturbio intermedio (McKinney, 2008; Fahring et al., 2011; Rueda et al., 2015). Esto puede ocurrir porque los árboles remanentes del bosque de encino dentro de los poblados proveen de poco recursos para especies frugívoras (Ramírez-Bastida et al., 2015), sin embargo la adición de árboles frutales y de ornato, junto con la oferta permanente de agua y forraje en las áreas de agostadero representa una oferta adicional de recursos para las aves.

Independientemente de la riqueza específica, los cambios de composición y estructura por dominancia de especies generalistas (usualmente granívoras) y pérdida de especialistas forestales (frugívoras e insectívoras) en los ambientes de mayor perturbación antropogénica fueron un denominador común, consistente con los patrones generales descritos alrededor del mundo (Chace y Walsh, 2006; Davey et al., 2012; Lepczyk et al., 2017).

En el bosque tropical conservado, las especies más abundantes fueron *Icterus pustulatus*, *Melanerpes chrysogenys* y *Passerina leclancherii*, todas especies insectívoras que complementan su dieta con frutos (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011; Almazán-Núñez et al., 2016). En contraste, *Peucaea humeralis*, un ave granívora (González-Salazar, 2014), fue la especie dominante en el crecimiento secundario. En el bosque de encino, las especies más abundantes fueron insectívoras típicas de bosques de tierras altas: *Baeolophus wollweberi*, *Myioborus pictus* (Ramírez-Bastida et al., 2015). Les sigue *Momotus mexicanus*, un ave tropical vinculada con el proceso de pérdida de diversidad beta en la región, que aparentemente ha expandido su distribución a bosques de tierras altas (Vázquez-Reyes et al., 2017). Aunque *B. wollweberi* también fue dominante en el crecimiento secundario, la abundancia de granívoras (*Spinus psaltria* y *P. humeralis*) cambió la estructura de la comunidad (Maya-Elizarrás y Schondube, 2015b).

Las comunidades de aves en los asentamientos humanos de ambos tipos de bosque fueron dominadas por aves granívoras. En el bosque tropical, las especies dominantes fueron *Molothrus*

aeneus, *Passer domesticus* y *Columbina inca*; mientras en el bosque de encino las especies dominantes fueron *C. inca*, *S. psaltria* y *Zenaida macroura*. Al mismo tiempo, las aves especialistas relacionadas con el hábitat forestal disminuyeron su abundancia drásticamente bajo la influencia antropogénica (Vázquez-Reyes et al., 2017). *Ortalis poliocephala* y *Ara militaris*, ambas dependientes de la estructura y recursos del bosque maduro (Gurrola, 2002; Contreras-González et al., 2009), disminuyeron su abundancia en el crecimiento secundario y estuvieron completamente ausentes en los asentamientos humanos, aún cuando todos los asentamientos humanos están inmersos dentro de la matriz forestal. El Carpintero pico plateado, *Campephilus guatemalensis*; que depende de árboles grandes del bosque tropical para excavar sus nidos (Monterrubio-Rico y Escalante, 2006) sólo se registró en el bosque conservado. En el bosque de encino, *Trogon mexicanus* y *Lepidocolaptes leucogaster* son ejemplos de aves dependientes de la estructura del hábitat maduro (Ramírez-Bastida et al., 2015) ausentes en los poblados.

Cynanthus sordidus y *Peucaea humeralis* son especies endémicas muy abundantes en los ambientes más antropizados. Esto se contrapone con la suposición de que las especies de distribución restringida son más vulnerables a la perturbación. Es posible que estas aves sean exitosas porque los bosques estacionales donde evolucionaron son altamente variables, moldeando así la plasticidad ecológica necesaria para soportar la perturbación (Reif et al., 2006). Adicionalmente, este resultado indica la problemática de hacer inferencias ecológicas basadas solamente con la incidencia e identidad taxonómica, limitando la posibilidad de entender los patrones de respuesta de las comunidades (Luck et al., 2012).

El patrón de aumento de especies granívoras generalistas y pérdida de frugívoras especialistas forestales es una respuesta común ante la intensificación de actividades antrópicas que afecta tanto la identidad taxonómica (Chace y Walsh 2006; Aronson et al., 2014; Lepczyk et al., 2017) como la funcionalidad ecológica de las avifaunas (DeVictor et al., 2008; Le Viol et al., 2012; Şekercioğlu, 2012; Bregman et al., 2014). Además, la incidencia de *P. domesticus* y *Columba livia* dentro de los asentamientos humanos es distintiva de los ambientes intensamente antropizados (MacGregor-Fors et al., 2010; Lepczyk et al., 2017). Estas aves exóticas originarias de Europa y transportadas por el humano (Hulme, 2009; Dyer et al., 2017) están vinculadas estrechamente con la erosión de diversidad β en la región (Blair, 2001; Vázquez-Reyes et al., 2017).

Éxito de estrategias ruderales como mecanismo subyacente. En los ambientes bajo perturbación antropogénica, la disponibilidad de recursos alimenticios, refugio y reproducción son determinados por las actividades humanas (Chace y Walsh, 2006; Aronson et al., 2016). Este escenario favorece tanto a las aves generalistas como a mayor plasticidad ecológica (Sol et al., 2014; Püttker et al., 2015; Gámez-Virués et al., 2015; Paz-Silva et al., 2016). Los cambios taxonómicos que detectamos a través del gradiente de perturbación señalan que las aves tienen éxito ecológico diferencial en función de los patrones de covariación de atributos, es decir, su estrategia ecológica (Keddy, 1992; Shipley, 2010). Esto puede indicar la incidencia de procesos selectivos de filtraje ambiental moldeando la composición y estructura de las comunidades, lo que concuerda con otros estudios en ambientes antropizados (Kark et al., 2007; Tschardt et al., 2008; Barnagaud et al., 2011; Evans et al., 2011; Leveau, 2013; Newbold et al., 2013; Newbold et al., 2014; Boyer y Jetz, 2014; Burivalova et al., 2015; Kraft et al., 2015; Morante-Filho et al., 2015; Paz Silva et al., 2016).

En nuestro trabajo, el filtraje ambiental disminuyó la representación de los atributos asociados con ciclos de vida largos y desarrollo lento (PC1) en función de la intensificación de la actividad humana. En el bosque tropical, las aves con mayor masa corporal, ciclos de vida largos y desarrollo lento fueron afectadas negativamente al aumentar la intensidad de las actividades humanas, posiblemente por cambios en las condiciones y disponibilidad de recursos (Newbold et al., 2013; Newbold et al., 2014). En el bosque de encino, el PC1 no fue significativo, posiblemente porque la avifauna de estos bosques no tiene aves de masa corporal y tiempos de desarrollo grandes que cambien el patrón que generan las especies pequeñas con ciclos de vida cortos (Ramírez-Bastida et al., 2015). Por otro lado, el filtraje ambiental favoreció atributos de alta asignación reproductiva y plasticidad ecológica con la intensificación de la influencia humana (PC2). Un ejemplo es *Molothrus aeneus* que tiene un tamaño de puesta excepcionalmente grande (hasta 40 huevos) debido a que es un parásito de nido que invierte energía en la puesta, pero no en cuidado parental (del Hoyo et al., 2017). *Columba livia* y *Passer domesticus* tienen alta plasticidad en el uso oportunista de recursos de anidamiento. La plasticidad ecológica y conductual está vinculada con el éxito ecológico de las aves bajo perturbación antropogénica (Bonier et al., 2007; Cassey, 2002; Sol et al., 2005; Sol et al., 2012; Sol et al., 2017). Estos patrones de covariación son similares a la estrategia ruderal de las plantas exitosas en ambientes perturbados: ciclos de vida con rápido

desarrollo, alta asignación reproductiva y plasticidad ecológica en la adquisición de nutrientes (Grime, 1977; Grime y Pierce, 2012; Palma et al., 2016).

Consecuencias y perspectivas. Los cambios comunitarios derivados de los procesos de filtraje ambiental por actividades humanas pueden tener repercusiones importantes en la integridad ecosistemas. Esto se debe a que las aves están vinculadas con procesos que regulan el funcionamiento del ecosistema forestal: polinización, dispersión de semillas, reciclaje de nutrientes, control de poblaciones y provisión de recursos específicos de anidamiento para otras especies (Şekercioğlu 2004; 2006; Sodhi et al., 2011; Luck y Smallbone, 2011; Bregman et al., 2014). Se ha sugerido que el filtraje ambiental puede causar la erosión de diferencias entre biotas originalmente contrastantes (McGill et al., 2015; Püttker et al., 2015) y nuestra evaluación aporta evidencia de filtraje ambiental seleccionando estrategias ruderales en comunidades de aves sujetas a escenarios de homogeneización biótica (Vázquez-Reyes et al., 2017). Futuras evaluaciones basadas en el marco teórico de la teoría de estrategias adaptativas ayudarán a comprender mejor los mecanismos ecológicos asociados con las modificaciones antropogénicas en comunidades animales (Hodgson, 1991; Grime y Pierce, 2012) y permitirán mejorar el marco predictivo sobre su estructura y funcionamiento (Shipley, 2010; Grime y Pierce, 2012; Pierce et al., 2017).

Agradecimientos

Este trabajo es parte de los requisitos para la obtención del grado doctoral de LDV-R en el Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; quien contó con una beca de CONACyT (220265) para la realización de sus estudios. El trabajo de campo fue financiado por el Proyecto CONACyT 152060-B, asignado a AGN-S. Agradecemos a las autoridades de Papalutla, Xixila, Mezquitlán, and Tomatepec por las facilidades recibidas para la realización del trabajo de campo. J. Esteban, E. Rosendo, y E. Sánchez brindaron valiosa ayuda como guías en el trabajo de campo. A. Gordillo-Martínez, V.H. Jiménez-Arcos, S. Santa Cruz-Padilla (Naturam Sequi A.C.) y R. Saldaña-Cervantes (Biosphera Picture A.C.) brindaron valioso apoyo logístico para la realización del trabajo de campo. E. Vega brindó valiosos comentarios y sugerencias para realizar el análisis de datos. C.R. Gutiérrez-Arellano ayudó en la preparación del mapa de la zona de estudio. E. Pérez-García, E. del Val de Gortari, K. Renton, I. MacGregor-Fors y P. Ramírez-Bastida aportaron valiosas críticas al manuscrito.

Referencias.

Almazán-Núñez, R. C., Eguiarte, L. E., Arizmendi, M. C. y Corcuera, P. (2016). *Myiarchus* flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in a Mexican dry forest. *PeerJ* 4: e2126; DOI 10.7717/peerj.2126

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.

Aronson, M. F. J., Nilon, C. H., Lepczyk, C. A., Parker, T. S., Warren, P. S., Cilliers, S. S., Goddard, M. A., Hahs, A. K., Herzog, C., Katti, M., La Sorte, F. A., Williams, N. S. G. y Zipperer, W. (2016). Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology* 97: 2952–2963. doi:10.1002/ecy.1535

Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J. L., Kuhn, I., Macgregor-Fors, I., McDonnell, M., Mortberg, U., Pysek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., Winter, M. (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133330. doi: 10.1098/rspb.2013.3330

Atanasov, A.T. (2008) The near to linear allometric relationship between the total metabolic energy per life span and the body mass of aves. *Journal of animal and Veterinary Advances* 7, 425-432.

Barnagaud, J. Y., Devictor, V., Jiguet, F., Archaux, F. (2011). When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography* 20: 630-640. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00629.x

Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L. A., Ortega-Álvarez, R. y Calderón-Parra, R. (2015). *Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes*. CONABIO, México D.F.

Blair, R. B. (2001). Creating a Homogeneous Avifauna. In Marzluff, J. M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 459-486). UK: Kluwer Academic Publishers.

- Bonier, F., Martin, P. R. y Wingfield, J. C. (2007). Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters* 3: 670-673.
- Boyer, A. G. y Jetz, W. (2014). Extinctions and the loss of ecological function in island bird communities. *Global Ecology and Biogeography* 23: 679–688.
- Bregman TP, Şekercioğlu CH, Tobias JA (2014) Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation *Biological Conservation* 169:372-383 doi:10.1016/j.biocon.2013.11.024
- Burivalova, Z., Lee, T.M., Giam, X., Şekercioğlu, Ç.H., Wilcove, D.S. y Koh, L.P. (2015). Avian responses to selective logging shaped by species traits and logging practices. *Proceeding of the Royal Society of London B* 282: 20150164.
- Cadotte M.W., Carscadden K. y Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087 doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Carey, J.R. and Judge, D.S. (2000) *Longevity Records: Life Spans of Mammals, Birds, Amphibians, Reptiles, and Fish*. Odense University Press.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M. y Fahring, L. (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.
- Casanoves, F., Pla, L., y Di Rienzo, J.A. (2011). *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. CATIE, Costa Rica
- Cassey, P. (2002). Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 465–480.
- Ceballos G, García A, Salazar I, Espinoza E (2010) Conservación de los vertebrados: patrones de distribución, endemismo y vulnerabilidad. In: Ceballos G, Martínez L, García A, Espinoza E, Bezaury-Creel J, Dirzo R (eds) *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. CONABIO - Fondo de Cultura Económica, México, pp 369-386.

- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. y Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253.
- Colwell, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.1 <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A., Soberanes-González, C. A., Valiente-Banuet, A. y Arizmendi, M. C. 2009. Feeding ecology of Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central México. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 384-391.
- Corcuera, P., J. E. L. Butterfield. (1999). Bird communities of dry forests and oak woodland of western México. *Ibis* 141: 240-255.
- Corlett, R. T. (2015). The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 36-41. doi: 10.1016/j.tree.2014.10.007
- Croci S, Butet A, Clergeau P (2008) Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits? *The Condor* 110:223-240 doi:10.1525/cond.2008.8409.
- Chace J.F., y Walsh, J.J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74:46-69 doi:10.1016/j.landurbplan.2004.08.007.
- Chace, J. F. y Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46-69.
- Davey, C. M., Chamberlain, D. E., Newson, S. E., Noble, D. G., Johnston, A. (2012). Rise of the generalists: evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography* 21: 568-578. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00693.x
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. y de Juana, E. (2017). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. recuperado el 1 de marzo, 2017 de <http://www.hbw.com/>
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514. doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x

Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F.A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, M. R. Zak. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.

Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., Ceballos, G. (2011). Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Island Press. Washington.

Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B. y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.

Dunning, J.B. (2008) CRC Handbook of Avian Body Masses. CRC Press, Taylor y Francis Group.

Dyer, E.E., Cassey, P., Redding, D.W., Collen, B., Franks, V., Gaston, K.J., Jones, K. E., Kark, S., Olme, D. L. y Blackburn, T. M. (2017). The Global Distribution and Drivers of Alien Bird Species Richness. *PLoS Biology* 15(1): e2000942. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000942>

Evans, K.L., Chamberlain, D.E., Hatchwell, B.J., Gregory, R.D. y Gaston, K.J. (2011) What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17: 32-44 doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02247.x.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. y Martin, J.L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14: 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x

Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. y DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.

Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N. K., Klein, A.M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C. N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T. y Westphal, C. (2015).

Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications* 6: 8568. doi:10.1038/ncomms9568

González-Salazar, C. (2014). La estructura de los ensamblajes de especies en el espacio y tiempo. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 148 pp.

Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

Grime, J.P. y Pierce, S. (2012). *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-BlackWell, Oxford.

Gurrola, H. M. A. 2002. *Ortalis poliocephala* (Wagler 1830) Chachalaca. En Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. y Quesada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*: 331-335. México: Instituto de Biología, UNAM.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4.

Hodgson, J. G. (1991). The use of ecological theory and autecological datasets in studies of endangered plant and animal species and communities *Pirineos* 138: 3-28.

Howell, S. N. G., S. Webb. (1995). A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. E.U.A.

Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46: 10-18.

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

Janzen, D. H. (1988). Tropical Dry Forests: The Most Endangered Major Tropical Ecosystem. In: Wilson, E.O. y Peter, F. M. (eds.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington D.C., pp 130-138.

JMP (2010). Version 9. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2010.

- Kaiser, H. F. (1958). The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika* 23: 187-200.
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. y Boucher, T. (2007). Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare. *Science* 316: 1866-1869.
- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A. y Banker, E. (2007). Living in the city: can anyone become an 'urban exploiter'?. *Journal of Biogeography* 34: 638–651. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01638.x
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R., Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecology Letters* 15: 963-970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
- Karr, J. R. (1976). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *The American Naturalist* 110: 973-994.
- Karr, J. R. y Roth, R. R. (1971). Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *The American Naturalist* 105: 423-435.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 323-364). CONABIO, México.
- Komar, O. (2002). En las listas faunísticas, no todas las especies son iguales: las aves de El Salvador como un ejemplo. In Gómez de Silva, H. y Oliveras de Ita, A. (eds) *Conservación de aves. Experiencias en México*: 408. México: CIPAMEX.
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S. y Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599. doi:10.1111/1365-2435.12345
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. 2ª edición. Addison Wesley Longman. E.U.A.

- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindstrom, A., Pearce-Higgins, J. W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V. (2012). More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biology Letters* 8: 780-782. doi: 10.1098/rsbl.2012.0496
- Lee, P. Y. y Rotenberry, J. T. (2005). Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *Journal of Biogeography* 32: 1139-1150.
- Lee, S. M., Chao, A. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics* 50: 88–97.
- Lepczyk, C. A., La Sorte, F. A., Aronson, M. F. J., Goddard, M. A., MacGregor-Fors, I., Nilon, C. H. y Warren, P. S. (2017). Global Patterns and Drivers of Urban Bird Diversity. en *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. pp 13-33. Murgui, E. y Hedblom, M. (eds). Springer.
- Leveau, L. M. (2013). Bird traits in urban–rural gradients: how many functional groups are there? *Journal of Ornithology* 154: 655-662
- Luck, G.W. y Smallbone, L.T. (2011) The impact of urbanization on taxonomic and functional similarity among bird communities. *Journal of Biogeography* 38:894-906 doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02449.x.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S. y Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065-1076 doi:10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x.
- MacArthur, R. H. y MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MacGregor-Fors, I. y Payton, M. E. (2013). Contrasting Diversity Values: Statistical Inferences Based on Overlapping Confidence Intervals. *PLoS ONE* 8(2): e56794. doi:10.1371/journal.pone.005
- MacGregor-Fors, I., Morales-Pérez, L., Quesada, J. y Schondube, J.E. (2010). Relationship between the presence of House Sparrows (*Passer domesticus*) and Neotropical bird community structure and diversity. *Biological Invasions* 12:87-96. doi:10.1007/s10530-009-9432-5.

- Macgregor-Fors, I., Schondube, J. E. (2011). Use of Tropical Dry Forests and Agricultural Areas by Neotropical Bird Communities. *Biotropica* 43: 365-370.
- Macgregor-Fors, I., Schondube, J. E. (2012). Urbanizing the wild: shifts in bird communities associated to small human settlements. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 477-486.
- Macgregor-Fors, I., Vázquez, L., Vega-Rivera, J. H. y Schondube, J. E. (2009). Non-exotic invasion of Great-tailed Grackles *Quiscalus mexicanus* in a tropical dry forest reserve. *Ardea* 97: 367-369.
- MacNally, R. C. (1990). The roles of floristics and physiognomy in avian community composition. *Australian Journal of Ecology* 15: 321-327.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Wiley-Blackwell.
- Maya-Elizarrarás, E. y Schondube, J. E. (2015a). Birds, Cattle, and Bracken Ferns: Bird Community Responses to a Neotropical Landscape Shaped by Cattle Grazing Activities *Biotropica* 47: 236-245.
- Maya-Elizarrarás, E. y Schondube, J. E. (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 doi:10.1016/j.foreco.2014.09.024.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
- McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. y Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 104-113.
- McKinney, M. L. (2003). Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 495-516. doi:10.1146/annurev.ecolsys.28.1.495
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11: 161-176.

- McKinney, M.L., Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
- Meza, L. y López-García, J. (1997). Vegetación y mesoclima de Guerrero. *Estudios Florísticos en Guerrero. no. 1*. México: Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mills, G. S., Dunning Jr., J. B., y Bates, J. M. (1991). The relationships between breeding bird density and vegetation volume. *The Wilson Bulletin* 103: 468-479.
- Monterrubio-Trejo, T. C. y Escalante-Pliego, P. (2006). Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128: 67-78.
- Morante-Filho, J., Arroyo-Rodríguez, V. y Faria, D. (2015). Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology* 85: 240-250.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 476-495.
- Newbold, T., Scharlemann, J. P., Butchart, S. H., Şekercioğlu, C. H., Alkemade, R., Booth, H., Purves, D. W. (2013). Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceeding of The Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122131. doi: 10.1098/rspb.2012.2131
- Newbold, T., Scharlemann, J. P., Butchart, S. H., Şekercioğlu, C. H., Joppa, L., Alkemade, R. y Purves, D. W. (2014). Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*: 23: 1073–1084.
- North American Bird Conservation Initiative. (2016). El Estado de las Aves de Norteamérica 2016. Environment and Climate Change Canada: Ottawa, Ontario. www.es.stateofthebirds.org
- Palma, E., Catford, J. A., Corlett, R. T., Duncan, R. P., Hahs, A. K., McCarthy, M. A., McDonnell, M. J., Thompson, K., Williams, N. S. G. y Vesk, P. A. (2016). Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 39: 001–012. doi:10.1111/ecog.02516

Paz-Silva, C., Sepulveda, R. D. y Barbosa, O. (2016). Nonrandom filtering effect on birds: species and guilds response to urbanization. *Ecology and Evolution* 6: 3711-3720.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., Buffa, G., Nyakunga, O. C., Reich, P. B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R. M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N. P. U., Chapin, F. S., Cornwell, W. K., Fang, J., Fernandes, G. W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F. P. L., Slaviero, A., Tabarelli, M. y Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444–457. doi:10.1111/1365-2435.12722

Püttker, T., de Arruda Bueno, A., Prado, P. I. y Pardini, R. (2015). Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos* 124: 206–215. doi:10.1111/oik.01018

Ralph, C. R., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. California: US Forest Service.

Ramírez-Bastida, P., Vázquez, L. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2015). Aves de los encinares mexicanos: riqueza específica, endemismo y relaciones faunísticas. en *Encinos de México (Quercus, Fagaceae) 100 especies*. (pp. 91-128). Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E. y Rubio-Licona, L. E. (eds). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México.

Ramos-Ordoñez, M. F. y Arizmendi, M. C. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75: 757-762.

Reif, J., Hořák, D., Sedláček, O., Riegert, J., Pešata, M., Hrázský, Z., Janeček, Š. y Storch, D. (2006). Unusual abundance–range size relationship in an Afrotropical bird community: the effect of geographical isolation? *Journal of Biogeography* 33: 1959-1968.

Rueda-Hernandez, R., MacGregor-Fors, I. y Renton, K. (2015). Shifts in resident bird communities associated with cloud forest patch size in Central Veracruz, Mexico. *Avian Conservation and Ecology* 10: 2. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00751-100202>

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México. 1a edición digital*. México: CONABIO.

Salgado-Negret, B. y Paz, H. (2015). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. en: Salgado-Negret, B. (ed.) *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. pp 12-35. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia,

Sánchez-Colón, S., Flores Martínez, A., Cruz-Leyva I. A. y Velázquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 75-129). CONABIO, México.

Secretaría de Economía. (2017a). Títulos de exploración minera expedidos en el mes de noviembre de 2006.

Şekercioğlu C. H., Daily, G. C. y Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:18042-18047 doi:10.1073/pnas.0408049101.

Şekercioğlu, C. H. (2012). Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *Journal of Ornithology* 153: 153-161.

Şekercioğlu, C.H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21:464-471 doi:10.1016/j.tree.2006.05.007.

Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.

Snow, D. W. y Lill, A. (1974). Longevity records for some neotropical birds. *The Condor* 76: 262-267.

Sodhi, N. S., Sekercioğlu, C. H., Barlow, J. y Robinson, S. K. (2011). *Conservation of tropical birds*. Wiley-Blackwell U.K.

Sol, D., Bartomeus, I. y Griffin, A. S. (2012). The paradox of invasion in birds: competitive superiority or ecological opportunism? *Oecologia* 169: 553-564.

Sol, D., Duncan, R., Blackburn, T. M., Cassey, P. y Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 5460-5465.

Sol, D., González-Lagos, C., Lapiedra, O., Díaz M. (2017). Why are exotic birds so successful in urbanized environments? en *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. pp 75-90. Murgui, E. y Hedblom, M. (eds). Springer.

Sol, D., Gonzalez-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., Lapiedra, O. (2014). Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology Letters* 17: 942-950 doi:10.1111/ele.12297.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds. Ecology and conservation*. Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, D. K. Moskovits (editores). The University of Chicago Press. E.U.A.

Tacutu, R., T. Craig, A. Budovsky, D. Wuttke. G. Lehmann, D. Taranukha, J. Costa. V. E. Fraifeld y J. P. de Magalhaes. (2013). Human Ageing Genomic Resources: Integrated databases and tools for the biology and genetics of ageing. *Nucleic Acids Research* 41: D1027-D1033.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P. y Tylianakis, J. M. (2008). Landscape Constraints on Functional Diversity of Birds and Insects in Tropical Agroecosystems. *Ecology* 89: 944-951.

United States Geological Survey. (2014). *Longevity records of North American birds*. Patuxent Wildlife Research Center. http://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/longevity_main.cfm.

Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization in resident bird communities in Neotropical seasonal forests. *The Condor* 119: 275-288. doi: <http://dx.doi.org/10.1650/CONDOR-16-116.1>

Vega-Rivera, J. H., Arizmendi, M. C. y Morales-Pérez, L. (2010). Aves. en *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 145-164). Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J., Dirzo, R. (eds.). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). *Let the concept of trait be functional!* *Oikos* 116: 882-892 doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco y J., Melillo, J.M. (1997). *Human Domination of Earth's Ecosystems Science* 277: 494-499 doi:10.1126/science.277.5325.494

Wilson, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.

Tablas

Tabla 1. Atributos funcionales considerados en el análisis. Se anota con numerales las fuentes de datos consultadas: 1) Atanasov, 2008; 2) Carey y Judge, 2000; 3) del Hoyo et al., 2017; 4) Dunning, 2008; 5) González-Salazar et al., 2014; 6) Howell y Webb, 1995; 7) Snow y Lill, 1974; 8) Stotz et al., 1996; 9) Tacutu et al., 2013; 10) USGS, 2014.

Tabla 2. Variación de las medias ponderadas para los atributos considerados en las comunidades de aves del gradiente de perturbación antropogénica de los bosques estacionales del Alto Balsas. Se indican los resultados del PERMANOVA, así como los resultados de las pruebas post-hoc (corrección de Bonferroni). Los resultados significativos se indican con negritas, los superíndices indican el nivel de significancia: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Tabla 3. Eigenvalores de los componentes rotados (rotación Varimax) de los dos componentes principales en el PCA de los atributos considerados para las comunidades de aves en: a) bosques tropicales caducifolios y b) bosques de encino del Alto Balsas.

Tabla 4. Variación en la representación de los patrones de covariación de atributos (valores del PCA multiplicados por la abundancia relativa de las especies) en las comunidades de aves del gradiente de perturbación antropogénica de los bosques estacionales del Alto Balsas. Los resultados significativos se indican con negritas, los superíndices indican el nivel de significancia: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Tabla 1

Categoría	Atributo	Descripción del atributo	Justificación	Fuente
Historia de vida	Tamaño corporal	Masa en gramos.	Determina tasa metabólica, capacidad de desplazamiento, forrajeo, longevidad, rango hogareño. Aves de mayor tamaño tienen requerimientos ecológicos asociados a ambientes conservados, además se relaciona con el uso de recursos del bosque conservado.	3, 4,
	Tamaño de puesta	Huevos por nidada.	Aves con baja fecundidad y reclutamiento son más vulnerables en ambientes cambiantes y perturbados.	3
	Tiempo de incubación	Días de desarrollo del embrión.	Mayores tiempos de incubación están asociados con aves de metabolismo más lento, usualmente especialistas en el uso de recursos asociados con ambientes conservados. La perturbación en el hábitat pueden limitar el éxito reproductivo de especies con desarrollo más lento.	3
	Edad de salida del nido	Días que tarda en abandonar el nido el polluelo.	Mayores tiempos para abandonar el nido se relacionan con un metabolismo más lento, usualmente especialistas en el uso de recursos asociados con ambientes conservados.	3
	Longevidad	Esperanza de vida en años.	La longevidad de las aves se correlaciona con metabolismos lentos, suelen ser aves poco adaptables a cambios ambientales	1, 2, 3, 7, 9, 10
Plasticidad ecológica	Índice de plasticidad de dieta	Índice de cuantificación proporcional de los tipos ítems alimenticios generales reportados en la dieta de cada especie (valores de 0.1 a 1); respecto al total de las aves registradas (carnívoro, carroñero, frugívoro, granívoro, insectívoro, insectívoro acuático, nectarívoro, piscívoro, recursos antropogénicos).	Aves con mayor plasticidad en la dieta son más fácilmente adaptables a cambios en el ambiente, además que la plasticidad en la dieta favorece la participación en procesos ecosistémicos	3, 5, 6
	Índice de plasticidad de hábitat	Índice de cuantificación proporcional de los tipos de hábitat usados por la especie (valores de 0.16 a 1), de los representados en la región (bosque de encino conservado, bosque de encino crecimiento secundario, bosque de encino asentamiento humano, bosque tropical conservado, bosque tropical crecimiento secundario, bosque asentamiento humano).	Los organismos con mayor especificidad de hábitat son más susceptibles a cambios ambientales, también determina las interacciones de las aves con el ambiente.	<i>este estudio</i>
	Índice de plasticidad de sustrato de anidamiento	Índice de cuantificación proporcional de los sustratos de anidamiento usados por la especie (valores de 0.083 a 1), respecto al total de las aves registradas (árbol, arbusto, banco de arena, cactus, estructura humana, hierba, pared de roca, raíz de árbol, suelo, termintero, tronco muerto en pie, variable).	Una mayor plasticidad en la selección de sitios y sustratos de anidamiento puede permitir mayor flexibilidad en ambientes sujetos a procesos de perturbación	3, 5, 6, 8

Tabla 2

Hábitat	atributo	PERMANOVA	perm	hábitat conservado	crecimiento secundario	asentamiento humano
Tropical caducifolio	masa_g	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 11.19, p = 0.0002	9999	*** 125.95	50.94	54.84
	tam_puesta	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 10.03, p = 0.0003	9999	3.85	5.47	** 12.11
	t_incub	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 33.59, p = 0.0001	9999	*** 15.75	13.48	13.26
	edad_salida_nido	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 7.147, p = 0.003	9999	** 18.09	13.32	15.03
	longevidad	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 5.905, p = 0.0057	9999	12.11	** 10.3	13
	plast_dieta	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 22.6, p = 0.0001	9999	*** 0.26	0.3	0.32
	plast_habitat	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 15.94, p = 0.0002	9999	0.75	** 0.85	0.79
	plast_sust_anid	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 15.86, p = 0.0001	9999	*** 0.16	* 0.21	** 0.28
Encino	masa_g	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 0.007, p = 0.9923	9999	44.24	43.5	44.5
	tam_puesta	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 1.398, p = 0.2735	9999	3.98	3.91	4.77
	t_incub	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 5.44, p = 0.0086	9999	14.38	13.92	*** 13.57
	edad_salida_nido	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 3.716, p = 0.0388	9999	17.7	16.86	* 15.73
	longevidad	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 0.0983, p = 0.9051	9999	10.49	10.26	10.58
	plast_dieta	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 17.77, p = 0.0001	9999	0.21	0.23	** 0.3
	plast_habitat	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 13.78, p = 0.0001	9999	0.6	0.66	** 0.8
	plast_sust_anid	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 39.37, p = 0.0001	9999	0.14	0.15	*** 0.22

Tabla 3.

	Bosque tropical caducifolio (56.8%)		Bosque de encino (52.3%)	
	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2
varianza explicada	35.5%	21.3%	29.4%	22.9%
masa	0.792527	0.041539	0.743704	0.156238
tamaño puesta	-0.022860	0.848329	-0.029735	0.793511
tiempo incubación	0.756967	-0.273015	0.767841	-0.306796
edad salida nido	0.870414	-0.012794	0.826528	-0.083100
longevidad	0.822198	0.171965	0.647154	0.296382
plasticidad dieta	-0.041405	0.217485	-0.197874	0.386345
plasticidad hábitat	-0.417207	0.357451	0.057686	0.443656
plasticidad sustrato anidamiento	0.159051	0.837189	0.256925	0.803189

Tabla 4.

Hábitat	atributo	PERMANOVA	permutaciones	hábitat conservado	crecimiento secundario	asentamiento humano
Tropical caducifolio	ab rel x PCA1	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 16.26, p = 0.0001	9999	* -0.18	*** -0.93	* -0.75
	ab rel x PCA2	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 13.03, p = 0.0001	9999	** 0.07	* 0.70	* 2.15
Encino	ab rel x PCA1	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 1.392, p = 0.263	9999	-0.19	-0.28	0.01
	ab rel x PCA2	<i>pseudo</i> F _(2,31) = 40.17, p = 0.0001	9999	* -0.13	* 0.09	*** 1.06

Figuras

Figura 1. Bosque tropical caducifolio y bosque de encino en el noreste de Guerrero, Mexico. Las áreas anaranjadas indican la localización de los parches de bosque tropical (TDF), mientras las áreas verdes indican los parches de bosque de encino (OF). “p” = bosque conservado; “sg” = crecimiento secundario; y “hs”= asentamientos humanos. Las líneas grises representan curvas de nivel.

Figura 2. Cambios en la riqueza específica de aves a través del gradiente de perturbación antropogénica en: a) bosque tropical caducifolio y b) bosque de encino en el Alto Balsas. Las barras de error muestran los intervalos de confianza al 84%, que representan diferencias estadísticamente significativas y las líneas punteadas señalan estas diferencias.

Figura 3. Curvas de rango abundancia (promedio de individuos por punto de conteo) de las comunidades de aves registradas en el gradiente de perturbación antropogénica en el Alto Balsas. Bosque tropical en la fila superior, bosque de encino en la fila inferior; de izquierda a derecha, bosque conservado, crecimiento secundario y asentamientos humanos. Las líneas punteadas en gris indican la pendiente del ajuste lineal para cada una de las curvas. Las letras indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0.05$) en la pendiente de las curvas.

Figura 4. Gráficas biplot del PCA de los atributos considerados para las comunidades de aves en el gradiente de perturbación antropogénica en el Alto Balsas. a) bosque tropical caducifolio; b) los bosques de encino.

Figura 1.

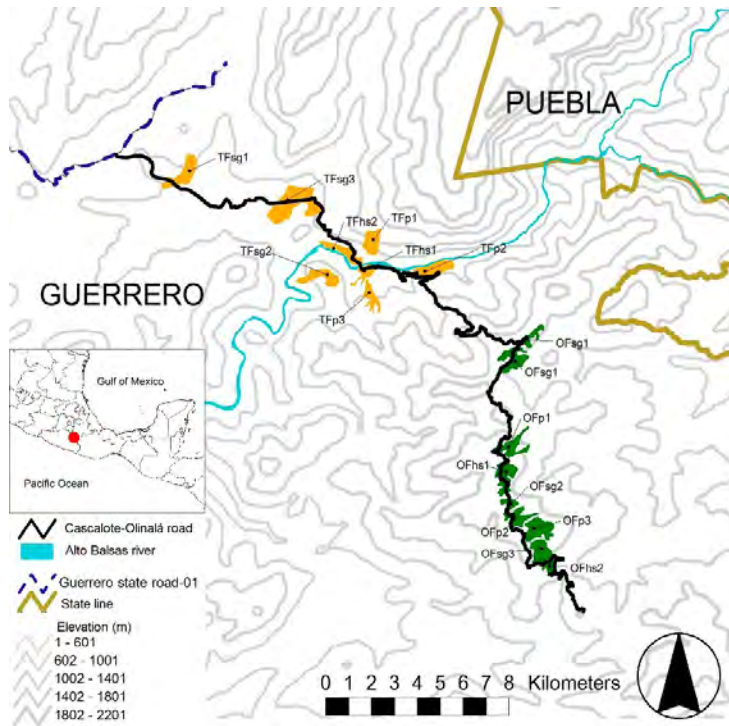


Figura 2.

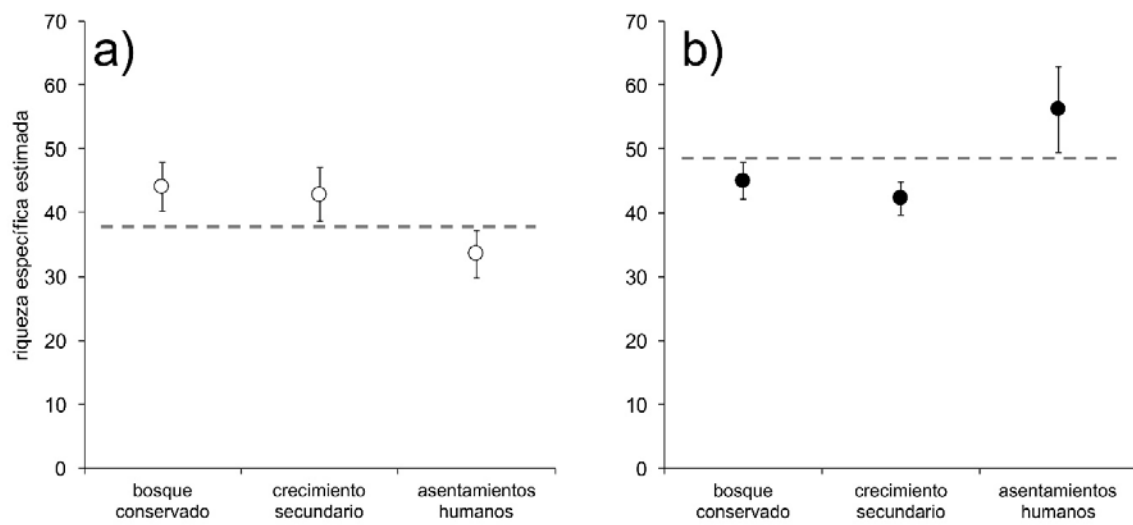


Figura 3.

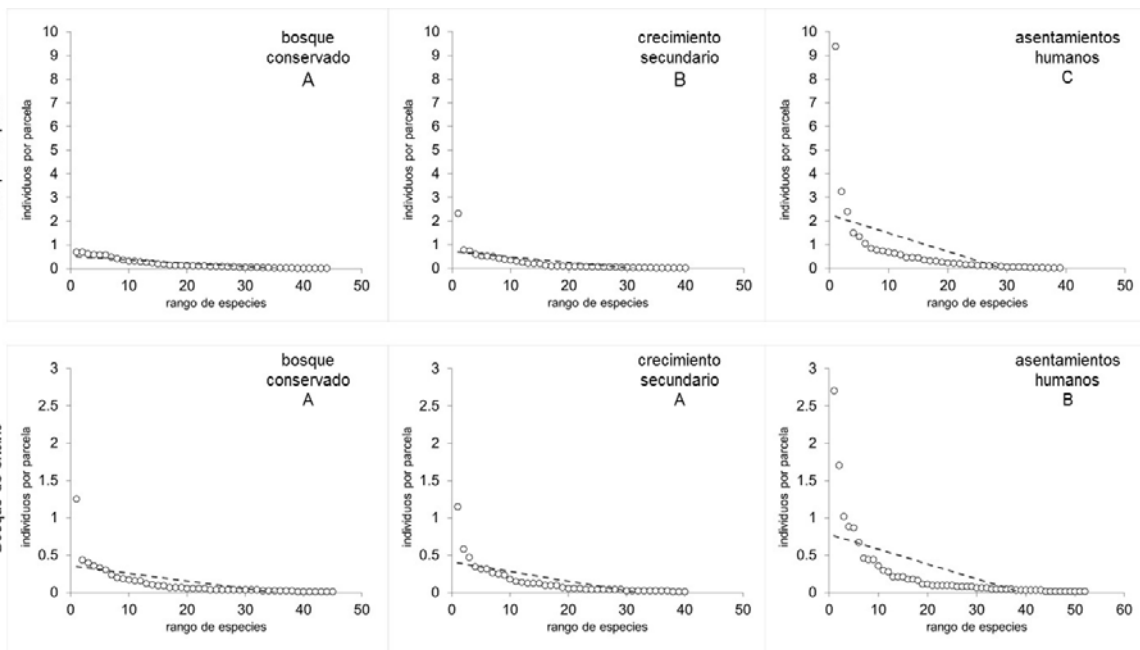
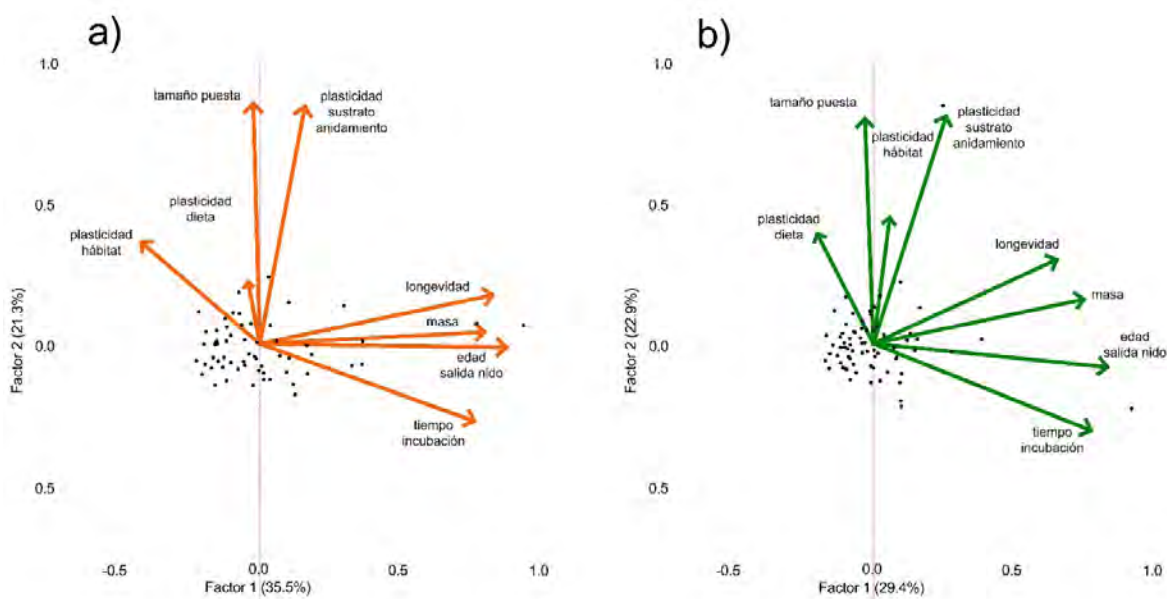


Figura 4.



ANEXO 1. Inventario taxonómico de las aves residentes registradas en el gradiente de perturbación antropogénica de los bosques estacionales del Alto Balsas de Guerrero. El arreglo taxonómico responde a los criterios de la AOU. Se señala con superíndices delante del nombre científico: ^{ex} = especies exóticas; ^{end} = endémicas; ^{near end} = cuasi y semiendémicas, y se incluyen los nombres comunes en español e inglés (Berlanga et al. 2015). Se indica el valor de abundancia (ind. por parcela) y se indican los valores de los atributos para cada una de las especies registradas. Tc = Bosque tropical conservado, Ts = Bosque tropical secundario, Th = Bosque tropical asentamientos humanos, Ec = Bosque de encino conservado, Es = Bosque de encino secundario, Eh = Bosque de encino asentamientos humanos.

Taxa	nombre común español / inglés	Tipo de hábitat y gradiente de perturbación						Atributos de historia de vida				Atributos de plasticidad ecológica			
		Tc	Ts	Th	Ec	Es	Eh	masa (g)	tamaño puesta	incubación (días)	salida del nido (días)	longevidad (años)	dieta	hábitat	sustrato anidamiento
GALLIFORMES															
Cuculidae															
<i>Oryzopsis poliocephala</i> ^{end}	Chachalaca Pallida West Mexican Chachalaca	0.49	0.03		0.03	0.03		760	2.5	23.5	1	8.8	0.11	0.67	0.08
Odonophoridae															
<i>Philorhynchus fasciatus</i> ^{end}	Codomiz Barrada Banded Quail		0.08					130.5	5.5	22	1	7	0.22	0.33	0.08
COLUMBIFORMES															
Columbidae															
<i>Columba livia</i> ^{ex}	Paloma Doméstica Rock Pigeon			0.75		0.36		354.5	2	17.5	36	20.5	0.22	0.50	0.33
<i>Columbina inca</i>	Tortolita Cola Larga Inca Dove	0.12	0.53	2.4	0.05	0.24	2.7	45	2	14	14	7.8	0.33	1.00	0.25
<i>Columbina passerina</i>	Tortolita Pico Rojo Common Ground-Dove	0.26	0.6	0.22	0.07	0.13	0.05	37	2	13.5	11	7.2	0.22	1.00	0.17
<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma Arroyera White-tipped Dove	0.37	0.01	0.04	0.16	0.1	0.02	195	2	14	13.5	8.6	0.22	1.00	0.17
<i>Zenaidura macroura</i>	Paloma Alas Blancas White-winged Dove	0.29	0.07	0.13	0.17	0.35	0.16	156	2	14	14.5	21.8	0.22	0.67	0.08
CUCULIFORMES															
Cuculidae															
<i>Piaya cayana</i>	Huilota Común Mourning Dove	0.01	0.21	0.16	0.03	1.02		119	2	14.5	13	19.3	0.33	0.50	0.33
<i>Morococcyx erythropygus</i>	Cuchillo Canelo Squirrel Cuckoo	0.05	0.07		0.04	0.03		102	2.5	18	8	8	0.22	0.67	0.17
<i>Geococcyx velox</i>	Cuchillo Terrestre Lesser Ground-Cuckoo	0.13	0.01					64.6	2	18	8	8	0.22	0.50	0.08
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Correcaminos Tropical Lesser Roadrunner		0.01			0.02		180	3	17.5	18	9	0.22	0.50	0.17
CAPRIMULGIFORMES															
Caprimulgidae															
<i>Caprimulgus vociferans</i>	Garrapatero Pijuy Groove-billed Ani			0.45		0.18		82.2	3.5	13.5	10	8	0.33	0.83	0.17

Taxa	nombre común español / inglés	Tipo de hábitat y gradiente de perturbación										Atributos de historia de vida					Atributos de plasticidad ecológica		
		Tc	Ts	Th	Ec	Es	Eh	masa (g)	tamaño puesta	incubación (días)	salida del nido (días)	longevidad (años)	dieta	hábitat	sustrato anidamiento				
<i>Antrostomus ridgwayi</i> APODIFORMES Trochilidae	Tapacaminos Tucuchillo Buff-collared Nighthjar				0.01			50.4	2	20	15	0.11	0.83	0.08					
<i>Heliomaster constantii</i> <i>Chlorostilbon auriceps</i> ^{end} <i>Cyananthus sordidus</i> ^{end} <i>Amazilia beryllina</i> <i>Amazilia violiceps</i> ^{near end} <i>Hylocharis leucotis</i> CATHARTIFORMES Cathartidae	Colibri Picudo Occidental Plain-capped Starthroat Esmeralda Occidental Golden-crowned Emerald Colibri Opaco Dusky Hummingbird Colibri Berillo Berylline Hummingbird Colibri Corona Violeta Violet-crowned Hummingbird Zafiro Orejas Blancas White-eared Hummingbird	0.01				0.02	7.3	2	16.5	17.5	12	0.33	0.33	0.08					
<i>Cathartes aura</i> STRIGIFORMES Strigidae	Zopilote Aura Turkey Vulture				0.01		2006	2	39.5	75	20.8	0.11	1.00	0.33					
<i>Megascops seductus</i> ^{end} <i>Glaucidium gnoma</i> <i>Glaucidium palmarum</i> ^{end} <i>Glaucidium brasilianum</i> TROGONIFORMES Trogonidae	Tecolote del Balsas Balsas Screech-Owl Tecolote Serrano Northern Pygmy-Owl Tecolote Colimense Columa Pygmy-Owl Tecolote Bajeto Ferruginous Pygmy-Owl	0.03			0.05		159.5	4	26	28	20	0.22	0.17	0.25					
<i>Trogon elegans</i> <i>Trogon mexicanus</i> CORACIIFORMES Momotidae	Coa Elegante Elegant Trogon Coa Mexicana Mountain Trogon	0.09	0.03			0.01	45.7	3	28	23	6	0.22	0.33	0.08					
<i>Momotus mexicanus</i> ^{near end} ALCEDINIDAE PICIFORMES Picidae	Momoto Corona Camela Russet-crowned Motmot	0.01			0.05		70.75	3.5	26	28.5	6	0.22	0.33	0.17					
<i>Melanerpes formicivorus</i> <i>Melanerpes chrysogenys</i> ^{end} <i>Melanerpes hypopolius</i> ^{end} <i>Picoides scalaris</i> <i>Campyphilus guatemalensis</i> FALCONIFORMES Falconidae <i>Caracara cheriway</i>	Carpintero Bellotero Acorn Woodpecker Carpintero Enmascarado Golden-cheeked Woodpecker Carpintero del Balsas Gray-breasted Woodpecker Carpintero Mexicano Ladder-backed Woodpecker Carpintero Pico Plateado Pale-billed Woodpecker Caracara Quebrantahuesos	0.14	0.08	0.11	0.4	0.32	0.11	79.5	3	20	34.5	0.33	1.00	0.08					
					0.04		65.8	2.5	19	16	10.7	0.22	0.17	0.17					
							73.25	2.5	19	15.5	10.7	0.22	0.17	0.17					
					0.31	0.32	0.44	79.65	5	11.5	17.2	0.22	0.50	0.17					
		0.7	0.12	0.27	0.06	0.07	67.85	5.5	11.5	31	15	0.22	0.67	0.17					
					0.04		52.4	5.5	11.5	31	15	0.22	0.33	0.08					
		0.03			0.02		32.3	4.5	14	15	10	0.22	0.17	0.17					
		0.01					242	2	20	45	15	0.22	0.17	0.17					
			0.01				1168.5	2	30	90	25.8	0.33	0.50	0.25					

Taxa	Tipo de hábitat y gradiente de perturbación										Atributos de historia de vida					Atributos de plasticidad ecológica		
	Tc	Ts	Th	Th	Ec	Es	Eh	masa (g)	tamaño puesta	incubación (días)	salida del nido (días)	longevidad (años)	dieta	hábitat	sustrato	anidamiento		
PSITTACIFORMES																		
Psittacidae																		
<i>Eupsittula canicularis</i>	0.32		0.47					85	4	30	42	16.2	0.11	0.50	0.17			
<i>Ara militaris</i>	0.24	0.05						1134	2.5	26	96	46	0.11	0.50	0.17			
PASSERIFORMES																		
Furnariidae																		
<i>Lepidocolaptes leucogaster</i> ^{end}					0.04			35.65	2.5	18	17	10.5	0.11	0.17	0.17			
Tyrannidae																		
<i>Camptostoma imberbe</i>	0.08	0.32	0.13	0.04	0.1	0.02	7.9	2.5	15	12	12	5.8	0.22	0.83	0.08			
<i>Myiopagis viridicata</i>				0.01			12.95	2	16	16	16	10	0.22	0.17	0.08			
<i>Xenotriccus mexicanus</i> ^{end}	0.01		0.05	0.07	0.04		13.8	2.5	14	14.5	14.5	8	0.22	0.50	0.08			
<i>Contopus pertinax</i>				0.04	0.03	0.05	28.7	3	16.5	19	19	11.1	0.22	0.50	0.08			
<i>Pyrceophylax rubinus</i>			0.04		0.01	0.08	14.05	2.5	14	14	14	5.5	0.11	1.00	0.25			
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	0.58	0.51	0.05	0.36	0.15	0.02	12.3	3.5	15	13	13	11	0.22	0.50	0.08			
<i>Myiarchus natingi</i>	0.05	0.04	0.02		0.07	0.05	22.45	4	15	15	15	11	0.22	0.67	0.25			
<i>Myiarchus tyrannulus</i>							45.8	4	15	15	15	11	0.22	0.67	0.25			
<i>Pitangus sulphuratus</i>			0.09			0.07	74	3.5	16.5	17.5	17.5	10	0.56	0.50	0.42			
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.04	0.1	0.47	0.03		0.1	36.95	3	16.25	18.5	18.5	10	0.22	0.83	0.08			
<i>Tyrannus crassirostris</i> ^{near end}	0.01	0.03					55.35	4	16	17	17	10	0.22	0.50	0.08			
Vireonidae																		
<i>Vireo hypochryseus</i> ^{end}				0.07	0.03	0.03	12.35	3	14	13.5	13.5	10	0.11	0.50	0.08			
Corvidae																		
<i>Colaptes auratus</i>	0.42	0.26					209.5	4	19	23	23	15.8	0.56	0.33	0.08			
<i>Aphelocoma woodhousei</i>				0.24	0.25	0.02	97.3	2.5	17	20.5	20.5	15.8	0.44	0.33	0.17			
Hirundinidae																		
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>			0.85			0.18	15.5	6	16	19	19	5.9	0.11	0.50	0.33			
<i>Hirundo rustica</i>			0.08	1.35		0.67	16	4.5	14.5	22.5	22.5	16	0.11	0.67	0.17			
Paridae																		
<i>Bacolophus wollweberi</i>				1.25	1.15	0.21	10.65	6	13	16.5	16.5	6.6	0.11	0.50	0.17			
Troglodytidae																		
<i>Catherpes mexicanus</i>	0.05		0.02	0.01	0.04	0.07	13.5	6	16.5	16	16	8	0.11	0.83	0.17			
<i>Camptorhynchus jocosus</i> ^{end}	0.09						26.8	3.5	16	21	21	8	0.11	0.17	0.17			
<i>Phaeocephalus felix</i> ^{end}	0.12		0.02	0.04		0.02	14.35	5	14	13	13	9.2	0.11	0.67	0.08			

Taxa	Tipo de hábitat y gradiente de perturbación										Atributos de historia de vida					Atributos de plasticidad ecológica		
	Tc	Ts	Th	Th	Ec	Es	Eh	masa (g)	tamaño puesta	incubación (días)	salida del nido (días)	longevidad (años)	dieta	hábitat	sustrato anidamiento			
<i>Thryophilus pleurostictus</i>	0.58	0.42	0.04	0.2	0.14	0.08	17.35	3.5	14	13	9.2	0.11	1.00	0.17				
Poliptilidae																		
Happy Wren																		
Saltipared Barrado																		
Banded Wren																		
<i>Poliptila albiviridis</i>	0.09	0.07	0.16	0.03	0.03	0.08	7.35	4	14.5	14	8	0.11	1.00	0.17				
Regulidae																		
Perifita Pispirria																		
White-lored Gnatcatcher																		
<i>Cathartes aurantirostris</i>				0.01			31.5	2.5	14	15	10.8	0.22	0.17	0.08				
Orange-billed Nightingale-Thrush																		
<i>Turdus rufopallatus</i> ^{end}	0.03	0.01	0.64				78.5	3	13	12.5	15	0.22	0.50	0.08				
Mirlo Dorso Cuajala																		
Rufous-backed Robin																		
Mimidae																		
Mulato Azul				0.04			63.4	2	13.5	14.5	13	0.22	0.33	0.08				
Blue Mockingbird																		
<i>Melanotis caerulescens</i> ^{end}	0.04																	
Ptilonomatidae																		
Capulinero Gris				0.05	0.13		33.6	2	16.5	24.5	8	0.22	0.33	0.08				
Gray Silky-flycatcher																		
<i>Ptilinopus cinereus</i> ^{near end}																		
Parulidae																		
Mascartita Pico Grueso																		
Gray-crowned Yellowthroat																		
<i>Geothlypis poliocephala</i>	0.04						14.8	3	12	9	11.5	0.11	0.17	0.17				
Chipe Gorra Cuajala																		
<i>Basilentanus raffinons</i> ^{near end}				0.01			11.5	2.5	13	10.5	9	0.22	0.17	0.08				
Rufous-capped Warbler																		
Pavito Alas Blancas				0.44	0.26		9.8	5	13.5	13	6.6	0.11	0.33	0.17				
Painted Redstart																		
<i>Myioborus pictus</i>																		
Thraupidae																		
Semillero Brincador																		
Blue-black Grassquit																		
<i>Volatinia jacarina</i>	0.05	0.11					10	2.5	13	10.5	11	0.22	0.50	0.17				
Semillero de Collar																		
White-collared Seedeater																		
<i>Sporophila torqueola</i>	0.03	0.1	0.58				9.15	3	13	10.5	11.7	0.33	0.67	0.17				
Emberizidae																		
Zacatonero Camelo																		
Rusty Sparrow				0.04			33.55	2.5	12	8.5	7.8	0.22	0.33	0.17				
<i>Aimophila rufescens</i>																		
Zacatonero Corona Canela																		
Rufous-crowned Sparrow				0.04	0.18		18.7	3.5	12	8.5	5.1	0.33	0.67	0.25				
Rascador Nucua Canela																		
<i>Melospiza bicolor</i> ^{end}				0.09	0.03		38	2.5	14	12.5	12	0.22	0.33	0.17				
Rusty-crowned Ground-Sparrow																		
Zacatonero Corona Rayada																		
Stripe-headed Sparrow				0.08	0.38	0.36	28.3	3	11	8.5	7.8	0.22	0.67	0.08				
Zacatonero Pecho Negro																		
Black-chested Sparrow				0.59	2.32	1.05	22	3	11	8.5	7.8	0.33	1.00	0.25				
Cardinalidae																		
Piranga Encinera																		
Hepatic Tanager				0.33	0.13	0.03	34.15	4	11.5	12	10	0.22	0.50	0.08				
<i>Piranga flava</i>																		
Picogordo Amarillo																		
<i>Phaeicatus chrysophephala</i> ^{near end}	0.13			0.04	0.05		77.6	3.5	15	11	9.1	0.33	0.67	0.08				
Blue Grosbeak																		
<i>Phaeicatus melanocephalus</i> ^{near end}				0.04			47.15	3.5	13	12	9.1	0.33	0.50	0.08				
Black-headed Grosbeak																		
Picogordo Azul																		
<i>Passerina caerulea</i>	0.03	0.31		0.03	0.28		27.4	4	11.5	11	10.2	0.33	0.83	0.17				
Blue Grosbeak																		
Colorin Pecho Naranja																		
<i>Passerina leclancheri</i> ^{end}	0.62	0.22	0.05	0.03	0.06		13.55	3.5	14	10	10	0.33	0.83	0.08				
Orange-breasted Bunting																		
Colorin Morado																		
<i>Passerina versicolor</i>	0.2	0.52	0.05	0.01	0.03	0.3	12.9	4	14	10	10	0.33	0.67	0.08				
Varied Bunting																		
Icteridae																		

Taxa	nombre común español / inglés	Tipo de hábitat y gradiente de perturbación										Atributos de historia de vida				Atributos de plasticidad ecológica		
		Tc	Ts	Th	Th	Ec	Es	Eh	masa (g)	tamaño puesta	incubación (días)	salida del nido (días)	longevidad (años)	dieta	hábitat	sustrato anidamiento		
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate Mayor			0.78					169	4	13.5	21.5	12.5	0.78	0.33	0.08		
	Great-tailed Grackle																	
	Tordo Ojos Rojos			9.38					62.9	40	11	11	16.9	0.33	1.00	0.58		
<i>Molothrus aeneus</i>	Bronzed Cowbird	0.12	0.74		0.01	0.46												
	Calandria de Wagler																	
<i>Icterus wagleri</i>	Black-vented Oriole	0.05	0.05	0.2	0.16	0.04	0.21		41.5	3.5	13	14	11	0.33	1.00	0.17		
	Calandria Dorso Rayado																	
<i>Icterus nuntatus</i>	Streak-backed Oriole	0.7	0.78	1.51		0.06	0.44		36.7	3.5	13	14	11	0.33	0.83	0.25		
Fringillidae																		
	Eufonia Gorra Azul																	
<i>Euphonia elegantissima</i>	Elegant Euphonia				0.03	0.03	0.1		15.05	3	16	17	6	0.22	0.50	0.08		
	Pinzón Mexicano																	
<i>Haemorhous mexicanus</i>	House Finch			0.69			0.87		22.25	5	13.5	15.5	11.6	0.33	0.67	0.33		
	Jiguerito Dominicó																	
<i>Spinus psaltria</i>	Lesser Goldfinch	0.21	0.33	0.19	0.58	1.7			9.75	3.5	12.5	14	5.7	0.33	0.83	0.08		
Passeridae																		
	Gorrion Doméstico																	
<i>Passer domesticus</i> ^{es}	House Sparrow			3.25			0.03		27.7	3.5	12.5	15	15.75	0.44	0.50	0.08		

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

La biodiversidad del Alto Balsas tiene un papel fundamental para el patrimonio natural de México. Los procesos de históricos que originaron su relieve e historia evolutiva dan forma a un patrimonio natural de identidad profundamente mexicana (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012; Morrone, 2014; Bertelli et al., 2017). Además de ello, la complejidad ecológica que involucra su relieve provoca procesos de recambio taxonómico que se reflejan en una considerable riqueza de especies a nivel regional (Navarro-Sigüenza et al., 2014). Sin embargo, una amenaza importante afecta a la región: falta de conocimiento. A pesar de la relevancia biogeográfica a nivel regional, no existen estudios específicos acerca de la composición taxonómica, identidad ecológica y efectos adversos del humano sobre la biodiversidad. Como ejemplo, las aves son el grupo faunístico mejor estudiado de México (Navarro-Sigüenza et al., 2014); pero los registros para el Alto Balsas de Guerrero son prácticamente inexistentes, como lo constata el Atlas de las aves de México, la base de datos distribucionales de aves de nuestro país (Navarro-Sigüenza, 2002). Este escenario limita de manera muy importante las posibilidades de conservación para la región.

Desafortunadamente, el patrimonio de biodiversidad regional está severamente amenazado por la perturbación antropogénica. El cambio de uso de suelo que provocan las actividades agropecuarias y el desarrollo de asentamientos humanos ha consumido más del 60% de la cobertura original de sus sistemas forestales (Challenger et al., 2009). La pérdida de hábitat procesos de extinción, amenazando gravemente la riqueza específica de sus biotas (Maass et al., 2010). Aunque en tiempos de escala geológica el Alto Balsas estuvo relativamente aislado del resto del territorio, en la actualidad el transporte y las vías de comunicación mantienen a la región en contacto permanente con el resto del país. Esta conectividad artificial tiene como consecuencia el arribo de invasiones biológicas, que alteran la composición e identidad de la biodiversidad (Aguirre Muñoz et al., 2009; Del Val et al., 2015).

Este contexto plantea una problemática que amenaza la biodiversidad del Alto Balsas. Los procesos de extinciones e invasiones biológicas pueden derivar en un fenómeno más complejo que ha sido reconocido como un componente clave en la crisis global de biodiversidad: la homogeneización biótica (McKinney y Lockwood, 1999; Olden y Rooney, 2006). El objetivo general del trabajo fue estudiar el proceso de homogeneización biótica en el Alto Balsas de Guerrero, usando las comunidades de aves residentes como modelos de estudio para describir sus efectos sobre la biodiversidad.

Como paso inicial, en el Capítulo I planteamos el marco teórico general de la homogeneización biótica, revisando su conceptualización y los mecanismos que lo impulsan, con el objetivo de detonar el desarrollo de estudios acerca de este fenómeno en México. Resultado de esta revisión, fue posible discernir dos mecanismos generales que lo impulsan: filtraje ambiental y aumento de conectividad. Se generó una

propuesta conceptual para modificar el concepto de la homogeneización. Típicamente entendida como aumento de similitud (Rahel, 2002; Olden y Rooney, 2006), esta definición desvincula al fenómeno de su principal impacto: la pérdida de biodiversidad genética, taxonómica, filogenética y funcional. Pérdida de diversidad beta, específicamente (McGill et al., 2015). Por esta razón, en este trabajo propusimos la definición “pérdida de diferencias entre biotas debido a la actividad humana”. Este punto es clave para impulsar el desarrollo de futuros estudios en nuestro país, porque plantea con claridad: La biodiversidad mexicana es vulnerable a los efectos de la homogeneización porque su riqueza se basa en diferencias taxonómicas derivadas de diversidad beta (Ochoa-Ochoa et al., 2014) e identidad biogeográfica rica en endemismos (Bertelli et al., 2017).

El conocimiento acerca de la homogeneización biótica en nuestro país representa una serie de esfuerzos puntuales que ofrecen un panorama de entendimiento incipiente. Hasta ahora, los trabajos donde se hace una evaluación directa del fenómeno son escasos (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Barragán et al., 2014; Escalante et al., 2014; Garcillán et al., 2014; Puga-Caballero et al., 2014; Mejía-Mojica et al., 2015; Hiley et al., 2016; Vázquez-Reyes et al., 2017) y ofrecen elementos limitados para entender los mecanismos particulares que lo impulsan. Esto hace valioso el desarrollo de estudios que permitan conocer los efectos y mecanismos de la homogeneización biótica. Es necesario buscar la representación de diversos ecosistemas y regiones geográficas, haciendo énfasis en las regiones donde los procesos de actividad antrópica y la incidencia de especies invasoras comprometen niveles elevados de diversidad beta y alta riqueza de endemismos, ambos, constituyentes fundamentales de la identidad biológica de México.

También es necesario que los futuros estudios contemplen la multidimensionalidad de la homogeneización biótica para entender mejor sus potenciales consecuencias adversas. El desarrollo de estudios específicos para entender los procesos de erosión de diferencias ecológico-funcionales que ponen en riesgo la funcionalidad de los sistemas naturales; así como evaluar los efectos que tiene sobre la representación de la historia evolutiva de las comunidades ampliara las posibilidades de entendimiento y futuro control acerca de las consecuencias de la erosión de diferencias entre biotas (Baiser et al., 2012; Olden y Rooney, 2006; Olden et al., 2004).

En el Capítulo II, cumplimos el objetivo de describir la biodiversidad de aves del Alto Balsas de Guerrero. Con este punto, cubrimos un vacío de conocimiento que resulta limitante, tanto para el estudio del fenómeno de homogeneización (Olden y Rooney, 2006), como para definir estrategias de conservación en el futuro (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2016). Los resultados obtenidos apuntalaron la importancia que tiene estudiar la homogeneización biótica en el Alto Balsas: una elevada riqueza específica regional, derivada de elevados niveles de diversidad beta; junto con un aporte excepcional de endemismos, cercano al 27% del total de la biota registrada. Esto define la identidad de una de las avifaunas evolutivamente más

mexicanas que existen (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012). La eventual pérdida taxonómica de biodiversidad no es la única afectación grave, pues la identidad ecológica de las comunidades de aves en la región involucra la vinculación con los procesos de funcionales de regulación y provisión de servicios ecosistémicos (Díaz et al., 2004; Sodhi et al., 2011). Estos elementos hacen notable a la avifauna regional, llegando al punto de satisfacer los requisitos para una eventual designación como reserva de la biosfera, replanteando la importancia por documentar los procesos que pueden afectar la riqueza natural del Alto Balsas.

En el Capítulo III abordamos la primera parte del objetivo general de esta trabajo: evaluar la incidencia de homogeización biótica en la región. Desafortunadamente, los resultados mostraron una intensa pérdida de recambio taxonómico entre los bosques tropicales caducifolios y bosques de encino, los tipos de hábitat dominantes del Alto Balsas, tal como ocurre en otros bosques tropicales estacionales (Karp et al., 2012). Además de sumar evidencia empírica que confirma que la homogeneización biótica esta ocurriendo en México, este trabajo aporta evidencia de que la erosión de diferencias en gradientes altitudinales tropicales puede ser direccional, debido a la expansión de las especies tropicales hacia los bosques de encino. Los procesos de extinción local que registramos afectaron consistentemente a las aves especializadas en el uso de recursos asociados al hábitat forestal maduro. Estos procesos de extinción local selectiva (McKinney y Lockwood, 1999; McKinney, 2003) ofrecen una pista acerca de procesos de filtraje ambiental dirigiendo el resultado de la perturbación sobre la biodiversidad (Püttker et al., 2015; Sol et al., 2017).

Finalmente, en el capítulo IV se planteó como objetivo explorar los efectos de la perturbación sobre la estructura y atributos funcionales de las comunidades de aves, bajo una hipótesis de filtraje ambiental favoreciendo estrategias adaptativa ruderales. Como se esperaba, encontramos patrones significativos de covariación de atributos que señalan el éxito ecológico diferencial en función de la respuesta sus atributos ante el ambiente (i. e. filtraje ambiental, Keddy, 1992; Shipley, 2010). Acorde a la hipótesis planteada, las estrategias ecológicas exitosas fueron caracterizadas por ciclos de vida rápidos, alta asignación reproductiva y plasticidad ecológica, similar a las plantas ruderales (Grime y Pierce, 2012). Los hallazgos obtenidos plantean la posibilidad de encontrar mecanismos ecológicos similares en la estructuración de otras comunidades animales en ambientes sujetos a perturbación antropogénica (Hodgson, 1991; Luck et al., 2012; Grime y Pierce, 2012).

La conclusión ecológica de esta tesis es: ***La perturbación por actividades humanas genera la homogeneización biótica de las comunidades de aves residentes del Alto Balsas, impulsada por mecanismos de filtraje ambiental que favorecen estrategias adaptativas ruderales en aves.***

Reflexiones finales. Desarrollar el marco de conocimiento planteado en este trabajo dotará de elementos básicos para intervenir en los sistemas naturales afectados por la homogeneización biótica. Esto permitirá plantear estrategias para detener los procesos de extinción de especies, controlar las poblaciones de especies invasoras y desarrollar restauración ecológica que en conjunto, tiendan a restablecer las condiciones originales de los ecosistemas (Rahelel, 2010). Las estrategias de manejo serán exitosas en la medida que impulsen en sentido contrario los mecanismos de filtraje ambiental y aumento de la conectividad biológica que redujeron sus diferencias en primer lugar. En este sentido, es importante ser realistas. Si bien es necesario mantener la mayor cantidad posible de hábitat en condiciones lo más cercanas a las originales, la extensión de sistemas naturales que son intervenidos por las actividades del hombre es cada vez mayor, por lo que la biodiversidad que depende de sistemas antropizados aumenta día con día (Gardner et al., 2010).

Para lograr la conservación de la biodiversidad, será necesario contemplar las estrategias de uso de recursos como parte de los sistemas naturales donde se planearán las estrategias de conservación (Koh y Gardner, 2010; Rosenzweig, 2003). También se deberá manejar el hábitat agropecuario y urbano para que incremente su capacidad para mantener comunidades bióticas que representen los entornos naturales que les dieron origen, contemplando su complejidad genética, taxonómica, filogeética y funcional (Melo et al., 2013).

También es necesario tomar acciones que reduzcan los impactos negativos de las especies invasoras. Los primeros pasos en este sentido ya han sido tomados, con la definición de la estrategia nacional sobre especies invasoras (CANEI, 2010) que contempla medidas preventivas, normativas y de educación, así como el desarrollo de respuestas activas para frenar las invasiones biológicas que afectan la diversidad biológica de México.

Un aspecto fundamental, no abordado directamente por la mayoría de estudios biológicos, es la estrecha relación de la homogeneización biótica con el modelo económico capitalista (Rozzi, 2013). La globalización tiene efectos culturales análogos a la erosión de las diferencias biológicas: la homogeneización cultural, manifiesta en oferta de productos de consumo, entretenimiento y flujo de información masiva (Crosby, 1994; Rozzi, 2013). Esto ocurre porque el modelo capitalista impulsa la erosión de diferencias culturales a nivel global para crear mercados cautivos de consumidores en cualquier lugar del mundo (Baeza, 2006). Dado que las invasiones biológicas se relacionan con la conectividad artificial dirigida por las rutas del comercio global (Hulme, 2009), frenar la dinámica invasiva del modelo económico capitalista podría tener efectos positivos sobre la biodiversidad. Tomando estas líneas para regresar a la reflexión inicial en este trabajo, ahora que tenemos un panorama más claro acerca de las implicaciones y consecuencias que tiene “*hacer surco a la espesura*”, tenemos elementos sólidos para

empezar a desarrollar el conocimiento que impulse los mecanismos en sentido contrario, frenando la erosión del patrimonio biológico que sustenta nuestra propia existencia.

Literatura citada.

Aguirre-Muñoz, A., Mendoza Alfaro, R., Arredondo Ponce, H., Arriaga Cabrera, L., Campos González, E., Contreras Balderas, S. y Rodríguez Malagón, M. (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 277-318). Mexico: CONABIO.

Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P. L., Santos, B. A., Tabarelli, M., Chazdon, R., Kitzberger, T. (2013). Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101: 1449-1458. doi: 10.1111/1365-2745.12153

Baeza, M. A. (2006). Globalización y homogeneización cultural. *Sociedad Hoy* 10: 9-24.

Baiser, B., Olden, J. D., Record, S., Lockwood, J. L., McKinney, M. L. (2012). Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4772-4777. doi: 10.1098/rspb.2012.1651

Baiser, B., y Lockwood, J. L. (2011). The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 20: 134-144. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00583.x

Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halffter, G., McGeoch, M. (2014). The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography* 41: 1991-2002. doi: 10.1111/jbi.12351

Bertelli, S., Szumik, C., Goloboff, P.A., Giannini, N. P., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T. y Cracraft, J. (2017). Mexican land birds reveal complexity in fine-scale patterns of endemism. *Journal of Biogeography* doi:10.1111/jbi.12987.

Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. (CANEI). (2010). Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. CONABIO, CONANP, SEMARNAT. México.

Crosby, A. W. (1994). The homogenization of the planetary biome. En: Chapple, C. K. (Ed.), *Ecological prospects: scientific, religious, and aesthetic perspectives*. (Vol. 25-36). Albany: State University of New York Press.

Challenger, A., Dirzo, R., López-Acosta, J. C., Mendoza, E., Lira-Noriega, Andrés, y Cruz, I. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En R. Dirzo, R. González y March, I. (Eds.), *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. (pp. 37-73). Mexico: CONABIO.

del Val, E., Balvanera, P., Castellarini, F., Espinosa-García, F., Murguía, M. y Pacheco, C. (2015). Identifying areas of high invasion risk: a general model and an application to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 208-216. doi: 10.7550/rmb.44743

Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. Stuart, Tilman, D. (2004). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4: 1300-1305. doi:10.1371/journal.pbio.0040277.10.1371/journal.pbio.0040277.g001

Escalante, M. A., García-de León, F. J., Dillman, C. B., de los Santos-Camarillo, A., George, A., Barriga-Sosa, I. de los A., Ruiz-Luna, A., Mayden, R. L., Manel, S. (2014). Genetic introgression of cultured rainbow trout in the Mexican native trout complex. *Conservation Genetics* 15: 1063-1071. doi: 10.1007/s10592-014-0599-7

Garcillán, P. P., Dana, E. D., Rebman, J. P., Peñas, J. (2014). Effects of alien species on homogenization of urban floras across continents: a tale of two mediterranean cities in two different continents. *Plant Ecology and Evolution* 147: 3-9. doi: 10.5091/plecevo.2014.950

Gardner, T.A., Barlow, J., Sodhi, N. S., Peres, C. A. (2010). A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation* 143: 2293-2300. doi: 10.1016/j.biocon.2010.05.017

Grime, J.P. y Pierce, S. (2012). *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-BlackWell, Oxford.

Hiley, J. R., Bradbury, R. B y Thomas, C. D. (2016). Impacts of habitat change and protected areas on alpha and beta diversity of Mexican birds. *Diversity and Distributions* 22: 1245-1254.

Hodgson, J. G. (1991). The use of ecological theory and autecological datasets in studies of endangered plant and animal species and communities *Pirineos* 138: 3-28.

Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46: 10-18. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R., Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecology Letters* 15: 963-970. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x

Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

- Koh, L. P., Gardner, T. A. (2010). Conservation in human-modified landscapes. En Sodhi, N. S. y Ehrlich, P. R. (Eds.), *Conservation Biology for all* (pp. 236-261). United States. Oxford University Press.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S. y Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81: 1065-1076.
- Maass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., González, M. A., Rodríguez, M. y Arias, H. (2010). Amenazas. En Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J., Dirzo, R. (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. (pp. 321-348). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, México.
- Martínez-Gordillo, M., Valencia-Avalos, S. y Calónico-Soto, J. (1997). Flora Papalutla, Guerrero y de sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 68, 107-133.
- McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. y Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 104-113.
- McKinney, M. L. (2003). Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 495-516. doi:10.1146/annurev.ecolsys.28.1.495
- McKinney, M. L. y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.
- Mejía-Mojica, H., Contreras-MacBeath, T. y Ruiz-Campos, G. (2015). Relationship between environmental and geographic factors and the distribution of exotic fishes in tributaries of the Balsas river basin, Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 98: 611-621.
- Melo, F. P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 462-468. doi: 10.1016/j.tree.2013.01.001
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, T., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 476-495.

Navarro-Sigüenza, A. G. (2002). *Atlas de las Aves de México: Fase II*; Base de datos de SNIB-CONABIO proyectos E018 y A002. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Ochoa-Ochoa, L., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A. y Rodríguez, P. (2014). Spatial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 918-930.

Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.010

Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24. doi: 10.1016/j.tree.2003.09.010

Olden, J. D., y Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113-120. doi: 10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x

Peterson, A. T. y Navarro-Sigüenza, A. G. 2016. Bird conservation and biodiversity research in Mexico: status and priorities. *Journal of Field Ornithology*, 87, 121-132.

Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., Buffa, G., Nyakunga, O. C., Reich, P. B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R. M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N. P. U., Chapin, F. S., Cornwell, W. K., Fang, J., Fernandes, G. W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F. P. L., Slaviero, A., Tabarelli, M. y Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31: 444–457. doi:10.1111/1365-2435.12722

Puga-Caballero, A., MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R. (2014). Birds at the urban fringe: avian community shifts in different peri-urban ecotones of a megacity. *Ecological Research* 29: 619-628. doi: 10.1007/s11284-014-1145-2

Püttker, T., de Arruda Bueno, A., Prado, P. I. y Pardini, R. (2015). Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos* 124: 206–215. doi:10.1111/oik.01018

- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 291-315. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of Fish Faunas Across the United States. *Science* 288: 854-856. doi: 10.1126/science.288.5467.854
- Rahel, F. J. (2010). Homogenization, Differentiation, and the Widespread Alteration of Fish Faunas. *American Fisheries Society Symposium*. 73: 311-326.
- Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Analysis of biogeographic affinities in the Mexican transition zone. Libro de resúmenes. V North American Ornithological Conference. Vancouver, Canada.
- Rosenzweig, M. L. (2003). Reconciliation ecology and the future of species diversity. *Oryx* 37: 194-205. doi: 10.1017/s0030605303000371
- Rozzi, R. (2013). Biocultural ethics: From biocultural homogenization toward biocultural conservation. In Rozzi, R., Pickett, S.T.A., Palmer, C., Armesto, J. J., Callicott, J. B. (Eds.), *Linking Ecology and Ethics for a Changing World. Values, Philosophy, and Action* (pp. 9-32). Springer, New York.
- Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Sodhi, N. S., Şekercioglu, C. H., Barlow, J. y Robinson, S. K. (2011). Ecological functions of Birds in the Tropics. En N. S. Sodhi, C. H. Şekercioglu, J. Barlow y S. K. Robinson. *Conservation of Tropical Birds*. (pp. 68-108). Wiley-Blackwell.
- Sol, D., González-Lagos, C., Lapiedra, O., Díaz M. (2017). Why are exotic birds so successful in urbanized environments? en *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. pp 75-90. Murgui, E. y Hedblom, M. (eds). Springer.
- Vázquez-Reyes, L. D., Arizmendi, M. C., Godínez-Álvarez, H. O. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2017). Directional effects of biotic homogenization in resident bird communities in Neotropical seasonal forests. *The Condor* 119: 275-288. doi: <http://dx.doi.org/10.1650/CONDOR-16-116.1>