



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

**AVES EN PAISAJES MULTIFUNCIONALES:**  
**ANÁLISIS DE PATRONES Y MECANISMOS ECOLÓGICOS APLICADOS EN EL**  
**DIAGNÓSTICO Y MANEJO DE SISTEMAS PRODUCTIVOS COMUNITARIOS**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**MARCOS RUBÉN ORTEGA ÁLVAREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
**DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

ENERO, 2020.



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

**AVES EN PAISAJES MULTIFUNCIONALES:**  
**ANÁLISIS DE PATRONES Y MECANISMOS ECOLÓGICOS APLICADOS EN EL**  
**DIAGNÓSTICO Y MANEJO DE SISTEMAS PRODUCTIVOS COMUNITARIOS**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**MARCOS RUBÉN ORTEGA ÁLVAREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
**DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

ENERO, 2020.



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/1015/2019

**ASUNTO: Oficio de Jurado**

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de agosto de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **ORTEGA ÁLVAREZ MARCOS RUBÉN** con número de cuenta **404053976** con la tesis titulada: "**Aves en paisajes multifuncionales: análisis de patrones y mecanismos ecológicos aplicados en el diagnóstico y manejo de sistemas productivos comunitarios**", realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ JAIME ZÚNIGA VEGA**:

Presidente:	<b>DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ</b>
Vocal:	<b>DRA. PATRICIA KOLEFF OSORIO</b>
Secretario:	<b>DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA</b>
Suplente:	<b>DRA. LETICIA MERINO PÉREZ</b>
Suplente:	<b>DR. FRANCISCO JAVIER BOTELLO LÓPEZ</b>

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 20 de noviembre de 2019

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**AGNS/VMVA/ASR/grf\***

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**UNIDAD DE POSGRADO**

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX  
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por permitirme continuar con mi desarrollo profesional a través de la realización de mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para el desarrollo de mi doctorado (CVU 327503); a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y a la Rufford Foundation, por el apoyo brindado para la realización del trabajo de campo asociado a este trabajo de tesis.

Mi más profundo agradecimiento a mi tutor José Jaime Zúñiga Vega, así como a los miembros del Comité Tutor, Luis Antonio Sánchez González y María del Coro Arizmendi Arriaga, sin olvidar a Viviana Ruiz Gutiérrez, por su invaluable acompañamiento a lo largo de todo este proceso.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mis padres, por ser ese apoyo que jamás termina. Por su confianza y su cariño, mismos que se ven reflejados en la culminación de este trabajo.

Por ayudarme a expandir mis horizontes, tanto profesionales como personales. Por tu cariño y entusiasmo al explorar el monte. Muchas gracias Dulce, eres un gran pedazo de este trabajo, te agradezco por estar a lo largo de todo este camino.

Mi más profundo agradecimiento a mis entrañables amigos Israel Medina Mena y Esteban Berrones Benítez, con quienes compartí tantos pasos y tantas aves durante el trabajo de campo de este proyecto. Esta tesis es de ustedes, porque sin su colaboración simplemente no existiría.

A Jaime Zúñiga, por ser un modelo de tutor e investigador. Mi más sincera admiración por tu trabajo y por el trato que brindas a colaboradores y alumnos. Gracias por tu confianza, humildad, paciencia e interés.

Por tu amistad, consejo y acompañamiento que se ha mantenido prácticamente durante toda mi formación profesional. Te valoro como amigo y como profesionista. Gracias, mi hermano Luis A. Sánchez González.

Agradezco a Viviana Ruiz Gutiérrez, por enseñarme tanto y sobre temas tan variados. Por inspirar y alentar mi trabajo, por su invaluable ayuda a lo largo de todo este proceso y por ser parte de la columna vertebral de esta tesis.

Gracias, María del Coro Arizmendi Arriaga, por tu apoyo y confianza que siempre dio bríos al desarrollo de este estudio.

A Laura Jiménez, por facilitarme la estancia en la hermosa Sierra Norte, así como por apoyar de forma incondicional y constante este proyecto.

A los Leos, Leonel Bautista y Leonel Valdez: por su confianza, su amistad, su pasión por el trabajo de campo y por cada enseñanza que me compartieron sobre el monte. Gracias por ser las brújulas que me guiaron por la montaña y por las comunidades.

Agradezco a las autoridades y pobladores de las comunidades de Santiago Xiacui, Capulálpam de Méndez, la Trinidad de Ixtlán y Santiago Comaltepec, por inspirar y apoyar este trabajo, pero más que nada por nutrir mi vida con cada paso que di en sus territorios.

Gracias a la UZACHI, por el apoyo invaluable que me brindó para desarrollar esta tesis.

A mi familia, en especial a mi hermano César Ortega y a mi primo Juan Figueroa. Gracias por tu entusiasmo Juanito, seguiremos pajareando.

Mi total agradecimiento para aquellos investigadores que en algún momento del doctorado brindaron comentarios y recomendaciones que mejoraron la calidad del contenido de este manuscrito, incluyendo a Alejandro Casas, Patricia Koleff, Francisco Botello, Leticia Merino, Katherine Renton, Fernanda Figueroa y Verónica Farías.

A Patricia Koleff. Gracias por el apoyo y la confianza que siempre me has brindado, así como por guiar con el ejemplo a través de tu entusiasmo y entrega por el trabajo.

Mi más amplia gratitud a mis amigos, quienes con sus consejos, discusiones y entusiasmo me dieron aliento en este camino, en especial a Rafael Calderón, Aura Puga y Juan Leyva.

Agradezco a una gran institución, a la CONABIO, por la profunda marca que ha dejado en mi vida profesional y personal; en especial a Susana Alejandre, Humberto Berlanga y a Daniel Ocaña, por el respaldo que brindaron para que este trabajo pudiera llevarse a cabo.

A la Red de Monitoreo Comunitario Huilotl Toxtlan, a Francisco Ramírez, a Martha Lozada Ronquillo, a Martha López, a tío Toño y a tía Panchita, por la invaluable ayuda que brindaron en distintas etapas de este proyecto.

A los integrantes del laboratorio, por su trabajo y entusiasmo, en especial a Víctor Argaez, Gonzalo Ramírez, Israel Solano, Selene Vargas, Natalia García, Nabila Saleh e Irene Pisanty.

A la Red de Monitoreo Comunitario de Aves de la CONABIO, por inspirar este trabajo.

A la UNAM: por darme tanto, por ser parte de mí, por permitirme soñar, vivir y ser.

**PARA LA SIERRA NORTE, LA SIERRA SUR, LA COSTA, LA CAÑADA, EL ISTMO,  
LA MIXTECA, EL PAPALOAPAN Y LOS VALLES CENTRALES...**

**PARA OAXACA**

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	4
Comunidades rurales e indígenas: sustentabilidad y definición de lineamientos de manejo de sistemas productivos comunitarios.....	5
Ciencia participativa: donde el quehacer científico y el comunitario convergen.....	6
Las aves en la ciencia participativa y en el estudio de paisajes multifuncionales.....	6
Más allá de la presencia o la ausencia de las especies: patrones de ocupación, dinámica de ocupación, conductas e interacciones entre especies.....	8
Relevancia e impacto del proyecto.....	9
OBJETIVOS GENERALES.....	10
HIPÓTESIS GENERAL.....	10
SITIO DE ESTUDIO.....	14
LA INTEGRACIÓN COMUNITARIA COMO EJE FUNDAMENTAL PARA LA REALIZACIÓN DE ESTE PROYECTO.....	15
CAPÍTULO I: “Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: An application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines”.....	22
CAPÍTULO II: “Local colonization and extinction in forestry habitats: a participatory science approach for assessing occupancy dynamics of target bird populations within an indigenous working landscape”.....	34
CAPÍTULO III: “Behavior and biodiversity: assessing the impact of working landscapes on Neotropical birds through behavioral responses”.....	63
CAPÍTULO IV: “Habitat characteristics and co-occurrence with closely related species: assessing the factors that determine the occupancy of resident wood-warblers in a Neotropical working landscape”.....	102
DISCUSIÓN GENERAL.....	146
Evidencia a favor de las hipótesis de esta investigación.....	146
El paisaje multifuncional y la ocupación de las aves.....	147
Procesos de colonización y extinción local de especies focales.....	149

Variación conductual de las aves entre usos del suelo.....	150
La influencia de las interacciones espaciales sobre la ocupación de chipes.....	152
Hacia una perspectiva integral sobre el impacto del manejo forestal sobre las aves y recomendaciones de manejo asociadas.....	153
Sobre el impacto de la integración comunitaria.....	155
CONCLUSIONES GENERALES.....	156
REFERENCIAS.....	158
ANEXO I.....	162
ANEXO II.....	164

## RESUMEN

En las últimas décadas ha emergido el interés por diseñar, guiar e impulsar sistemas productivos sustentables. Sin embargo, la mayoría de los lineamientos de evaluación y manejo de las actividades productivas no han sido definidos de forma empírica e ignoran los contextos locales. En este trabajo examiné el efecto de diferentes tipos de uso del suelo asociados a un paisaje multifuncional comunitario sobre las poblaciones de aves en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Esta evaluación se realizó gracias a la participación activa de miembros de comunidades indígenas y rurales en la compilación de datos, en la selección de las variables de hábitat sujetas a evaluación y en la difusión de resultados. Los usos del suelo evaluados incluyeron aquellos destinados por las comunidades para el desarrollo de actividades forestales de extracción de madera, que representan una de las principales actividades económicas de la región. La evaluación del paisaje multifuncional comunitario la realicé a través de cuatro aproximaciones diferentes, considerando el efecto de los usos del suelo sobre la ocupación (Capítulo I), la dinámica de ocupación (Capítulo II), la conducta (Capítulo III) y las interacciones interespecíficas (Capítulo IV) de diferentes poblaciones y grupos de aves de la zona. En particular, encontré que las relaciones entre las características del hábitat y la ocupación, la colonización y la extinción local varían entre especies, dependiendo de sus estatus de residencia y sus afinidades a los sitios urbanos y agrícolas (Capítulos I y II). Asimismo, determiné que las conductas varían entre grupos de aves y usos del suelo (Capítulo III). Finalmente observé que la coocurrencia espacial beneficia a las especies de chipes residentes, mismas que hacen uso intensivo de las áreas boscosas del paisaje de estudio. En casi todos los capítulos encontré evidencia de que la cobertura arbustiva es fundamental para las aves en la región (a excepción del Capítulo IV). La importancia ecológica del sustrato arbustivo para las aves ha sido ampliamente reconocida por investigaciones previas, por lo que este estudio suma evidencia en favor de este patrón. Sin embargo, su trascendencia debe ser remarcada dentro del quehacer productivo comunitario, dado que las acciones de manejo forestal han dejado a un lado al sustrato arbustivo y se han enfocado en el componente arbóreo de los bosques locales. La riqueza arbórea también resultó ser clave para las aves de la región, por lo que su importancia debe ser considerada en las actividades de reforestación que desarrollan las comunidades para restaurar las áreas destinadas al manejo forestal. Con lo que respecta a las actividades productivas locales, observé que los resultados asociados a los cuatro capítulos son consistentes: el manejo forestal selectivo es una práctica que beneficia a las aves, mientras que el manejo forestal intensivo



ejerce efectos adversos sobre este grupo animal. La aproximación participativa empleada en este estudio para evaluar sistemas productivos comunitarios y emitir recomendaciones de manejo, muestra un amplio potencial para ser replicada en otras regiones y promover el desarrollo de paisajes productivos sustentables.

## ABSTRACT

During the last decades, there has been a growing interest in designing, guiding, and fostering sustainable productive ecosystems. However, management guidelines for productive activities have not been defined empirically and ignore local socioecological contexts. Through this work I examined the effect of different human land uses across a multifunctional community landscape on bird populations in the Northern Range of Oaxaca, Mexico. This study was performed with the active participation of communities on data gathering, selecting habitat traits, and results broadcasting. The studied land uses included those advocated by communities for wood extraction, which represent one of the main productive activities in the region. The study of the multifunctional community landscape was performed through four different approaches, considering the effect of land uses on the occupancy (Chapter I), the occupancy dynamics (Chapter II), the behavior (Chapter III), and the interspecific interactions (Chapter IV) of different bird groups that inhabit the region. In particular, I found that the relationships between the habitat properties and the occupancy, colonization, and local extinction probabilities varied among species, according to their residence status and their affinity to urban and cropfield areas (Chapters I and II). Moreover, I determined that behaviors vary among both bird groups and land uses (Chapter III). Finally, I observed that spatial co-occurrence benefits resident warblers, which intensively use wooded areas across the study landscape. When analyzing together the results reported in each chapter, the importance of the shrub layer for the birds of the region was evident (with the exception of Chapter IV). The shrub component of the ecosystems has been previously identified as key for birds, and this work supports such evidence too. Still, its importance must be promoted within the productive activities that communities perform, given that community forestry management usually ignores the shrub component of the local ecosystems and provides more attention to trees. Tree species richness was also relevant for birds in the region. Thus, it must be considered in reforestation activities performed by communities, particularly when restoring those forested areas used for timber extraction. The results associated with all the chapters of this study were consistent in relation to local forestry activities: selective forestry management benefit birds, whereas intensive forestry management is detrimental for this zoological group. The participatory approach employed throughout this study for the evaluation of community-based productive systems and for the generation of contextualized management guidelines shows a great potential to be replicated in other regions and promote the development of sustainable productive landscapes.

## INTRODUCCIÓN

A lo largo y ancho del planeta, el ser humano ha modificado drásticamente los ecosistemas naturales con el propósito de satisfacer sus necesidades básicas de sustento (Barnosky et al. 2012). Desde el inicio de la Revolución Industrial en el siglo XVIII, el crecimiento desmedido de la población, así como prácticas productivas poco amigables con la conservación de la biodiversidad, han puesto en riesgo la manutención de los recursos naturales y el bienestar social (Ellis et al. 2010). Ante tal amenaza, en las últimas décadas ha emergido el interés en desarrollar, guiar e impulsar sistemas productivos sustentables que sean redituables desde una perspectiva económica, y que a su vez disminuyan el impacto negativo sobre las especies, los hábitats y los procesos ecológicos (Giddings et al. 2002). Bajo esta perspectiva, en diferentes regiones del país se han promovido diversos sistemas productivos denominados “sustentables” (i.e., ecoturismo, cafecultura orgánica bajo sombra, apicultura, actividades forestales no extractivas, sistemas silvopastoriles y agroforestales; Banco Mundial 2001). Este tipo de sistemas interactúan espacial y temporalmente con sistemas productivos no sustentables (e.g., ganadería extensiva), así como con ecosistemas urbanos y naturales (e.g., vegetación secundaria, vegetación primaria), dando lugar a paisajes multifuncionales (de Groot 2006).

La definición, el manejo y la efectividad en materia de conservación biológica de los sistemas productivos “sustentables” aún es debatible, perfectible y de interés particular desde el punto de vista social y ecológico (Giddings et al. 2002). Así, diferentes instituciones gubernamentales en México, como es el caso de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), han impulsado proyectos de monitoreo biológico comunitario con el propósito de evaluar y ajustar el manejo de distintos tipos de sistemas productivos “sustentables”, promoviendo así la conservación de la biodiversidad y el bienestar humano (Ortega-Álvarez et al. 2012). Bajo este mismo enfoque, en la actualidad se encuentra en marcha el Programa de Monitoreo Comunitario de Aves, dentro del cual se realizan actividades de monitoreo en sistemas productivos a través de la participación de las comunidades locales (Ortega-Álvarez et al. 2015). Si bien el proyecto ha crecido de forma importante a nivel nacional y sus resultados son variados y alentadores, aún es necesario apuntalar su desarrollo mediante la evaluación plena y sistemática del efecto de los paisajes multifuncionales sobre las poblaciones de aves, incorporando preguntas científicas puntuales que sustenten los criterios de evaluación de los sistemas productivos, fortalezcan los protocolos de monitoreo ornitológico y definan los procesos de análisis de los datos de campo recabados por los monitores comunitarios (Ortega-Álvarez et al. 2015).

## **Comunidades rurales e indígenas: sustentabilidad y definición de lineamientos de manejo de sistemas productivos comunitarios**

Las comunidades rurales e indígenas son clave para el desarrollo y el impulso de paisajes multifuncionales orientados a conservar la diversidad biológica y promover el bienestar humano. Este tipo de comunidades son el núcleo social de gran parte de los países tropicales del mundo. Además, son actores fundamentales para la conservación de la biodiversidad, dado que habitan, poseen y manejan una considerable porción de las áreas que albergan la mayor diversidad biológica a nivel mundial (WWF 2000). Es por ello que, en las últimas décadas, numerosas iniciativas impulsadas por instituciones gubernamentales y por organizaciones de la sociedad civil, han contemplado la inclusión de este tipo de comunidades para evaluar, monitorear y manejar las actividades productivas que realizan bajo un esquema de sustentabilidad (Millennium Ecosystem Assessment 2005, Lee 2013, Ortega-Álvarez et al. 2015).

A pesar de lo anterior, las certificaciones de manejo sustentable asociadas a las actividades productivas realizadas en regiones tropicales rara vez son evaluadas de forma empírica para determinar sus efectos sobre la biodiversidad (van Kooten et al. 2005, Conroy 2007, Auld et al. 2008). Como resultado, existe poca evidencia tangible que sustente la eficacia de las prácticas denominadas “sustentables”, así como de sus lineamientos de manejo asociados, para conservar la diversidad biológica, promover el desarrollo financiero e impactar de forma positiva el bienestar sociocultural de las comunidades (Blackman y Rivera 2010, Milder et al. 2015). Además, la mayoría de los lineamientos de manejo de las actividades productivas han sido definidos de forma descontextualizada, dado que no han considerado las condiciones socioecológicas locales y han ignorado las metas, necesidades y capacidades de las comunidades implicadas (Durst et al. 2006, Vandergeest 2007, Ebeling y Yasué 2009). Ante esta situación, resulta necesaria la integración de las comunidades locales en materia de evaluación de las prácticas productivas comunitarias y en el desarrollo de lineamientos de manejo y certificaciones de los sistemas productivos locales con el fin de garantizar la sustentabilidad de los paisajes multifuncionales comunitarios (Medina 2005, Vandergeest 2007).

## **Ciencia participativa: donde el quehacer científico y el comunitario convergen**

La ciencia participativa ha recibido atención especial a lo largo de las últimas décadas (Miller-Rushing et al. 2012). Bajo su enfoque, se fomenta la inclusión social en el desarrollo de actividades de investigación científica. Desde el punto de vista académico, la ciencia participativa ha propiciado el desarrollo de investigación al interior de regiones que son de difícil acceso por factores sociales o geográficos; también, ha permitido la realización de estudios que implican la compilación de datos a escalas espacio temporales extensivas, mediante aproximaciones eficientes desde el punto de vista financiero y logístico (Booney et al. 2009, Miller-Rushing et al. 2012). Un ejemplo tangible de la importancia de la ciencia participativa orientada hacia la conformación de bases de datos lo podemos encontrar en el Reino Unido, donde se han compilado más de 30 millones de registros sobre la fauna silvestre de la región mediante la colaboración de naturalistas voluntarios (Silvertown 2009). Asimismo, en los Estados Unidos de América, la participación anual de voluntarios en el Conteo Navideño de Aves representa una importante fuente de datos que ha impulsado la generación de más de 350 artículos científicos sobre diferentes temas ornitológicos (Silvertown 2009, Miller-Rushing et al. 2012). Por otro lado, la sociedad civil también se ha visto beneficiada a través de su participación en programas de ciencia participativa, dado que la colaboración con actores científicos ha propiciado el desarrollo de actividades productivas alternativas al interior de las comunidades (e.g., ecoturismo), ha favorecido el empoderamiento comunitario, ha fortalecido el conocimiento de los poseedores de la tierra sobre los recursos naturales locales y ha promovido la cohesión social y el desarrollo cultural comunitario (Ortega-Álvarez et al. 2015, Paz Acosta 2018). De esta manera, la sinergia entre la academia y las comunidades se torna pieza clave para el desarrollo de proyectos integrales enfocados en evaluar problemáticas concretas locales que abarquen intereses científicos y sociales, con miras a abordar temas relevantes en materia de sustentabilidad.

## **Las aves en la ciencia participativa y en el estudio de paisajes multifuncionales**

La clase Aves ha sido ampliamente utilizada para realizar evaluaciones ecológicas sobre el impacto que ejercen las actividades humanas sobre la biodiversidad (Jones 2001, Gottschalk et al. 2005, Chace y Walsh 2006). Esto se debe principalmente a que estos animales pueden ser muestreados de forma relativamente fácil y a bajo costo, son conspicuos, están presentes

en prácticamente cualquier tipo de ecosistema, responden a los cambios que el ser humano genera sobre los ecosistemas y exhiben amplia variación en sus preferencias ecológicas (Burnett et al. 2005, Gardali et al. 2006, Chambers 2008). Además, las aves son un grupo carismático y culturalmente importante, siendo muy utilizadas en proyectos de ciencia participativa (Ahlering y Faaborg 2006, Greenwood 2007).

En América Latina existe una gran diversidad de estudios ecológicos que han utilizado a las aves como grupo de estudio. Sin embargo, pocos de ellos han considerado el efecto de la variación en la detectabilidad entre especies y hábitats sobre los resultados que han obtenido. En general, la detección de una especie puede ser prueba de su presencia en un sitio de muestreo dado. Sin embargo, el no detectarla podría ser causa de su ausencia en el sitio o bien de la incapacidad del observador de registrarla (Royle et al. 2005). Por ejemplo, si consideramos el caso de una especie cuya probabilidad de detección es de tan solo 0.1, las personas que realizan el muestreo solamente podrían detectar a la especie en uno de cada 10 sitios en los que está presente, o bien a uno de cada 10 individuos presentes en los sitios de muestreo. Esto influye sobre las estimaciones de uso de hábitat, de sus áreas de distribución y de riqueza de especies, y si no se considera durante la realización de las estimaciones, puede sesgar las conclusiones de los estudios y limitar su posterior aplicabilidad en materia de conservación y manejo de las poblaciones biológicas y sus hábitats (MacKenzie 2005, Royle et al. 2005).

En los últimos años se ha incrementado el interés por desarrollar proyectos de ciencia participativa y aves en diferentes países de América Latina y el mundo (Miller-Rushing et al. 2012). No obstante, este tipo de proyectos suele carecer de protocolos adecuados para realizar la compilación de datos, así como de metodologías robustas para el análisis de datos, la definición de objetivos claros que impacten tangiblemente a las comunidades participantes y la resolución de preguntas ecológicas puntuales de interés social y científico (Ortega-Álvarez et al. 2015). Por ello, en la actualidad resulta necesario impulsar el desarrollo de programas de monitoreo ornitológico participativo que cuenten con objetivos socioecológicos claros, aplicables de acuerdo con los contextos sociales y ecológicos locales, guiados por medio de protocolos y métodos analíticos robustos y con la posibilidad de ser replicados bajo condiciones biológicas y culturales diferentes.

## **Más allá de la presencia o la ausencia de las especies: patrones de ocupación, dinámica de ocupación, conductas e interacciones entre especies**

El impacto que ejercen diversas actividades productivas antropogénicas sobre las aves ha sido previamente explorado por múltiples estudios (e.g., agricultura, ganadería, aprovechamiento forestal; Sallabanks et al. 2000, Durant et al. 2008, Stanton et al. 2018). Sin embargo, éstos se han centrado en determinar el efecto de las actividades productivas sobre diferentes propiedades emergentes de las comunidades de aves (e.g., riqueza, diversidad, abundancia), y rara vez han considerado el efecto de la detectabilidad sobre sus resultados. Asimismo, pocos estudios han evaluado el impacto productivo sobre la ocupación de poblaciones de aves Neotropicales, y menos aún han considerado la influencia que tienen las actividades productivas sobre los mecanismos de colonización y extinción que determinan los patrones de ocupación de dichas poblaciones. El estudio de la ocupación de las especies, así como de su dinámica temporal, resulta de especial interés debido a que la ocupación puede ser utilizada de forma alternativa al análisis de la abundancia, la cual es un parámetro difícil de estimar y que se encuentra ampliamente sesgado por la variación en la detectabilidad entre especies y hábitats (Royle et al. 2005).

Los estudios que han evaluado el efecto de las actividades productivas sobre las aves suelen cimentarse en datos asociados con la presencia/ausencia de las especies, ignorando así el tipo de conductas que los diferentes grupos de aves realizan de manera puntual entre los diversos usos del suelo que componen a los paisajes multifuncionales. Esta limitante es particularmente importante debido a que la presencia de una especie en un hábitat dado no provee de información suficiente para determinar el impacto y la relevancia que los diferentes tipos de uso del suelo ejercen sobre las especies; así, es importante determinar la relevancia de un hábitat para una especie de acuerdo a la forma en la que lo utiliza (Wong y Candolin 2015). Por ejemplo, en una base de datos de presencia/ausencia, sería imposible diferenciar a los individuos que realizan conductas críticas para su sobrevivencia (e.g., reproducción, alimentación) de aquellos que no lo hacen (e.g., aves de paso).

Por último, poco sabemos del efecto de las actividades productivas sobre las interacciones que suceden entre las especies. Dicho conocimiento es importante dado que la interacción que ocurre entre las especies también determina su sobrevivencia (Gilman et al. 2010) e influye sobre su capacidad de utilizar ambientes creados por el ser humano (Robertson et al. 2013). Por ejemplo, la presencia de ciertas especies se puede ver facilitada por interacciones de tipo mutualista con especies taxonómicamente cercanas (Peoples y

Frimpong 2016). Sin embargo, la dirección e intensidad de los efectos provocados por las interacciones ecológicas se ven influenciadas por el contexto ambiental, de tal forma que los hábitats ricos en recursos facilitan la coexistencia de especies cercanas, mientras que la escasez de recursos da pie a procesos de exclusión competitiva entre especies (Juliano 1998, Curtis et al. 2015).

### **Relevancia e impacto del proyecto**

Con el presente trabajo se llevó a cabo una evaluación integral sobre la dinámica de las comunidades y poblaciones de aves asociadas a un paisaje multifuncional comunitario en Oaxaca, al sur de México. Esta evaluación se realizó gracias a la participación activa de miembros de comunidades indígenas y rurales en la compilación de datos, en la selección de las variables de hábitat sujetas a evaluación y en la difusión de resultados. El estudio se centró en examinar los patrones de ocupación de las poblaciones de aves locales, la dinámica de ocupación de especies focales, las conductas realizadas por diferentes grupos de especies y las interacciones interespecíficas de una familia de Passeriformes (i.e., Parulidae). Cabe señalar que el origen y la visión del proyecto se encuentran íntimamente ligados al desarrollo de programas impulsados y desarrollados por las comunidades locales, por instituciones gubernamentales (i.e., CONABIO) y por organismos internacionales (i.e., Banco Mundial, Global Environment Facility). De esta manera, se espera que parte de los resultados aquí presentados deriven en pautas de manejo de paisajes multifuncionales para beneficio de los pobladores y avifaunas locales, así como en la definición de herramientas útiles y tangibles de evaluación y seguimiento que podrían ser incorporadas al Programa de Monitoreo Comunitario de Aves y en el diagnóstico de sistemas productivos. Finalmente, es pertinente destacar que el proyecto es pionero en el uso de modelos de ocupación multiespecíficos para entender el efecto de diferentes tipos de sistemas productivos sobre la probabilidad de ocurrencia de especies de aves Neotropicales.



## **OBJETIVOS GENERALES**

En este trabajo examiné el efecto de diferentes tipos de uso del suelo asociados a un paisaje multifuncional comunitario sobre las poblaciones de aves en la Sierra Norte de Oaxaca, al sur de México. Los usos del suelo evaluados incluyeron aquellos destinados por las comunidades locales para el desarrollo de actividades forestales de extracción de madera, mismas que representan una de las principales actividades económicas productivas de la región. La evaluación del paisaje multifuncional comunitario la realicé por medio de cuatro aproximaciones diferentes, específicamente considerando el efecto de los usos del suelo sobre (a) la ocupación, (b) la dinámica de ocupación, (c) la conducta y (d) las interacciones interespecíficas de diferentes poblaciones y grupos de aves de la zona. Cada una de estas aproximaciones está contenida y desarrollada de forma extensiva en un capítulo. A continuación presento la hipótesis general de este trabajo, así como los objetivos, las hipótesis particulares y las predicciones asociadas a los cuatro capítulos que componen la presente tesis.

## **HIPÓTESIS GENERAL**

La ocupación, la colonización, la diversidad y la proporción de conductas críticas de especies de aves residentes dependientes de bosque se verán favorecidas por los bosques destinados a la conservación, así como por las prácticas de manejo forestal que sean ecológicamente sustentables (e.g., sitios de manejo forestal selectivo, sitios de saneamiento forestal), al mantener la estructura y composición vegetal de las áreas de bosque bajo aprovechamiento. En contraste, las prácticas de manejo forestal que sean ecológicamente perjudiciales para las aves residentes dependientes de bosque (e.g., sitios de manejo forestal intensivo) afectarán negativamente los valores asociados a su ocupación, diversidad y proporción de conductas críticas, al perturbar y modificar drásticamente las características de hábitat de las áreas bajo manejo. Sin embargo, los sitios urbano-agrícolas promoverán valores de ocupación, colonización y diversidad conductual mayores para aves migratorias y especies afines a este tipo de uso del suelo (e.g., especies insectívoras, granívoras, omnívoras). Por último, los usos del suelo con elevado disturbio antropogénico y bajos niveles de cobertura vegetal (e.g., sitios de manejo forestal intensivo) presentarán una mayor ocurrencia de interacciones ecológicas negativas (e.g., competencia), dado que los recursos son más limitados para las especies que

utilizan estos hábitats. No obstante, los usos del suelo con menor grado de disturbio antropogénico y mayores valores de cobertura vegetal (e.g., bosques de conservación, sitios de manejo forestal selectivo) presentarán mayor evidencia de interacciones ecológicas positivas (e.g., mutualismo) debido a la formación de parvadas de especies mixtas que maximizan la localización de recursos y disminuyen el riesgo de depredación.

## *CAPÍTULO I:*

*“Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: An application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines”*

Este capítulo está constituido por un artículo publicado en la revista científica “Forest Ecology and Management” (Ortega-Álvarez et al. 2018). El objetivo principal de esta parte de la investigación fue determinar los efectos de las prácticas de manejo forestal comunitarias (i.e., manejo forestal selectivo e intensivo) sobre la biodiversidad, mediante la evaluación de las relaciones existentes entre las características del hábitat y las probabilidades de ocupación de diferentes grupos de aves (i.e., especies dependientes de bosque, especies asociadas a sitios urbano-agrícolas, especies residentes, especies migratorias) en diferentes temporadas (i.e., verano e invierno). Para ello, utilicé modelos de ocupación de una temporada, los cuales consideran la variación de la detectabilidad entre especies y hábitats. En general, esperaba que las probabilidades de ocupación estuvieran sujetas a la variación ambiental asociada a los diferentes usos del suelo constituyentes del paisaje de estudio (i.e., bosques de conservación, sitios de manejo forestal intensivo, sitios de manejo forestal selectivo, sitios de reforestación, sitios de saneamiento forestal, sitios urbano-agrícolas), así como a los diversos grupos de aves evaluados. En lo particular, preveía que las probabilidades de ocupación de las especies residentes y dependientes de áreas boscosas se incrementarían ante valores altos de cobertura vegetal, característicos de los bosques conservados y promovidos por los sitios de manejo forestal selectivo, de reforestación y de saneamiento forestal. Por otro lado, suponía que las especies migratorias y aquellas dependientes de sitios urbano-agrícolas exhibirían probabilidades de ocupación altas en áreas donde la cobertura vegetal disminuyera a causa de la intensa perturbación antropogénica, como en el caso de los sitios urbano-agrícolas y de manejo forestal intensivo.

## *CAPÍTULO II:*

*“Local colonization and extinction in forestry habitats: a participatory science approach for assessing occupancy dynamics of target bird populations within an indigenous working landscape”*

En este capítulo analicé la dinámica espacio-temporal de la ocupación de aves entre distintos usos del suelo del paisaje de estudio (i.e., bosques de conservación, sitios de manejo forestal selectivo, sitios de manejo forestal intensivo, sitios de saneamiento forestal, sitios urbano-agrícolas) utilizando modelos de ocupación de múltiples temporadas y considerando la variación en la detectabilidad entre especies. De forma particular, identifiqué aquellas características del hábitat que determinaron las probabilidades de colonización y extinción local de poblaciones de aves focales. Para realizar este análisis, seleccioné especies de aves dependientes de bosque, con preferencias ecológicas variadas, distribuciones restringidas o altos valores de vulnerabilidad. Finalmente, produje escenarios de colonización y extinción local de acuerdo con las prácticas de manejo locales, con el propósito de generar recomendaciones de manejo del paisaje para ayudar en la conservación de las poblaciones de aves. En general, esperaba que las probabilidades de colonización de las especies fueran impactadas de forma positiva por el incremento en los valores de las características del hábitat medidas, asociadas específicamente con la cobertura arbustiva, el tamaño de los árboles y la riqueza arbórea. Por otro lado, suponía que las probabilidades de extinción serían mayores ante escenarios donde estas propiedades de la vegetación fueran menores. Con respecto a los usos del suelo, esperaba que los bosques de conservación promovieran la colonización de las especies focales, seguidos por los sitios de manejo forestal selectivo y las áreas de saneamiento forestal. De forma contraria, suponía que los sitios de manejo intensivo y las áreas urbano-agrícolas fomentarían el incremento en las probabilidades de extinción de las especies focales, al contener bajos valores de vegetación.

## *CAPÍTULO III:*

*“Behavior and biodiversity: assessing the impact of working landscapes on Neotropical birds through behavioral responses”*

El objetivo general de este capítulo fue utilizar las conductas de las aves para evaluar el impacto de las actividades antropogénicas sobre la biodiversidad, al examinar el tipo de

conductas que son favorecidas por los diferentes usos del suelo (i.e., bosques de conservación, sitios de manejo forestal selectivo, áreas de saneamiento forestal, sitios urbano-agrícolas) en temporadas distintas (verano e invierno). Específicamente, identifiqué y estimé la proporción de las conductas críticas realizadas por las aves (i.e., alimentación, percha, acicalamiento, agresión, reproducción) que ocurrían en el gradiente de estudio, con el fin señalar aquellos usos del suelo que pudiesen fungir como hábitats complementarios a los bosques de conservación para ensamblajes de aves particulares. Así, esperaba que los bosques de conservación favorecieran una mayor diversidad y proporción de conductas críticas de especies frugívoras, nectarívoras y dependientes de bosque, en comparación con sitios con mayor disturbio antropogénico, tales como las áreas urbano-agrícolas y los sitios de saneamiento forestal. También, suponía que los sitios de manejo forestal selectivo proveerían de hábitats complementarios para aves frugívoras, nectarívoras y dependientes de bosque, lo cual se vería reflejado en un incremento de la proporción de sus conductas en dichas áreas. Por último, esperaba que las aves insectívoras, granívoras, omnívoras, migratorias y residentes dependientes de sitios urbano-agrícolas exhibieran una mayor proporción de sus conductas en los sitios urbano-agrícolas que en los boscosos.

#### *CAPÍTULO IV:*

*“Habitat characteristics and co-occurrence with closely related species: assessing the factors that determine the occupancy of resident wood-warblers in a Neotropical working landscape”*

A lo largo de este capítulo evalué los factores que determinan la ocurrencia de especies de chipes residentes (clase Aves, familia Parulidae) en el paisaje de estudio. Para ello utilicé modelos de ocupación de dos especies, los cuales permiten identificar si las probabilidades de ocupación de las especies de estudio se encuentran influenciadas de forma exclusiva por variables de hábitat o también por la presencia de otras especies. Así, consideré el efecto de variables de hábitat y la presencia de otras especies de chipes, tanto residentes como migratorias, sobre la probabilidad de ocupación de las especies de chipes residentes de estudio. En general, esperaba que las probabilidades de ocupación de los chipes residentes estuvieran determinadas simultáneamente por las características del hábitat y por la presencia de otros chipes. Particularmente esperaba que las características de la vegetación (e.g., riqueza de especies arbóreas, diámetro arbóreo a la altura del pecho, cobertura arbustiva) ejercerían un

efecto positivo sobre la ocupación de los chipes residentes, ya que este grupo depende en gran medida de sitios boscosos (Cleveland Bent 1953, Dunn y Garrett 1997). También suponía que la presencia de especies migratorias afectaría negativamente la ocupación de los chipes residentes, ya que las especies migratorias suelen forrajear de manera eficiente y competir agresivamente por los recursos alimenticios que necesitan para satisfacer sus altos requerimientos energéticos migratorios (Greenberg y Salgado Ortiz 1994, Toms 2011, Sherry et al. 2016). No obstante, esperaba un efecto positivo de la presencia de otros chipes residentes sobre las especies de estudio, dado que el conocimiento que poseen las especies residentes del paisaje podría beneficiar las actividades de forrajeo y de vigilancia de las especies estudiadas mediante la conformación de parvadas de especies mixtas (Powell 1985).

## **SITIO DE ESTUDIO**

El estudio lo desarrollé en las comunidades zapotecas de Capulálpam de Méndez, Santiago Xiacui y La Trinidad de Ixtlán, localizadas en la Sierra Juárez de Oaxaca, al sur de México. Estas comunidades están organizadas a través de una institución igualmente comunitaria conocida como la UZACHI (Unión de Comunidades Productoras Forestales Zapotecos-Chinantecos de la Sierra de Juárez). Esta institución brinda asesoría y seguimiento a la ejecución de las actividades forestales madereras realizadas por las comunidades, siendo la extracción y comercialización de madera la principal actividad productiva desarrollada por las tres comunidades, aunque Capulálpam de Méndez también depende en gran medida del ecoturismo. El área de estudio consta de aproximadamente 6,335.5 ha y está integrada por diferentes usos del suelo, entre los cuales destacan (a) los bosques destinados a la conservación, mismos que están dominados por pinos y encinos, y en los que las comunidades desarrollan actividades de ecoturismo de bajo impacto, procuran la conservación de la biodiversidad y protegen cuerpos de agua; (b) sitios de manejo forestal selectivo, en los cuales las comunidades únicamente aprovechan árboles de tamaños determinados (~30 cm de diámetro) de especies de interés comercial (e.g., *Pinus pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *P. patula*, *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*), preservando en gran medida la estructura de la vegetación tras la extracción del recurso arbóreo; (c) sitios de manejo forestal intensivo, representados por parcelas localizadas al interior del bosque donde se extraen árboles mediante la remoción total de la vegetación presente en el lugar; (d) sitios de reforestación, mismos que originalmente fueron sitios de manejo forestal intensivo y donde las comunidades

han llevado a cabo actividades de revegetación con especies de interés comercial, principalmente *P. patula*; (e) áreas de saneamiento forestal, los cuales son sitios boscosos afectados por la actividad del escarabajo descortezador (*Dendroctonus* sp.) y en donde las comunidades han realizado quemas y remoción de árboles infectados para controlar la plaga, dejando principalmente encinos de tamaño variable y vegetación arbustiva; y finalmente (f) sitios urbano-agrícolas, donde convergen las viviendas de los pobladores locales con jardines, huertos y campos de cultivo.

La selección del sitio de estudio la realicé considerando la confluencia de diferentes factores, tanto de índole económico-productivo como social y biológico, entre los que sobresalen (i) la presencia de altos valores de biodiversidad; (ii) la importancia cultural del sitio; (iii) su localización al interior de las regiones prioritarias de acción definidas y apoyadas por el Corredor Biológico Mesoamericano-México de la CONABIO; (iv) la existencia de un alto interés y participación social en el desarrollo de proyectos productivos sustentables y de monitoreo biológico comunitario; (v) la disponibilidad de programas de ordenamiento territorial; (vi) la convergencia espacial de distintos tipos de sistemas productivos y naturales bajo la influencia de diferentes grados de disturbio antropogénico; y (vii) la disposición de las comunidades locales por adquirir certificaciones de manejo forestal.

## **LA INTEGRACIÓN COMUNITARIA COMO EJE FUNDAMENTAL PARA LA REALIZACIÓN DE ESTE PROYECTO**

En este trabajo consideré la participación de diferentes miembros de comunidades rurales e indígenas del país. En primera instancia, realicé un acercamiento con las comunidades de la Sierra Juárez con el propósito de plantear el proyecto e identificar objetivos, necesidades y metas comunes. Así, se convino que este estudio buscaría solventar las necesidades de las comunidades en temas de monitoreo de aves, asociadas con los compromisos adquiridos con la CONABIO a partir de su participación en el proyecto de Sistemas Productivos Sostenibles y Biodiversidad (SPSB). A *grosso* modo, este proyecto buscó conservar y proteger la biodiversidad por medio del mejoramiento de las prácticas productivas en corredores biológicos prioritarios (Banco Mundial 2012). También, acordé con las comunidades la creación de capacidades humanas locales en materia de identificación de aves, con la finalidad de que a corto y mediano plazo los miembros de las comunidades pudieran desempeñar actividades de monitoreo de aves al interior de sus territorios. De igual manera,

les ofrecí la posibilidad de que dichas capacidades pudieran ser utilizadas para diversificar sus actividades productivas, al incorporar al turismo de observación de aves dentro de los paquetes turísticos ya ofertados por las comunidades. Por ello, en las fases iniciales de este proyecto realicé talleres de capacitación sobre observación, identificación y muestreo de aves, considerando la asistencia de técnicos, guías de turismo locales y otros miembros de cada una de las cuatro comunidades que integran a la UZACHI (incluyendo a Santiago Comaltepec, además de las tres comunidades antes mencionadas). Los talleres de capacitación fueron posteriormente fortalecidos con la realización de actividades de seguimiento en cada una de las visitas hechas a la región. Finalmente, aquellos participantes de los talleres que demostraron mayor interés en el desarrollo de la actividad fueron incluidos en los muestreos de este proyecto.

Debido a que los recursos humanos locales con respecto al muestreo de aves eran inexistentes al inicio de este proyecto, decidí invitar a miembros de la Red de Monitoreo Comunitario de Aves de la CONABIO a colaborar en la toma de datos bajo un esquema de ciencia participativa. Así, tuve la fortuna de compartir y contar con la invaluable participación de Israel Medina Mena (comunidad de Adolfo López Mateos, Veracruz), Esteban Berrones Benítez (comunidad de Alta Cima, Tamaulipas) y Francisco Ramírez Felipe (comunidad de Los Mangos, Veracruz) para la ejecución de este estudio. La selección de los monitores comunitarios antes mencionados la realicé consultando a sus grupos de monitoreo de origen, así como evaluando su experiencia personal para poder llevar a cabo el muestreo de aves. Asimismo, contemplé la capacitación de los monitores invitados en la identificación de las aves del sitio de estudio, otorgándoles materiales sobre las aves regionales y realizando visitas prospectivas al área de trabajo. Cabe destacar que Israel, Esteban y Francisco fueron clave no sólo durante la compilación de datos, sino también al impartir los talleres de capacitación y seguimiento, al involucrar en el proyecto a los miembros de las comunidades de estudio, al desarrollar actividades de sensibilización ambiental a nivel local y al elaborar los productos derivados de la presente tesis.

Otro punto importante de integración de las comunidades en este estudio sucedió durante la selección de las variables de hábitat medidas. En lo particular, conté con el apoyo y asesoría de técnicos de la UZACHI para definir la pertinencia de las variables elegidas, dado que procuré seleccionar atributos de los hábitats que estuvieran relacionados y fueran relevantes para el desempeño de las actividades productivas locales de índole forestal. Por lo tanto, las variables examinadas a lo largo del estudio no solo resultan trascendentes desde el punto de vista ecológico para las aves (i.e., riqueza de especies arbóreas, riqueza de

morfoespecies de arbustos, altitud), sino también desde la perspectiva local de manejo y aprovechamiento forestal (i.e., densidad arbórea, diámetro arbóreo a la altura del pecho, altura máxima arbórea, cobertura del dosel, cobertura arbustiva, tiempo desde el último disturbio antropogénico acontecido en los sitios de muestreo). Esto lo realicé con el fin de poder brindar recomendaciones de manejo contextualizadas a los intereses y actividades productivas comunitarias a partir de los resultados obtenidos de este estudio.



## REFERENCIAS

- Ahlering, M.A. y Faaborg, J. 2006. Avian habitat management meets conspecific attraction: if you build it, will they come? *Auk* 123: 301-312.
- Auld, G., Gulbrandsen, L.H. y Mcdermott, C.L. 2008. Certification schemes and the impacts on forests and forestry. *Annual Review of Environment and Resources* 37: 187-211.
- Banco Mundial. 2001. Proyecto Corredor Biológico Mesoamericano-México. Banco Mundial, Washington DC, EUA.
- Banco Mundial. 2012. México: Proyecto Sistemas Productivos Sostenibles y Biodiversidad. Departamento de Desarrollo Sostenible, Banco Mundial.
- Barnosky, A. D. et al. 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486: 52-58.
- Blackman, A. y Rivera, J. 2010. The evidence base for environmental and socioeconomic impacts of "sustainable" certification. *Resources for the Future*, Washington, DC.
- Bonney, R., Cooper, C.B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K.V. y Shirk, J. 2009. Citizen science: a developing tool for expanding science knowledge and scientific literacy. *BioScience* 59: 977-984.
- Burnett, R.D., Gardali, T. y Geupel, G.R. 2005. Using songbird monitoring to guide and evaluate riparian restoration in salmonid-focused stream rehabilitation projects. *US For Serv Gen Tech Rep PSW 191*: 533-536.
- Chace, J.F. y Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46-69.
- Chambers, S.A. 2008. Birds as environmental indicators: review of literature. *Parks Victoria Technical Series No. 55*.
- Cleveland Bent, A. 1953. Life histories of North American Wood Warblers. Smithsonian Institution, United States National Museum, Pennsylvania.
- Conroy, M.J. 2007. *Branded!:* how the "certification revolution" is transforming global corporations. New Society Publishers, Gabriola Island, BC.
- Curtis, R.J., Brereton, T.M., Dennis, R.L.H., Carbone, C. e Isaac, N.J.B. 2015. Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *Journal of Applied Ecology* 52: 1676-1684.
- de Groot, R. 2006. Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes. *Landscape and Urban Planning* 75: 175-186.

- Dunn, J.L. y Garrett, K. 1997. A field guide to warblers of North America. Houghton Mifflin, New York.
- Durant, D., Tichit, M., Kernéis, E. y Fritz, H. 2008. Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: integrating ecological and livestock system perspectives: a review. *Biodiversity and Conservation* 17: 2275-2295.
- Durst, P.B., McKenzie, P.J., Brown, C.L. y Appanah, S. 2006. Countries facing certification and eco-labelling of forest products in developing countries. *International Forestry Review* 8: 193-200.
- Ebeling, J. y Yasué, M. 2009. The effectiveness of market-based conservation in the tropics: forest certification in Ecuador and Bolivia. *Journal of Environmental Management* 90: 1145-1153.
- Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D. y Ramankutty, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19: 589-606.
- Gardali, T., Holmes, A.L., Small, S.L., Nur, N., Geupel, G.R. y Golet, G.H. 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forest on the Sacramento River, California, U.S.A. *Restoration Ecology* 14: 391-403.
- Giddings, B., Hopwood, B. y O'Brien, G. 2002. Environment, economy and society: fitting them together into sustainable development. *Sustainable Development* 10: 187-196.
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W. y Holt, R.D. 2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 325-331.
- Gottschalk, T.K., Huettmann, F. y Ehlers, M. 2005. Review article: Thirty years of analysing and modelling avian habitat relationships using satellite imagery data: a review. *International Journal of Remote Sensing* 26: 2631-2656.
- Greenberg, R. y Salgado Ortiz, J. 1994. Interspecific defense of pasture trees by wintering Yellow Warblers. *Auk* 111: 672-682.
- Greenwood, J.J.D. 2007. Citizens, science and bird conservation. *Journal of Ornithology* 148: S77-S124.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *Auk* 118: 557-562.
- Juliano, S.A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology* 79: 255-268.

- Lee, T.H. 2013. Influence analysis of community resident support for sustainable tourism development. *Tourism Management* 34: 37-46.
- MacKenzie, D.I. 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *The Journal of Wildlife Management* 69: 849-860.
- Medina, L.K. 2005. Ecotourism and certification: Confronting the principles and pragmatics of socially responsible tourism. *Journal of Sustainable Tourism* 13: 281-295.
- Milder, J.C., et al. 2015. An agenda for assessing and improving conservation impacts of sustainability standards in tropical agriculture. *Conservation Biology* 29: 309-320.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Miller-Rushing, A., Primack, R. y Bonney, R. 2012. The history of public participation in ecological research. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 285-290.
- Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L.A., Rodríguez-Contreras, V., Vargas-Canales, V. M., Puebla-Olivares, F. y Berlanga, H. 2012. Birding for and with people: Integrating local participation in avian monitoring programs within high biodiversity areas in southern Mexico. *Sustainability* 4: 1984-1998.
- Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L.A. y Berlanga, H. 2015. Plumas de multitudes: Integración comunitaria en el estudio y monitoreo de aves en México. CONABIO, México.
- Ortega-Álvarez, R. et al. 2018. Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: an application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines. *Forest Ecology and Management* 409: 56-66.
- Paz Acosta, D.A. 2018. Análisis de las manifestaciones culturales del Programa de Monitoreo Comunitario de Aves en la Reserva de los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de la Ciudad de México, México.
- Peoples, B.K. y Frimpong, E.A. 2016. Biotic interactions and habitat drive positive co-occurrence between facilitating and beneficiary stream fishes. *Journal of Biogeography* 43: 923-931.
- Powell, G.V.N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- Robertson, O.J., McAlpine, C., House, A. y Maron, M. 2013. Influence of interspecific competition and landscape structure on spatial homogenization of avian assemblages. *PLoS ONE* 8: e65299.

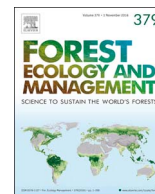
- Royle, J.A., Nichols, J.D. y Kéry, M. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110: 353-359.
- Sallabanks, R., Arnett, E.B. y Marzluff, J.M. 2000. An evaluation of research on the effects of timber harvest on bird populations. *Wildlife Society Bulletin* 28: 1144-1155.
- Sherry, T.W., Johnson, M.D., Williams, K.A., Kaban, J.D., McAvoy, C.K., Hallauer, A.M., Rainey, S. y Xu, S. 2016. Dietary opportunism, resource partitioning, and consumption of coffee berry borers by five species of migratory wood warblers (Parulidae) wintering in Jamaican shade coffee plantations. *Journal of Field Ornithology* 87: 273-292.
- Silvertown, J. 2009. A new dawn for citizen science. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 467-471.
- Stanton, R.L., Morrissey, C.A. y Clark, R.G. 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 254: 244-254.
- Toms, J.D. 2011. Non-breeding competition between migrant American Redstarts (*Setophaga ruticilla*) and resident Adelaide's Warblers (*Dendroica adelaidae*) in the Guánica Biosphere Reserve, southwest Puerto Rico. Thesis de Doctorado. University of Missouri.
- van Kooten, G.C., Nelson, H.W. y Vertinsky, I. 2005. Certification of sustainable forest management practices: a global perspective on why countries certify. *Forest Policy and Economics* 7: 857-867.
- Vandergeest, P. 2007. Certification and communities: Alternatives for regulating the environmental and social impacts of shrimp farming. *World Development* 35: 1152-1171.
- Wong, B.B.M. y Candolin, U. 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* 26: 665-673.
- WWF. 2000. Indigenous and traditional peoples of the world and ecoregion conservation: an integrated approach to conserving the World's biological and cultural diversity. World Wildlife Fund for Nature, Terralingua, Gland, Switzerland.

# CAPÍTULO I

**“IMPROVING THE SUSTAINABILITY OF WORKING  
LANDSCAPES IN LATIN AMERICA:  
AN APPLICATION OF COMMUNITY-BASED MONITORING  
DATA ON BIRD POPULATIONS TO INFORM  
MANAGEMENT GUIDELINES”**

ORTEGA-ÁLVAREZ, R., ZÚÑIGA-VEGA, J.J., RUIZ-GUTIÉRREZ, V., BERRONES BENÍTEZ, E., MEDINA MENA, I. Y RAMÍREZ FELIPE, F. 2018. IMPROVING THE SUSTAINABILITY OF WORKING LANDSCAPES IN LATIN AMERICA: AN APPLICATION OF COMMUNITY-BASED MONITORING DATA ON BIRD POPULATIONS TO INFORM MANAGEMENT GUIDELINES. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 409: 56-66.

**Nota:** los apéndices y materiales suplementarios asociados a este artículo podrán ser solicitados directamente al correo electrónico del primer autor del manuscrito.



# Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: An application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines



Rubén Ortega-Álvarez<sup>a</sup>, J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>a,\*</sup>, Viviana Ruiz-Gutiérrez<sup>b</sup>,  
Esteban Berrones Benítez<sup>c,d</sup>, Israel Medina Mena<sup>c,e</sup>, Francisco Ramírez Felipe<sup>c,f</sup>

<sup>a</sup> Grupo de Ecología Evolutiva y Demografía Animal, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, Mexico

<sup>b</sup> Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, NY 14850, USA

<sup>c</sup> Red de Monitoreo Comunitario de Aves de la CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Liga Periférico-Insurgentes Sur, No. 4903, Col. Parques del Pedregal, Delegación Tlalpan, Ciudad de México 14010, Mexico

<sup>d</sup> Alta Cima, Gómez Farfás, Tamaulipas, Mexico

<sup>e</sup> Adolfo López Mateos, Catemaco, Veracruz, Mexico

<sup>f</sup> Los Mangos, Hueyapan de Ocampo, Veracruz, Mexico

## ARTICLE INFO

### Keywords:

Cropfields  
Forestry  
Occupancy models  
Productive activities  
Shrub cover  
Tree species richness

## ABSTRACT

Balancing the needs of increasing yields of productive systems while adhering to principles of sustainability is one of the most pressing challenges of the 21st century. However, baselines for management guidelines aimed at mitigating the impacts of working landscapes on biodiversity are lacking for the most biodiverse regions in the world. In addition, there is a scarcity of empirical examples of how information collected using community-based approaches can be used to both define management guidelines and measure outcomes for sustainability. In this study, we used bird observations collected by community monitors to identify the functional relationships between bird occupancy and habitat traits to inform management of productive landscapes. Our results indicated that relationships between bird occupancy and habitat traits depended on species residence status and their affinity to urban-cropfield areas. Percentage of shrub cover was found to significantly influence the probability of occurrence across bird species in the landscape, followed by tree diameter, tree species richness, and time since anthropogenic disturbance. Tree species richness was the only habitat trait that was found to have a positive relationship across all species groups. Seasonal variation in the number of bird species related to habitat traits was only important for shrub cover. Following our results, we identified specific management targets for current land use categories (i.e., conservation forests, forestry plots, urban-cropfield areas) to benefit birds. Overall, we concluded that selective forestry management was not entirely detrimental for birds, as it preserves habitat heterogeneity and vegetation structure. In contrast, intensive forestry management was found to be unfavorable for most bird species, likely driven by the clearing of critical vegetation from the area. Our participatory approach for defining research objectives and collecting data to directly inform management guidelines for communal lands, while using robust analytical tools, shows great potential for promoting sustainable working landscapes in biodiverse regions across the globe.

## 1. Introduction

Increasing food security while promoting sustainability in productive landscapes is one of the top priorities for biodiversity conservation worldwide (Griggs et al., 2013; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). The development of a roadmap to achieve these objectives is particularly challenging in dynamic, tropical ecosystems, where high

biodiversity overlaps with accelerated rates of land-use change and important levels of poverty (Adams et al., 2004). In these regions of the world, such as Latin America, productive activities in rural areas often take place within multifunctional landscapes (Fry, 2001), where we can find a mosaic of productive systems and management practices, such as agricultural systems, residential areas, and cattle grazing. Unfortunately, methodologies to assess and adaptively manage such

\* Corresponding author.

E-mail address: [jzuniga@ciencias.unam.mx](mailto:jzuniga@ciencias.unam.mx) (J.J. Zúñiga-Vega).

biodiverse productive landscapes in an integrated manner are still scarce (European Union, 2011; United Nations, 2016).

Rural and indigenous communities are at the nexus of both conservation and development of working landscapes, and represent the social core of land stewardship in tropical ecosystems (Sunderlin et al., 2005). The relevance of these rural and indigenous communities (both referred to as “communities” hereafter) for sustainability is often overlooked but highly critical, as they usually inhabit, own, and manage a considerable proportion of the biodiversity rich ecoregions of the globe (WWF, 2000). As a result, several studies in the last decade have highlighted the active involvement of local communities in determining, monitoring, and managing the effects of their productive activities as a priority task to achieve sustainability in productive landscapes (Lee, 2013; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Ortega-Álvarez et al., 2015).

Current guidelines for sustainable certification schemes for working landscapes in tropical ecosystems are often not empirically tested for their regional efficacy (Auld et al., 2008; Conroy, 2007; van Kooten et al., 2005). As a result, there is little evidence about the conservation value of existing guidelines and sustainable management practices for increasing biodiversity (Blackman and Rivera, 2010; Milder et al., 2015). In addition, most existing guidelines are defined remotely, and do not incorporate the objectives or knowledge of local communities (Durst et al., 2006; Ebeling and Yasué, 2009; Vandergeest, 2007). The integration of local communities into the data collection and decision-making process of management practices and certifications of productive systems is a critical need for sustainability (Medina, 2005). A community-based approach shows great potential towards increasing our current ability to evaluate the impact of existing sustainability guidelines on biodiversity (Vandergeest, 2007), and provide a science-based framework for identifying realistic management interventions to reduce the impacts of productive systems on biodiversity in community-owned landscapes (Ortega-Álvarez et al., 2012; Vandergeest, 2007).

In order to target specific guidelines and practices that are most likely to increase the ecological value of different types of land uses, it is important to evaluate the specific outcomes of these practices on environmental conditions (Gergel et al., 2002; McIntyre and Hobbs, 1999). In addition, it is also crucial to provide robust measures of how environmental changes associated with guidelines and practices influence habitat use by different biological groups (Dahm et al., 2013; Perfecto et al., 2003). If we assume that individuals will avoid habitats that present a cost to their fitness, we can use the probability of use, or occurrence, of bird populations as a metric for evaluating the impact of land-use practices on biodiversity. Among animals, birds have been widely used as a study system to analyze the effects of habitat properties on biodiversity (Chace and Walsh, 2006; Gottschalk et al., 2005; Jones, 2001). Birds represent an excellent model system because they can be efficiently surveyed in a cost-effective manner, respond to human alteration of ecosystems, and exhibit a vast array of different ecological preferences (Burnett et al., 2005; Gardali et al., 2006). Moreover, birds are usually a charismatic and culturally important taxonomical group, they have been successfully used in community-based monitoring efforts, and they are useful for environmental education programs (Ahlering and Faaborg, 2006; Greenwood, 2007).

There is a wealth of information in the field of agroecology on how avian communities use different land-use types and habitat traits in working landscapes. However, most of these studies have not accounted for heterogeneity in detectability among species and habitat types, which have been shown to generate false patterns in the occurrence of species when not accounted for (Archaux et al., 2012; Ruiz-Gutiérrez and Zipkin, 2011). Therefore, when detectability is correlated with land-use type, management guidelines that aim to improve the ecological value of landscapes are likely to be misguided (MacKenzie, 2005). Lastly, few of these studies have been performed with the active participation and collaboration of communities to define the research objectives and collect the data to be used (Barbour and Schlesinger, 2012),

hampering the understanding, management, and development of communal productive lands.

The main objective of this work was to measure the effects of current communal management guidelines and practices in a working landscape on biodiversity, by examining the functional relationships between habitat characteristics of community-managed productive landscapes on bird populations. More specifically, we aimed to identify specific thresholds of traits that could be used to define targets to increase the utility of specific land uses for bird populations. We applied an occupancy modeling framework as a robust and powerful analytical tool for monitoring biodiversity and guiding management decisions (MacKenzie, 2005; MacKenzie et al., 2003) by correcting for potential bias driven by heterogeneity in detection among species and habitat types (Mackenzie et al., 2002). We examined the effect of distinct habitat characteristics on occupancy probability of individual species, considering specific metrics that are related to forestry management activities currently performed by the communities. We further considered ecologically relevant features that have been ignored by local management guidelines and practices, and modeled seasonal variation in the effects of habitat variables on occupancy probability of bird species. Lastly, we used our results to propose key management actions to increase bird occupancy.

Our study provides a cost-effective, efficient approach to improve how we measure the effects of productive activities on biodiversity and define guidelines that are likely to be applied by community members who can directly influence management practices in working landscapes. Methods, results, and management guidelines derived from this study may represent a replicable scheme for other communities around the globe to support livelihoods and biodiversity conservation as a whole.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study landscape

This study was conducted in the Sierra de Juárez region of Oaxaca in southern Mexico. Oaxaca has some of the highest levels of biodiversity and cultural richness in Mexico (Anta Fonseca and Merino, 2003). A large percentage of the most biologically important Mexican forests are located in Oaxaca, and a great number of these are owned and managed by communities (Anta Fonseca, 2007). Community-managed landscapes are different than other types of landscapes (i.e., private lands, state lands) as they are collectively owned and managed by a local group through property rights and obligations. Decisions on most aspects of landscape planning and management are performed by the group through collective consensus. Territorial rights agreed by communities regulate the exclusion, access, use, inheritance, and the alienation of the land and their associated resources (Bray and Merino-Pérez, 2005).

Our research was carried out in collaboration with the “zapotec” and “chinantec” indigenous communities of Santiago Xiacuí, La Trinidad de Ixtlán, Capulálpam de Méndez, and Santiago Comaltepec. These communities are organized in a regional multi-community institution known as the “Association of Zapotecos-Chinantecos Forestry Communities of Sierra de Juárez” (referred to as UZACHI hereafter), which assists these communities in forest management, their main productive activity (Roldán Félix, 2011). Our study area within this landscape (~6335.5 ha) is a mosaic of different land uses, which are owned by three of the four UZACHI communities. Until 1981, regional forests were exploited by a foreign paper mill, but since then, local communities recovered their rights on forests and managed them by their own (Chapela, 2008).

The landscape managed by the UZACHI communities is an ideal study system because: (a) it possess high levels of biodiversity and cultural richness; (b) local governance systems facilitate landscape management processes; (c) community members are interested in

promoting sustainable landscape management practices; (d) the Mesoamerican Biological Corridor (CBM) supports UZACHI to examine the effects of productive activities on social and biological components of the landscape; (e) knowledge on the effects of forestry on the fauna is limited; (f) communities have participated in community-based monitoring schemes; and (g) communities have experience with forestry certifications, and are motivated to attain new ones.

There are six types of land use management categories in our study region: conservation forests (C) are largely composed of pine and oak forests and set aside for wildlife conservation, watershed protection, and ecotourism; intensive forestry management (IM) are clear-cut patches located within larger forest tracts; selective forestry management (SM) are forest patches where only the largest individuals of certain tree species (e.g., *Pinus pseudostrubus*, *P. ayacahuíte*, *P. patula*, *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*) are extracted; reforestation (RE) are former IM small areas (~1 ha) that are actively revegetated with tree species of commercial interest (mainly *P. patula*); forest sanitation areas (FS) are forests where bark beetles (*Dendroctonus* sp.) infected and killed the majority of pines and UZACHI has removed and burned dead and infected trees, leaving mainly small oaks and shrubby vegetation; urban-cropfield areas (U-C) represent mosaics where community members live in modest houses next to small cropfields such as orchards (e.g., *Citrus aurantifolia*, *Prunus persica*, *Prunus serotina* var. *capuli*, *Crataegus mexicana*, *Malus domestica*, *Persea americana*), diverse flowering plants, and other crops (e.g., *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*).

## 2.2. Habitat characteristics

To identify the functional relationship between habitat characteristics currently used for local forestry management activities and avian communities, we focused on 6 metrics: tree density, average tree diameter at breast height, average arboreal height, percent tree cover, percent shrub cover, and time since last anthropogenic disturbance. In addition, we included 3 ecologically relevant features that are influenced by local practices but currently not considered in management guidelines: tree species richness, shrub species richness, and altitude. We measured all variables on the ground, at each point count station (2827.43 m<sup>2</sup> per station) where we surveyed birds (n = 151 stations). All cover variables were visually estimated by the same observer. Average values for tree diameter at breast height and arboreal height were calculated by measuring those trees located at the center and at the four main cardinal points of the bird count station. Time since last anthropogenic disturbance was determined with the aid of community members and represented the number of days that had passed since human activities were performed within the count station. Community forestry technicians were consulted during this process to make sure that our habitat variables could be efficiently measured and were appreciated by community members, in order to provide feasible management recommendations. From our set of habitat characteristics, we selected those that differed among management categories to detect differences in the composition of bird communities across categories. We removed variables that were highly correlated (i.e.,  $r > 0.6$ ,  $r < -0.6$ ) from our set of habitat traits (Appendix A), and analyzed the intrinsic variability in the remaining habitat characteristics across land uses to select variables with high levels of dispersion. The only exceptions were percent shrub cover and tree species richness which exhibited a correlation of 0.61; however, these two habitat traits exhibited wide variation among land uses and, hence, we decided to include both of them in our analyses. This reduced the number of habitat characteristics to four: average tree diameter at breast height (DBH), percent shrub cover (SC), time since last anthropogenic disturbance (TIME), and tree species richness (TSR).

## 2.3. Bird surveys and study species

We surveyed birds in 151 point count stations separated by a

minimum distance of 200 m (Bibby et al., 2000), during the winter (January–February) and summer (June) of 2016 to account for seasonal variation in habitat use by bird species. The location of the point count stations was determined following a spatially-balanced sampling design (i.e., 30 stations for C, 3 stations for IM, 48 stations for SM, 7 stations for RE, 25 stations for FS, 38 stations for U-C) (Stevens and Olsen, 2004). We performed surveys during a four-hour period that began at sunrise, when bird activity is highest (Ralph et al., 1993). To avoid temporal bias due to variations in bird activity during the morning, we randomly altered the visitation sequence to each observation site. We performed 10-min fixed-radius (30 m determined by using markers) point counts to survey birds, recording all heard or seen individuals within the sampling area (CLO and CONABIO, in press). Each point count station was surveyed using a robust design sampling approach (MacKenzie et al., 2003) to correct for heterogeneity in detectability among habitat types (Ruiz-Gutiérrez and Zipkin, 2011). Each primary sampling event was composed of 6 replicates, where three independent observers (Mackenzie and Royle, 2005) simultaneously counted all individuals seen or heard. All observers were previously trained on local bird identification skills. We recorded a total of 134 and 118 bird species in winter and summer, respectively. Nevertheless, due to sample size restrictions, we were only able to model functional relationships between occupancy and habitat traits for 42 and 46 bird species during winter and summer, respectively.

## 2.4. Data analysis

We applied single-season occupancy models (MacKenzie et al., 2006) to detection histories of individual bird species separately for both winter and summer. We standardized model covariates (i.e., DBH, SC, TIME, TSR) for each season and modeled occupancy ( $\psi$ ) and detection ( $p$ ) probabilities as a function of these covariates using the R statistical software (R Core Team, 2015) and the “unmarked” package (Fiske and Chandler, 2011).

We constructed our candidate model set by modeling detection probability as a function of DBH and SC, and occupancy probability as a function of DBH, SC, TSR, and TIME, using the “dredge” function in the “MuMIn” package (Barton, 2016). Interactions among variables were not considered, in order to avoid overparameterization and to facilitate the interpretation of results for management purposes. Model selection and model averaging of regression coefficients were performed based on the second order Akaike’s information criterion (AICc) using the “MuMIn” package (Barton, 2016; Burnham and Anderson, 2002). Habitat traits that were present in the majority of the best-supported models (> 50% of models) were considered to influence species occupancy/detectability (Appendix B). We used  $\chi^2$  tests of homogeneity to compare between summer and winter the number of species that were affected by each habitat trait. We conducted a separate homogeneity test for each habitat trait and for each of two different categorizations of our study species: resident versus migratory species, and species that were only detected in urban-cropfield land uses (referred to as U-C specialists hereafter) versus non U-C specialists.

We modeled positive relationships with habitat traits to identify thresholds in occupancy probability to help inform management. We used model-averaged estimates of model coefficients to generate predictive curves for each trait. With the purpose of facilitating the visualization and applicability of our predictions, we analyzed the response of species occupancy to variation of habitat traits under three different scenarios: (i) lack of the trait (absence scenario), (ii) presence of the trait with an intermediate value (intermediate scenario), and (iii) presence of the trait with its highest possible value (peak scenario). Finally, we suggested a critical value for each habitat trait, which might be taken into account during management activities to enhance occupancy probabilities for most species. Critical values were visually defined by considering the inflection points where the slopes became steeper (i.e., threshold values of the habitat trait above which



occupancy would increase considerably). In those cases where the relationships between occupancy and habitat traits were best represented by a straight line without inflection point, we used the average of the habitat trait as the critical value.

### 3. Results

#### 3.1. Study species

We determined functional relationships between occupancy and habitat traits for 42 and 46 bird species during winter and summer, respectively (Appendix C). In the winter, 71.4% of species were residents, 14.3% were endemic species, 26.2% were winter migratory species, and 2.4% were altitudinal migrants. In addition, 71.4% of species occurred in multiple types of land use management categories. However, 28.6% of the species were only detected in urban-cropfield land uses (U-C specialists). In the summer, 95.7% of species were residents, 15.2% were endemic, and 4.3% represented summer migratory species. A total of 65.2% of species occurred in multiple types of land use management categories, and 34.8% were U-C specialists.

#### 3.2. Functional relationships between species occupancy and habitat traits

Relationships between bird occurrence patterns and habitat characteristics were species-specific. Nevertheless, our model selection process based on an information-theoretic approach (Burnham and Anderson, 2002), showed that SC was a key trait in determining bird occupancy across the largest number of species, followed by DBH, TSR, and TIME (Table 1, Figs. 1 and 2). We found a significant difference between summer and winter in the number of resident and migratory species affected by SC ( $\chi^2 = 3.90$ ,  $df = 1$ ,  $P = .048$ ). The number of species affected by the other habitat traits (i.e., TIME, TSR, DBH) did not differ significantly between seasons (Table 1).

#### 3.3. Thresholds of habitat characteristics

Important responses in occupancy were observed for TSR and SC (Figs. 3 and 4). In particular, a scenario with a high number of tree species (i.e., > 15 species) was related to an increase in occupancy probability of most bird species, whereas no tree species richness would result in extremely low occupancy values for many species (Table 2). No current land uses within our study site exhibited average values of TSR equal or higher to the critical value (> 12 tree species). Nevertheless, SM, C, and U-C showed average values of TSR that were closest to the critical value (Figs. 3 and 4).

An increase in SC detonated a rise of occupancy probabilities for many bird species (Figs. 3 and 4). Absence of SC restricted most bird occupancies to probability values below 0.2 (Table 2, Figs. 3 and 4).

**Table 1**

Relationships between occupancy of bird species and habitat traits among seasons. Habitat traits that influenced species occupancy were determined through model selection, based on an information-theoretic approach (Burnham and Anderson, 2002). The number of species affected by each trait is given for winter and summer. We show within parenthesis the number of species that were positively (+) and negatively (–) affected by each habitat trait. Given that TIME showed little variation among sampling points from U-C areas, we excluded this variable when modeling occupancy for U-C specialist species. SC = percent shrub cover, DBH = average tree diameter at breast height, TSR = tree species richness, TIME = time since last anthropogenic disturbance, U-C = urban-cropfield areas. Asterisks indicate a significant difference between summer and winter in the number of resident and migratory species affected by habitat traits.

Season	Habitat trait	All species	Resident species	Migratory species	U-C specialists	Non U-C specialists
		Total (+, –)	Total (+, –)	Total (+, –)	Total (+, –)	Total (+, –)
Winter	SC	31 (16, 15)	23 (13, 10)*	8 (3, 5)*	10 (0, 10)	21 (16, 5)
	DBH	28 (11, 17)	19 (8, 11)	9 (3, 6)	12 (0, 12)	16 (11, 5)
	TSR	21 (20, 1)	16 (16, 0)	5 (4, 1)	10 (10, 0)	11 (10, 1)
	TIME	12 (5, 7)	9 (5, 4)	3 (0, 3)	–	12 (5, 7)
Summer	SC	37 (13, 24)	34 (13, 21)*	3 (0, 3)*	15 (0, 15)	22 (16, 9)
	DBH	31 (11, 20)	27 (11, 16)	4 (0, 4)	13 (0, 13)	18 (11, 7)
	TSR	24 (21, 3)	20 (17, 3)	4 (4, 0)	13 (13, 0)	11 (8, 3)
	TIME	12 (8, 4)	12 (8, 4)	0	–	12 (8, 4)

However, most species increased their occupancy probability above 0.2 when SC exceeded the critical value (i.e., > 50% of shrub cover). During winter, C and SM exhibited average values of SC above the critical value. In the summer, average values of SC were higher than the critical value for C, SM, RE and IM.

Most occupancy probabilities increased gradually with increases in DBH (Figs. 3 and 4). Highest occupancy probabilities, among all predictions, were obtained for the scenario that included the largest DBH values (Table 2). The absence of trees would result in occupancies below 0.4. No current land use exhibited average values of DBH equal or higher to the suggested critical value (> 35 cm). However, C sites exhibited an average DBH that was quite close to the critical value (Figs. 3 and 4).

In only a few species, occupancy was associated with TIME (Table 2). In all these cases occupancy probabilities increased similarly and gradually as this habitat trait increased (Figs. 3 and 4). The effect of TIME on occupancy probabilities was greater during summer than during winter. Only C exhibited average values of TIME that were higher than the critical value (> 20.5 years).

### 4. Discussion

Our results showed that shrub cover significantly influenced the probability of occurrence across bird species in the landscape, followed by tree diameter, tree species richness, and time since anthropogenic disturbance. Although the directionality of the functional relationships between the probability of occupancy and habitat traits was related to the residence status of the species and to their affinity to urban-cropfield areas, tree species richness must be considered as a key landscape trait as it had a positive relationship across all species groups. Given that the livelihood of local communities mainly depends on forestry activities, we urge local stakeholders to preserve high tree species richness values, mainly within areas where forestry activities are conducted. To increase the presence of forest bird species beyond conservation and selective management sites, it is crucial to maintain high values of shrub cover and tree diameters within all the land uses that constitute the community-managed productive landscape. Even though we analyzed separately the responses of bird occupancy to different habitat traits, we recognize the need to consider the complex effects of the simultaneous modification of several landscape traits. Our participatory approach for defining research objectives and collecting data to directly inform management guidelines for communal lands, while using robust analytical tools, shows great potential for promoting sustainable working landscapes.

#### 4.1. Functional relationships between species occupancy and habitat traits

Overall, the specific relationship between occupancy probability

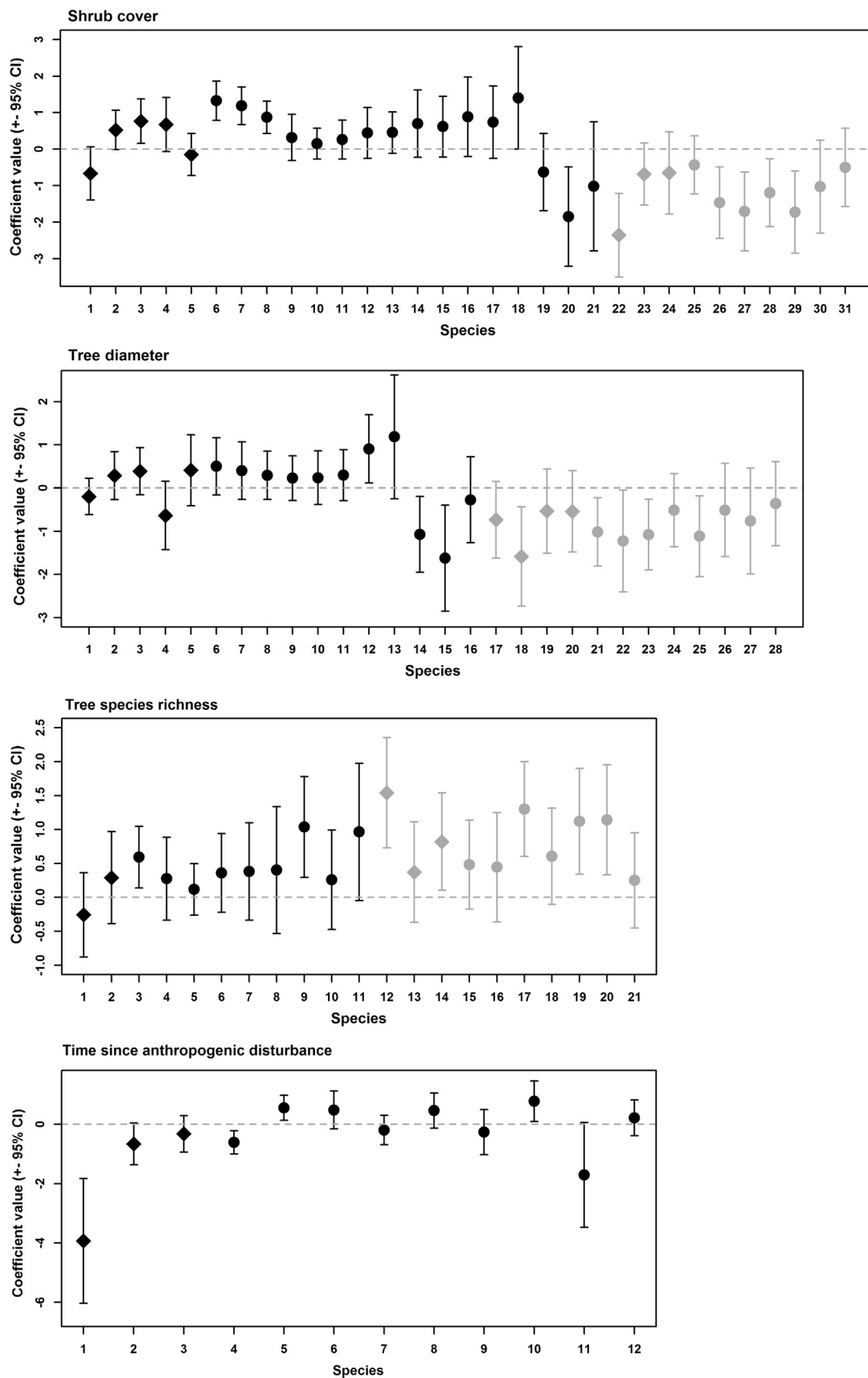


Fig. 1. Regression coefficients derived from models that examine variation in occupancy probabilities of different bird species as functions of four habitat traits during winter. Dashed lines indicate a regression coefficient equal to zero. Gray dots correspond to species only found within the urban-cropland land use. Resident species are denoted with circles, while winter migratory species are represented with diamonds. Species represented by each of the numbers on the “x” axis are specified in Appendix D.

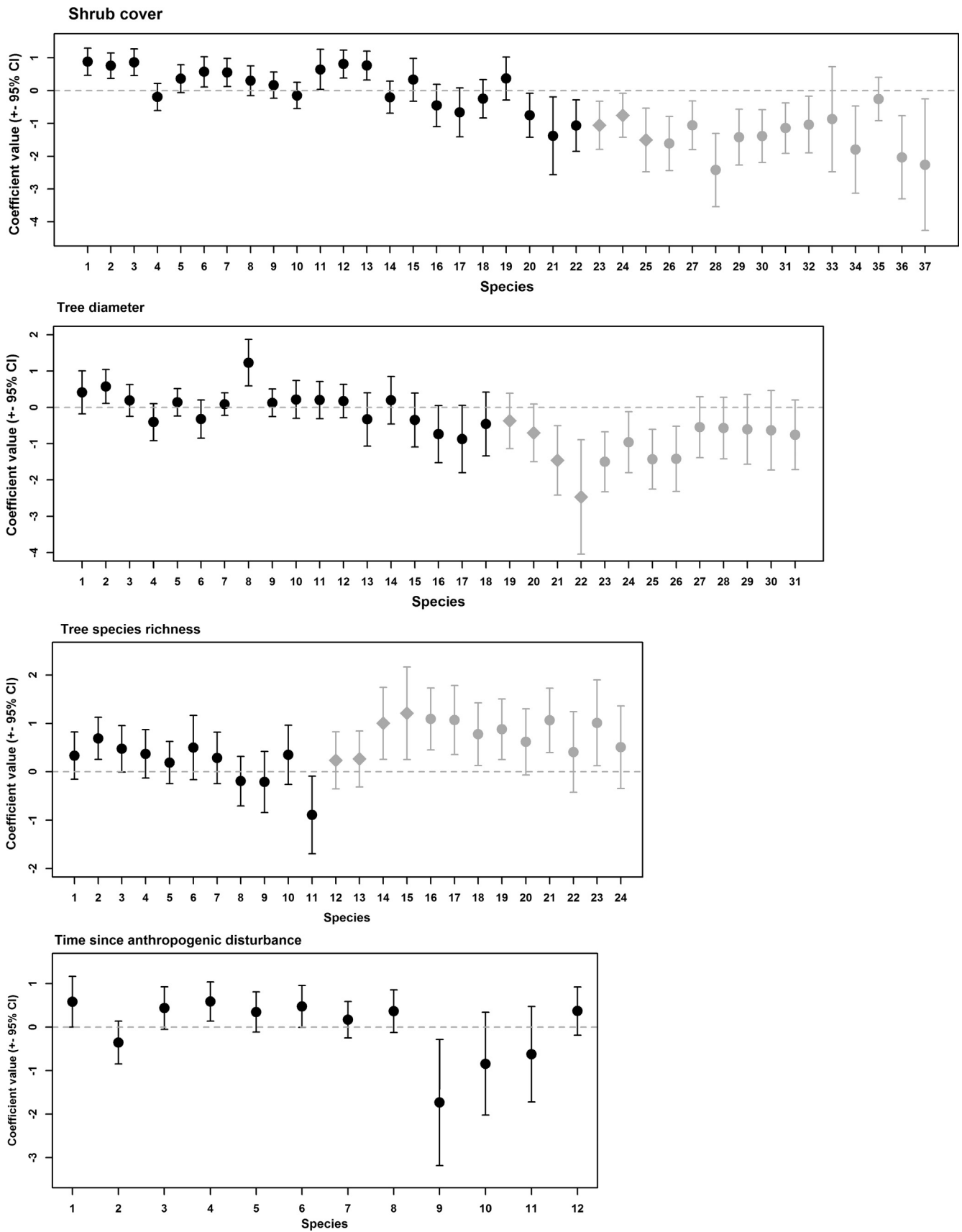


Fig. 2. Regression coefficients derived from models that examine variation in occupancy probabilities of different bird species as functions of four habitat traits during summer. Dashed lines indicate a regression coefficient equal to zero. Gray dots correspond to species only found within the urban-cropfield land use. Resident species are denoted with circles, while summer migratory species are represented with diamonds. Species represented by each of the numbers on the “x” axis are specified in Appendix D.

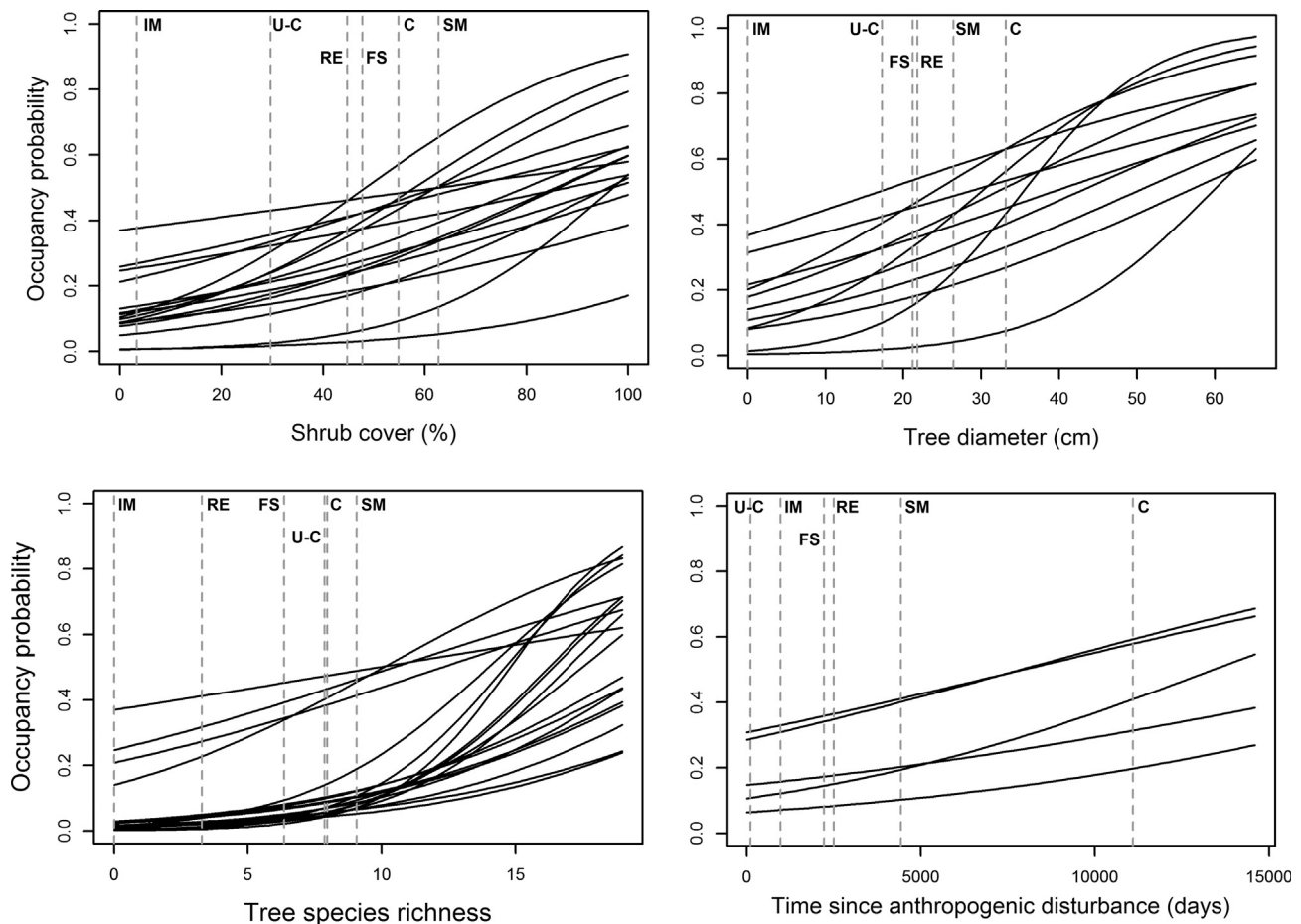


Fig. 3. Predicted relationships between occupancy probabilities of bird species and four habitat traits during winter. Each slope represents a different species. Only species which had a positive response are shown. Average values of habitat traits for each land-use are specified with a dashed line. IM = intensive forestry management plots; U-C = urban-croplands; RE = reforestation plots; FS = forest sanitation areas; C = conservation forests; SM = selective forestry management plots.

and habitat traits greatly depended on species' residence status and association with urban settlements and croplands. Seasonal variation in the number of bird species related to habitat traits was only important for SC, possibly as a result of the importance of this trait on breeding bird activities (Peh et al., 2005; Pons et al., 2003; Tilghman, 1987). Tree species richness was shown to have a positive effect across all groups of species, regardless of their residence status or affinity to U-C. Tree species richness has been identified as an important habitat trait for birds within well-preserved forests, agricultural, urban, and forestry ecosystems (Felton et al., 2008; Harvey et al., 2006; MacGregor-Fors et al., 2009). A large number of tree species increases the heterogeneity of ecosystems, favoring resource availability for different bird species from diverse taxonomic groups (MacGregor-Fors et al., 2009).

Biological and ecological differences between U-C specialists and forest-dependent birds might greatly explain variations in the functional relationships of habitat traits and occupancy probability. On the one side, U-C specialist birds are mainly represented by species that are tolerant to high levels of anthropogenic disturbance, which is usually associated with the reduction of SC and DBH. Diminishing SC has been suggested to benefit U-C specialists as large values of shrub cover augment predation risk (Fernández-Juricic et al., 2002; Lima et al., 1987) and reduce the preferred foraging substrates for this particular group of birds (i.e., ground, herb strata). Moreover, U-C specialists are highly tolerant to the constant disturbance produced by humans in urban and agricultural lands. Species like *Passer domesticus*, *Haemorhous mexicanus*, *Aphelocoma woodhouseii*, and *Molothrus aeneus* are clearly able to use microhabitats and resources from tropical urban environments (MacGregor-Fors and Ortega-Álvarez, 2011), whereas others like

*Spinus psaltria*, *Zenaida asiatica*, *Passerina caerulea*, and *Melospiza lincolnii* thrive within croplands as they find shelter and feed on the seeds provided by this dynamic land use (Zuria and Gates, 2013).

On the other side, we observed a remarkably different pattern for forest-dependent birds, which were well represented within the non U-C specialists group. Occupancy of most of these species was positively related to SC, DBH, and TIME. Forest birds are dependent on shrub cover as it provides refuge, food, and nesting sites (Díaz, 2006; Domínguez-López and Ortega-Álvarez, 2014; McElhinny et al., 2006; Pons et al., 2003). This habitat trait was particularly important for species that thrive at the understory of the forest, such as *Henicorhina leucophrys*, *Catharus occidentalis*, *Catharus frantzii*, *Basileuterus belli*, and *Arremon brunneinucha*. In addition, large trees represent a key resource for local forest birds (e.g., *Patagioenas fasciata*, *Aphelocoma unicolor*, *Lepidocolaptes affinis*, *Certhia americana*), as tree size is positively related to the generation of microhabitat heterogeneity and structural complexity of vegetation (Manning et al., 2006; Regnery et al., 2013). Particularly, large trees increase the variety of foraging and nesting sites for birds (Lindenmayer et al., 2012; Newton, 1994; Orians, 1969), and provide crucial perching (Fernández-Juricic et al., 2005), resting (Dean et al., 1999), and preening sites for numerous avian species (Ramos-Ordoñez and Arizmendi, 2011).

Winter and summer occupancy probabilities of particular forest species like *Campylorhynchus megalopterus*, *Myadestes occidentalis*, and *Certhia americana* were related to sites that have not been altered by human activities for a long time. Hence, these species may be used as bioindicators of low-managed forests. Occupancies of other species were related to TIME, but only during summer (i.e., *Lampornis*

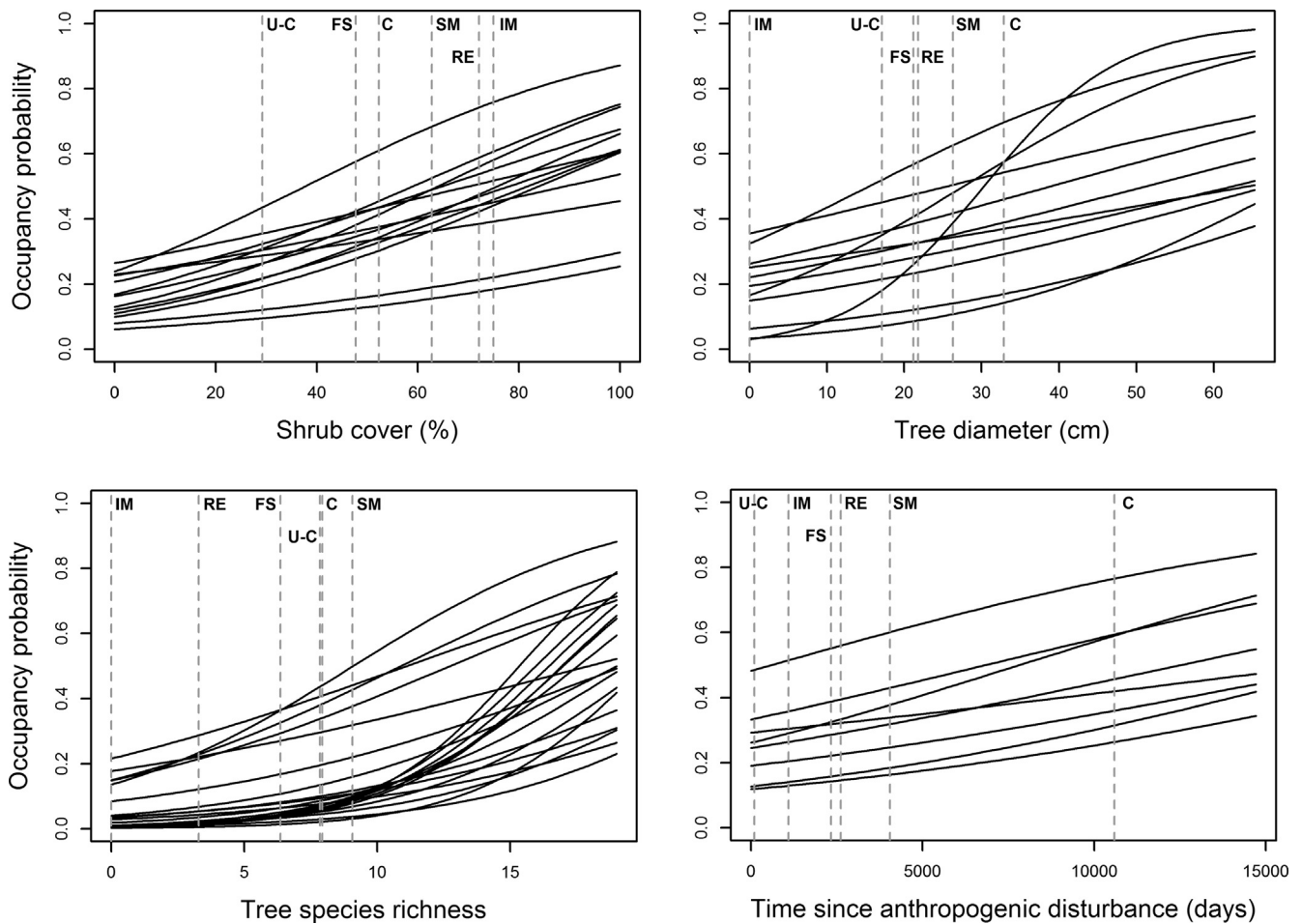


Fig. 4. Predicted relationships between occupancy probabilities of bird species and four habitat traits during summer. Each slope represents a different species. Only species which had a positive response are shown. Average values of habitat traits for each land-use are specified with a dashed line. IM = intensive forestry management plots; U-C = urban-croplands; RE = reforestation plots; FS = forest sanitation areas; C = conservation forests; SM = selective forestry management plots.

*amethystinus*, *Trogon mexicanus*, *Empidonax occidentalis*, *Oreothlypis superciliosa*, *Basileuterus belli*). As birds might shift habitat requirements between seasons (Gilroy et al., 2010; Heredia et al., 2015; Wiktander et al., 2001), such species could depend on low-managed forests, particularly for their breeding and post-breeding success.

Many winter and all summer migratory species were negatively related to SC, DBH, and TIME. The lowest values for these habitat traits were found within intensively human-modified land uses (e.g., urban settlements, croplands, intensively managed forests). In fact, most

migratory birds included in our analyses were species well known for their high tolerance to anthropogenic disturbance, at least within their migratory grounds (e.g., *Vireo gilvus*, *Stelgidopteryx serripennis*, *Leiostyris celata*, *Setophaga auduboni*, *Cardellina pusilla*, *Icterus bullockii*, *Molothrus aeneus*, *Melospiza lincolni*, *Piranga ludoviciana*, *Pheucticus ludovicianus*). Human settlements and croplands have been pinpointed as major food sources and habitats with reduced predatory pressures for birds (Chace and Walsh, 2006; Dhindsa and Saini, 1994). Migrants may need to feed more intensively to increase their chances of surviving

Table 2

Occupancy probabilities under different habitat trait scenarios. Number of species positively related to the trait, range of probabilities for the three distinct scenarios, and critical values are provided per habitat trait and season. The value of the habitat trait that we used as reference for defining each scenario is specified within parenthesis. TSR = tree species richness, SC = percent shrub cover, DBH = average tree diameter at breast height, TIME = time since last anthropogenic disturbance.

Habitat trait	Season	Number of species	Absence scenario	Intermediate scenario	Peak scenario	Critical value
TSR	Winter	20	0–0.38	0.01–0.42	0.17–0.7	> 12 tree species
	Summer	21	0–0.21 (0 species)	0.01–0.42 (7 species)	0.11–0.76 (15 species)	> 12 tree species
SC	Winter	16	0–0.38	0.01–0.5	0.19–0.9	> 50% cover
	Summer	13	0.03–0.27 (0%)	0.16–0.6 (50%)	0.25–0.9 (100%)	> 50% cover
DBH	Winter	11	0–0.38	0.08–0.6	0.5–0.97	> 35 cm
	Summer	11	0.02–0.37 (0)	0.13–0.67 (30 cm)	0.33–0.98 (60 cm)	> 35 cm
TIME	Winter	5	0.08–0.3	0.17–0.48	0.28–0.7	> 20.5 years
	Summer	8	0.11–0.49 (1 day)	0.2–0.7 (20.5 years)	0.22–0.83 (41.1 years)	> 20.5 years



their migratory journey and, thus, may take advantage of increased food availability in urban and cropfield areas (i.e., winter migrants; Stillman and Goss-Custard, 2002). In addition, summer migrants may experience a lower predation risk in urban and cropfield areas during their breeding activities (Chace and Walsh, 2006). These results stress the need to consider the systems where people live and grow their food within landscape management guidelines, as they are important to migratory species.

#### 4.2. Thresholds of habitat characteristics: Implications for landscape management

Our results suggest that modifying TSR and SC could result in important changes in species occurrence patterns. Thus, both variables must be given careful consideration when managing the landscape, especially for bird species of conservation interest. Particularly, high values of such habitat traits (i.e., TSR > 12 species; SC > 50%) should be fostered to increase occupancy probabilities of several species, such as forest-dependent birds. In addition, although the modification of DBH affected a lower number of bird species, it should receive special attention by local managers because large values of this habitat trait (i.e., > 35 cm) have the potential to promote remarkably high occupancy probabilities, mostly for non U-C specialists. Even though TIME was clearly important for some bird species, our results suggested that maintaining areas unaffected for a long time (i.e., > 20.5 years) might not benefit most bird species.

Mean values of the habitat traits for conservation forests were equal (i.e., SC, TIME) or similar (i.e., DBH, TSR) to critical values. Hence, this particular land use promoted the use of most non U-C species, as reported by previous studies (Felton et al., 2008). In contrast, forestry land uses (SM and IM) were quite divergent between each other and may have drastically different impacts on bird habitat use. Patches with selective management maintain an average value of SC that is actually higher than the estimated critical value, as well as an average value of TSR that is close to the corresponding critical value. Although the selective management of forests modifies local ecosystems, it might not be too detrimental for birds, because through this activity trees with particular features are removed from the site, but habitat heterogeneity and vegetation structure is preserved (Sallabanks and Arnett, 2005). In order to further enhance the attractiveness of SM for birds, we suggest leaving within extraction sites a relatively high number of trees with a DBH larger than 35 cm.

Particular attention must be given to the intensive management of forests, since it reduced bird use for almost all species through the complete removal of vegetation in the area. Although average values of shrub cover within IM increased significantly from winter to summer, we observed that only a single invasive fern (i.e., *Pteridium* sp.) was responsible for this increase. Controlling this species must be of priority concern for local stakeholders to protect the structure and composition of local forests.

Average values of all habitat traits within reforestation and forestry sanitation patches were below their suggested critical values, with the only exception of SC in reforestation patches during summer. Thus, more effective efforts from communities are needed in order to enhance the attractiveness of these land uses for birds. Reforestation patches deserve special attention, because these represent sites where recovery activities are implemented after intensive forestry management. Specifically, average values of SC, DBH, and TSR must be increased in the near future to emulate original forests and foster habitat restoration. To increment these values, we recommend removing dead and burnt trees, allowing the natural regrowth of herbs and shrubs, increasing the distance among reforested trees, and performing multi-species reforestations.

Managing land uses where people live and produce their food is essential to conserve biodiversity (Pimentel et al., 1992). In order to manage urban and cropfield land uses for enhancing bird occupancies,

we suggest increasing SC, DBH, and TSR values at this particular land use. Given that we perceived that local people are keen to decorate their gardens and commercialize fruit, we recommend increasing the number of tree species by incorporating ornamental and fruit trees within private and collective properties. Finally, in case of future expansions of urban or agricultural areas, we suggest avoiding cutting down trees, especially the largest ones.

## 5. Conclusions

Conservationists and scientists usually claim for the modification of productive activities in order to achieve sustainability (Yoccoz et al., 2001). However, the fact is that managers and stakeholders need tools for assessing and identifying those activities needed to preserve biodiversity. In addition to identifying essential habitat traits that should be taken into account when evaluating and managing a productive landscape with the purpose of increasing the presence of bird species, we have provided a particular methodological and analytical approach for this type of assessments. The starting point should be to engage communities in the identification of particular habitat traits that are both ecologically relevant and important for their own productive activities. Then, modeling the potential responses of biodiversity to local productive activities represents a practical tool for communities and stakeholders to design plausible and effective management guidelines. Final decisions on landscape management will be up to communities. Future research activities should involve evaluating the outcomes of local decision-making, which might set the conditions needed to carry out an adaptive management of the landscape.

We believe that it is essential to develop locally-based approaches that incorporate site conditions (e.g., political, biological, economic, social, cultural, geographical) to better inform management guidelines and practices for communal lands. Through our participatory approach, we provided empirical robust results using community-based data to guide the sustainability of working landscapes. Our participatory framework could be locally adapted to other regions of the world, showing great potential to provide a baseline to inform management guidelines for landscapes where different productive activities are performed. We call for further participatory research within working landscapes owned and managed by communities, as they are the social core of many developing countries.

## Acknowledgements

We are grateful to the UZACHI and the communities of Capulálpam de Méndez, Santiago Xiacui, Santiago Comaltepec, and La Trinidad de Ixtlán for supporting and making possible this project. We are thankful to Rubén Ortega Gaytán, Patricia Álvarez, Dulce Paz, Laura Jiménez, Rafael Calderón, Leonel Bautista, Leonel Valdéz, Tío Toño, Javier Paz, Abel Martínez, Humberto Berlanga, Daniel Ocaña, Israel Solano-Zavaleta and the Red de Monitoreo Comunitario Huilotl Toxtlan, for all their teachings and assistance. We thank María del Coro Arizmendi and Luis A. Sánchez González for their invaluable exchange of ideas that considerably improved this paper. This work was supported by the Rufford Foundation and the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO; SPSB project). The present work is submitted as a partial fulfillment of the requisites for RO-A to obtain the Ph. D. degree in the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM. As part of the Posgrado en Ciencias Biológicas of the UNAM, RO-A received a Ph. D. scholarship from CONACYT (327503).

## Appendices. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.033>.

## References

- Adams, W.M., Aveling, R., Brockington, D., Dickson, B., Elliott, J., Hutton, J., Roe, D., Vira, B., Wolmer, W., 2004. Biodiversity conservation and the eradication of poverty. *Science* 80 (306), 1146–1149.
- Ahlering, M.A., Faaborg, J., 2006. Avian habitat management meets conspecific attraction: if you build it, will they come? *Auk* 123, 301–312.
- Anta Fonseca, S., 2007. Áreas naturales de conservación voluntaria. Estudio elaborado para la Iniciativa Cuenca, México.
- Anta Fonseca, S., Merino, L., 2003. El manejo comunitario de los recursos naturales en Oaxaca. *Common. Prop. Resour. Dig.* 66, 1–3.
- Archaux, F., Henry, P.-Y., Gimenez, O., 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods Ecol. Evol.* 3, 188–194. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00142.x>.
- Auld, G., Gulbrandsen, L.H., McDermott, C.L., 2008. Certification schemes and the impacts on forests and forestry. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 187–211. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.enviro.33.013007.103754>.
- Barbour, W., Schlesinger, C., 2012. Who's the boss? Post-colonialism, ecological research and conservation management on Australian Indigenous lands. *Ecol. Manage. Restor.* 13, 36–41. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-8903.2011.00632.x>.
- Barton, K., 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6 < <http://cran.r-project.org/package=MuMIn> > .
- Bibby, C., Burgess, N., Hill, D., Mustoe, S., 2000. *Bird census techniques*. Academic Press, Great Britain.
- Blackman, A., Rivera, J., 2010. The evidence base for environmental and socioeconomic impacts of “sustainable” certification. *Resources for the Future*, Washington, DC.
- Bray, D.B., Merino-Pérez, L., 2005. La experiencia de las comunidades forestales en México: veinticinco años de silvicultura y construcción de empresas forestales comunitarias. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible A.C., Fundación Ford, México, D. F.
- Burnett, R.D., Gardali, T., Geupel, G.R., 2005. Using songbird monitoring to guide and evaluate riparian restoration in salmonid-focused stream rehabilitation projects. *US For. Serv. Gen. Tech. Rep. PSW* 191, 533–536.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Chace, J.F., Walsh, J.J., 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landsc. Urban Plan.* 74, 46–69. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>.
- Chapela, F., 2008. Revisión retrospectiva del desarrollo de la UZACHI. *Estudios Rurales y Asesoría Campesina*, A. C., Unión de Comunidades Productoras Forestales y Agropecuarias Zapoteco-Chinanteca, Oaxaca, México.
- CLO, CONABIO, in press. *Manual ilustrado PROALAS para aves terrestres*. Cornell Lab of Ornithology, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Conroy, M.J., 2007. *Branded!: How the “Certification Revolution” is Transforming Global Corporations*. New Society Publishers, Gabriola Island, BC.
- Dahm, V., Hering, D., Nemitz, D., Graf, W., Schmidt-Kloiber, A., Leitner, P., Melcher, A., Feld, C.K., 2013. Effects of physico-chemistry, land use and hydromorphology on three riverine organism groups: a comparative analysis with monitoring data from Germany and Austria. *Hydrobiologia* 704, 389–415. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-012-1431-3>.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., Jeltsch, F., 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *J. Arid Environ.* 41, 61–78.
- Dhindsa, M.S., Saini, H.K., 1994. *Agricultural ornithology: an Indian perspective*. *J. Biosci.* 19, 391–402.
- Díaz, L., 2006. Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine woodlands in Spain. *For. Ecol. Manage.* 223, 54–65. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.061>.
- Domínguez-López, M.E., Ortega-Álvarez, R., 2014. The importance of riparian habitats for avian communities in a highly human-modified Neotropical landscape. *Rev Mex Biodivers* 85, 1217–1227. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.43849>.
- Durst, P.B., McKenzie, P.J., Brown, C.L., Appanah, S., 2006. Countries facing certification and eco-labelling of forest products in developing countries. *Int. For. Rev.* 8, 193–200.
- Ebeling, J., Yasué, M., 2009. The effectiveness of market-based conservation in the tropics: forest certification in Ecuador and Bolivia. *J. Environ. Manage.* 90, 1145–1153. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.05.003>.
- Union, European, 2011. *Sustainable food consumption and production in a resource-constrained world – The 3rd SCAR Foresight Exercise*. European Union, Luxembourg.
- Felton, A., Wood, J., Felton, A.M., Hennessey, B., Lindenmayer, D.B., 2008. Bird community responses to reduced-impact logging in a certified forestry concession in lowland Bolivia. *Biol. Conserv.* 141, 545–555. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2007.11.009>.
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M.D., Lucas, E., 2002. Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Can. J. Zool.* 80, 1212–1220. <http://dx.doi.org/10.1139/Z02-104>.
- Fernández-Juricic, E., Poston, R., De Collibus, K., Morgan, T., Bastain, B., Martin, C., Jones, K., Treminio, R., 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male House Finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the Western U.S. *Urban Habitats* 3, 49–69.
- Fiske, I.J., Chandler, R.B., 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *J. Stat. Softw.* 43, 1–23.
- Fry, G.L.A., 2001. Multifunctional landscapes – towards transdisciplinary research. *Landsc. Urban Plan* 57, 159–168. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-2046\(01\)00201-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00201-8).
- Gardali, T., Holmes, A.L., Small, S.L., Nur, N., Geupel, G.R., Golet, G.H., 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forest on the Sacramento River, California, USA. *Restor. Ecol.* 14, 391–403.
- Gergel, S.E., Turner, M.G., Miller, J.R., Melack, J.M., Stanley, E.H., 2002. Landscape indicators of human impacts to riverine systems. *Aquat. Sci.* 64, 118–128.
- Gilroy, J.J., Anderson, G.Q.A., Grice, P. V., Vickery, J.A., Sutherland, W.J., 2010. Mid-season shifts in the habitat associations of Yellow Wagtails *Motacilla flava* breeding in arable farmland. *Ibis (Lond 1859)* 152, 90–104.
- Gottschalk, T.K., Huettmann, F., Ehlers, M., 2005. Review article: Thirty years of analysing and modelling avian habitat relationships using satellite imagery data: a review. *Int. J. Remote Sens.* 26, 2631–2656. <http://dx.doi.org/10.1080/01431160512331338041>.
- Greenwood, J.J.D., 2007. Citizens, science and bird conservation. *J. Ornithol.* 148, S77–S124. <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-007-0239-9>.
- Griggs, D., Stafford-Smith, M., Gaffney, O., Rockström, J., Öhman, M., Shyamsundar, P., Steffen, W., Glaser, G., Kanie, N., Noble, I., 2013. Sustainable development goals for people and planet. *Nature* 495, 305–307.
- Harvey, C.A., Medina, A., Merlo Sánchez, D., Vilchez, S., Hernández, B., Saenz, J.C., Maes, J.M., Casanoves, F., Sinclair, F.L., 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecol. Appl.* 16, 1986–1999.
- Heredia, A., Ortega-Álvarez, R., Calderón-Parra, R., Rodríguez-Contreras, V., 2015. Primer reporte del chipé azulnegro (*Setophaga caeruleascens*) para el Distrito Federal, México. *Huit. Rev. Mex. Ornitol.* 16, 66–69.
- Jones, J., 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118, 557–562.
- Lee, T.H., 2013. Influence analysis of community resident support for sustainable tourism development. *Tour Manage.* 34, 37–46. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tourman.2012.03.007>.
- Lima, S.L., Wiebe, K.L., Dill, L.M., 1987. Protective cover and the use of space by finches: is closer better? *Oikos* 50, 225–230.
- Lindenmayer, D.B., Blanchard, W., Mccburney, L., Blair, D., Banks, S., Likens, G.E., Franklin, J.F., Laurance, W.F., Stein, J.A.R., Gibbons, P., 2012. Interacting factors driving a major loss of large trees with cavities in a forest ecosystem. *PLoS One* 7, 1–16. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0041864>.
- MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R., 2011. Fading from the forest: bird community shifts related to urban park site-specific and landscape traits. *Urban For Urban Green* 10, 239–246.
- MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R., Schondube, J.E., 2009. In: *On the ecological quality of urban systems: an ornithological perspective*. 51–66. In: Graber, D.S., Birmingham, K.A. (Eds.), *Urban Planning in the 21st Century*. Nova Science Publishers Inc.
- MacKenzie, D.I., 2005. What are the issues with presence-absence data for wildlife managers? *J. Wildl. Manage.* 69, 849–860.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G., Franklin, A.B., 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84, 2200–2207. <http://dx.doi.org/10.1890/02-3090>.
- Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248–2255.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L., Hines, J.E., 2006. *Occupancy estimation and modeling*. 10.2981/0909-6396(2006)12[450:OEAMIP]2.0.CO;2. Elsevier Academic Press, USA, Inferring patterns and dynamics of species occurrence, Elsevier Publication Press.
- Mackenzie, D.I., Royle, J.A., 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *J. Appl. Ecol.* 1105–1114. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x>.
- Manning, A.D., Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biol. Conserv.* 132, 311–321. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.023>.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2006. Fauna-habitat relationships: a basis for identifying key stand structural attributes in temperate Australian eucalypt forests and woodlands. *Pacific Conserv. Biol.* 12, 89–110.
- McIntyre, S., Hobbs, R., 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conserv. Biol.* 13, 1282–1292.
- Medina, L.K., 2005. Ecotourism and certification: Confronting the principles and pragmatics of socially responsible tourism. *J. Sustain. Tour* 13, 281–295. <http://dx.doi.org/10.1080/01434630508668557>.
- Milder, J.C., Arbutnot, M., Blackman, A., Brooks, S.E., Giovannucci, D., Gross, L., Kennedy, E.T., Komives, K., Lambin, E.F., Lee, A., Meyer, D., Newton, P., Phalan, B., Schroth, G., Semroc, B., Van Rikxoort, H., Zrust, M., 2015. An agenda for assessing and improving conservation impacts of sustainability standards in tropical agriculture. *Conserv. Biol.* 29, 309–320. <http://dx.doi.org/10.1111/cobi.12411>.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276.
- Orians, G.H., 1969. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50, 783–801.
- Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L.A., Berlanga, 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, D. F.
- Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L.A., Rodríguez-Contreras, V., Vargas-Canales, V.M., Puebla-Olivares, F., Berlanga, H., 2012. *Birding for and with people: Integrating local participation in avian monitoring programs within high biodiversity*

- areas in Southern Mexico. *Sustainability* 4, 1984–1998. <http://dx.doi.org/10.3390/su4091984>.
- Peh, K.S., de Jong, J., Sodhi, N.S., Lim, S.L., Yap, C.A., 2005. Lowland rainforest avifauna and human disturbance: persistence of primary forest birds in selectively logged forests and mixed-rural habitats of southern Peninsular Malaysia. *Biol. Conserv.* 123, 489–505. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.010>.
- Perfecto, I., Mas, A., Dietsch, T., Vandermeer, J., 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodivers. Conserv.* 12, 1239–1252.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E., Corzilius, D.B., 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *Bioscience* 42, 354–362.
- Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E., Prodon, R., 2003. The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodivers. Conserv.* 12, 1843–1860.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing < <http://www.r-project.org/> > .
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F., 1993. *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. *Director* 144, 1–41.
- Ramos-Ordoñez, M.F., Arizmendi, M.D.C., 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *J. Arid Environ.* 75, 757–762. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.013>.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol. Indic.* 34, 221–230. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003>.
- Roldán Félix, E., 2011. *Silvicultura comunitaria en la UZACHI*. *Foro Nacional de Silvicultura Comunitaria, México*, D.F.
- Ruiz-Gutiérrez, V., Zipkin, E.F., 2011. Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* 2, 1–14. <http://dx.doi.org/10.1890/ES10-00207.1>.
- Sallabanks, R., Arnett, E.B., 2005. Accommodating birds in managed forests of North America: A review of bird-forestry relationships. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191*, USA.
- Stevens, D.L., Olsen, A.R., 2004. Spatially balanced sampling of natural resources. *J. Am. Stat. Assoc.* 99, 262–278. <http://dx.doi.org/10.1198/016214504000000250>.
- Stillman, R.A., Goss-Custard, J.D., 2002. Seasonal changes in the response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to human disturbance. *J. Avian Biol.* 33, 358–365.
- Sunderlin, W.D., Angelsen, A., Belcher, B., Burgers, P., Nasi, R., Santoso, L., Wunder, S., 2005. Livelihoods, forests, and conservation in developing countries: an overview. *World Dev.* 33, 1383–1402. <http://dx.doi.org/10.1016/j.worlddev.2004.10.004>.
- Tilghman, N.G., 1987. Characteristics of urban woodlands affecting breeding bird diversity and abundance. *Landsc. Urban Plan.* 14, 481–495.
- United Nations, 2016. *Global sustainable development report*. Department of Economic and Social Affairs, New York.
- van Kooten, G.C., Nelson, H.W., Vertinsky, I., 2005. Certification of sustainable forest management practices: a global perspective on why countries certify. *For. Policy Econ.* 7, 857–867. <http://dx.doi.org/10.1016/j.forpol.2004.04.003>.
- Vandergest, P., 2007. Certification and communities: Alternatives for regulating the environmental and social impacts of shrimp farming. *World Dev.* 35, 1152–1171. <http://dx.doi.org/10.1016/j.worlddev.2006.12.002>.
- Wiktander, U., Olsson, O., Nilsson, S.G., 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biol. Conserv.* 100, 387–395.
- WWF, 2000. *Indigenous and traditional peoples of the world and ecoregion conservation: an integrated approach to conserving the World's biological and cultural diversity*. World Wide Fund for Nature, Terralingua, Gland, Switzerland.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., Boulinier, T., 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 16, 446–453. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02205-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02205-4).
- Zuria, I., Gates, J.E., 2013. Community composition, species richness, and abundance of birds in field margins of central Mexico: local and landscape-scale effects. *Agrofor. Syst.* 87, 377–393. <http://dx.doi.org/10.1007/s10457-012-9558-9>.



# CAPÍTULO II

**“LOCAL COLONIZATION AND EXTINCTION**

**IN FORESTRY HABITATS:**

**A PARTICIPATORY SCIENCE APPROACH FOR ASSESSING  
OCCUPANCY DYNAMICS OF TARGET BIRD POPULATIONS  
WITHIN AN INDIGENOUS WORKING LANDSCAPE”**

**Nota:** los apéndices y materiales suplementarios asociados a este artículo podrán ser solicitados directamente al correo electrónico del primer autor del manuscrito.

1 **Local colonization and extinction in forestry habitats: a participatory science approach for**  
2 **assessing occupancy dynamics of target bird populations within an indigenous working landscape**

3

4 Rubén Ortega-Álvarez<sup>1</sup>, Esteban Berrones Benítez<sup>2</sup>, Israel Medina Mena<sup>3</sup>, Viviana Ruiz-Gutiérrez<sup>4</sup>,  
5 María del Coro Arizmendi<sup>5</sup>, Luis A. Sánchez-González<sup>6</sup>, and J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>1\*</sup>

6

7 <sup>1</sup>Grupo de Ecología Evolutiva y Demografía Animal, Departamento de Ecología y Recursos Naturales,  
8 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de  
9 México, 04510, México.

10 <sup>2</sup>Alta Cima, Gómez Farías, Tamaulipas, México.

11 <sup>3</sup>Red de Monitores Comunitarios de Aves “Huilotl Toxtlan”, Los Tuxtlas, Veracruz, México.

12 <sup>4</sup>Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, New York,  
13 14850, USA.

14 <sup>5</sup>Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores  
15 Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala,  
16 Tlalnepantla, Estado de México, 05490, México.

17 <sup>6</sup>Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias,  
18 Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 04510, México.

19

20 \*Corresponding author: [jzuniga@ciencias.unam.mx](mailto:jzuniga@ciencias.unam.mx)

21

22 **Abstract**

23 Addressing occupancy dynamics by estimating colonization and extinction probabilities provide  
24 information about the sites throughout the landscape that are being avoided or preferred by populations.  
25 This information results critical for evaluating the impact of commercial activities on wildlife.  
26 Including local people into occupancy dynamics research might increase the efficiency of surveys and  
27 facilitate the management of working landscapes in search of sustainability. We analyzed the spatio-  
28 temporal dynamics of bird occupancy by employing multi-season occupancy models and considering  
29 imperfect detectability of species within a Neotropical working landscape composed of conservation  
30 forests, forestry plots, and urban-cropfield areas. Particularly, we identified those habitat traits that  
31 determined colonization and extinction probabilities of forest bird species with different ecological  
32 preferences, restricted distributions, and high vulnerability scores. Data gathering was performed with  
33 the active participation of community members. Finally, we provided colonization and extinction  
34 scenarios according to regional land use practices to recommend management activities. Shrub cover  
35 functioned as a key habitat feature for local colonization of most target birds, possibly because of the  
36 crucial feeding, shelter, and breeding resources that it provides. Increasing values of tree size and tree  
37 species richness might enhance micro-habitat complexity, which might result in an important habitat  
38 selection factor for different bird species, mainly arboreal ones. High shrub cover, tree size, and tree  
39 species richness values promoted by selective forestry management activities might be fostering  
40 colonization probabilities of forest-dependent birds within such commercial land use. However,  
41 reduced values of habitat characteristics found within intensive forestry management plots might result  
42 detrimental for colonization of birds. Local colonization and extinction as mechanisms that determine  
43 occupancy should be considered for evaluating commercial practices and guiding management  
44 activities for preserving biodiversity. Community-based biological monitoring could aid on both  
45 evaluating commercial practices and applying management guidelines in search of sustainability.

46

47 Keywords: citizen science, forestry, landscape management, metapopulation, multi-season occupancy  
48 analysis, urban-cropfield areas.  
49  
50  
51

## 52 **Introduction**

53 Occupancy by animal populations vary through time. Changes in occurrence could be determined by  
54 several factors including seasonality, natural history of species, ecological interactions, and  
55 disturbances (Jones 2001, Richmond et al. 2010). The dynamics of wildlife occupancy can be explored  
56 through a metapopulation ecology approach by analyzing local colonization and extinction processes of  
57 spatially structured populations (Hanski 1994). In this context, local colonization represents a shift  
58 from unoccupied to occupied sites, whereas local extinction is related with a transition from occupied  
59 to unoccupied sites (Hanski 1994, MacKenzie et al. 2003). Addressing local colonization and  
60 extinction processes, as well as the factors that influence them, is fundamental for ecology and  
61 conservation biology as they determine the persistence of animal populations through space and time  
62 (MacKenzie et al. 2006).

63         Current efforts for assessing changes in animal occurrence have barely taken into account the  
64 effect of detectability and seasonality on their results and recommendations (Ruiz-Gutiérrez and Zipkin  
65 2011). Occupancy modeling is a robust analytical tool for evaluating wildlife habitat use by  
66 considering the influence of detectability and temporal variability on estimations (Royle et al. 2005).  
67 Multi-season occupancy models rely on metapopulation theory as they provide information about the  
68 sites throughout the landscape that are being avoided or preferred by populations through the  
69 estimation of extinction and colonization probabilities, respectively (MacKenzie et al. 2003).  
70 Additionally, multi-season occupancy modeling enables the incorporation of habitat covariates, which  
71 results useful for identifying key habitat traits that attract (promote colonization) or dissuade (promote  
72 extinction) wildlife occurrence (MacKenzie et al. 2006).

73         During the last decades, human activities have become the main force that influence changes in  
74 occupancy of biological populations. As a result of land use change, habitat degradation and  
75 destruction have increased extirpation and extinction processes for an important number of wildlife  
76 groups worldwide (Tilman et al. 1994). Still, a reduced number of species have taken advantage from

77 anthropogenic habitat conversion and have increased their colonization rates, as for the case of exotic  
78 species (Brown and Sax 2004). Hence, a growing conservation concern has emerged to understand the  
79 dynamics and the factors that affect wildlife occurrence (MacKenzie et al. 2006) to develop human-  
80 dominated landscapes that maintain a balance between the colonization and extinction rates of  
81 populations and secure their persistence for the long-term (Marzluff 2005).

82         Across megadiverse regions of the world, high biodiversity areas are owned, used, and managed  
83 by rural and indigenous communities (referred to as “communities” hereafter) as working landscapes,  
84 where human land uses that are relevant for their ecological, cultural, and commercial properties  
85 intermingle (Abrams and Bliss 2013, Garnett et al. 2018). Thus, biodiversity conservation in these  
86 regions is closely-linked to performing commercial practices that have low negative impacts on  
87 biodiversity while securing the economic and cultural needs of local communities (Fisher and  
88 Christopher 2007). In this way, a participatory science approach could result useful for engaging local  
89 stakeholders into the construction and application of management guidelines that aim to increase the  
90 sustainability of commercial practices (Ortega-Álvarez et al. 2018a). Moreover, including local  
91 communities into participatory research could favor data gathering on wildlife populations through a  
92 cost-efficient design (Lawson et al. 2015), which results critical for evaluating long-term effects of  
93 human disturbances on wildlife given that it might be logistically difficult to implement, expensive,  
94 time consuming, and troublesome for many species (Clutton-Brock and Sheldon 2010).

95         In this study we analyzed the spatio-temporal dynamics of bird occupancy within a Neotropical  
96 working landscape by employing multi-season occupancy models and considering imperfect  
97 detectability of species. Particularly, we identified those habitat traits that determined colonization and  
98 extinction probabilities of target bird populations. Data gathering and the selection of measured habitat  
99 traits was performed with the active participation of community members. Firstly, we selected forest  
100 bird species with different ecological preferences, restricted distributions, and high vulnerability scores  
101 according to a regional assessment (Berlanga et al. 2010) to perform our analyses. Then, we identified

102 those habitat traits that affected colonization and extinction probabilities of target species by using  
103 multi-season occupancy models. Finally, we provided colonization and extinction scenarios according  
104 to regional land use practices to recommend management activities within the working landscape for  
105 aiding bird conservation.

106

## 107 **Methods**

### 108 *Study landscape*

109 We performed our study in collaboration with “zapotec” indigenous communities of Sierra Juárez,  
110 Oaxaca State, southern Mexico. The working landscape is managed by communities mainly for  
111 forestry purposes and it contains five main types of land use categories: conservation forests (C), which  
112 are largely composed of pine and oak forests and set aside for wildlife conservation, watershed  
113 protection, and ecotourism; selective forestry management plots (SM), which are forest patches where  
114 only the largest individuals of certain tree species (e.g. *Pinus pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *P. patula*)  
115 are extracted; intensive forestry management plots (IM), which are clear-cut and revegetated patches  
116 located within larger forest tracts; forest sanitation areas (FS), which are forests where trees that were  
117 killed or infected by bark beetles (*Dendroctonus* sp.) have been burned or removed by communities;  
118 and urban-cropfield areas (U-C), which are composed of modest houses intermingled with orchards,  
119 diverse flowering plants, and crops.

120

### 121 *Habitat characteristics*

122 We measured eight ecologically relevant features for bird occurrence at each point count station where  
123 we surveyed birds, in order to determine the functional relationship between habitat traits and the  
124 dynamics of bird occupancy: tree species richness, tree density, average tree diameter at breast height,  
125 average arboreal height, percent tree cover, shrub species richness, percent shrub cover, and altitude.  
126 Habitat characteristics were selected following their ecological importance for birds, as well as the

127 relevance that they had for the forestry activities developed by local communities. A unique observer  
128 visually estimated all vegetation cover variables. We calculated average values for tree diameter at  
129 breast height and arboreal height by measuring trees located at the center and at the four cardinal points  
130 of the bird count station.

131 We performed our analyses exclusively with those habitat variables with relatively high  
132 variability across the study landscape to determine ecological differences among land uses. Moreover,  
133 we excluded variables that were highly correlated (i.e.  $r > 0.6$ ,  $r < -0.6$ ). In this way, we used three  
134 habitat characteristics for our single-species, multi-season occupancy analyses: average tree diameter at  
135 breast height (DBH), percent shrub cover (SC), and tree species richness (TSR). DBH values were  
136 highest in conservation forests and selective management plots, and lowest within intensive  
137 management plots and urban-cropfield areas (Table 1). SC was highest in selective and intensive  
138 management plots, whereas minimum values occurred in urban-cropfield areas. TSR showed maximum  
139 values within selective forestry management plots, and minimum scores were representative of  
140 intensive forestry management plots.

141

#### 142 *Bird surveys and target species*

143 To account for inter-annual and seasonal variability in bird occupancy, we performed a total of five  
144 sampling events from 2016 to 2018, which included three winters (January-February) and two summers  
145 (June). We surveyed birds from 151 point count stations separated by a minimum distance of 200 m to  
146 acquire independent data (Bibby et al. 2000). We located point count stations following a spatially-  
147 balanced sampling design (i.e. 30 stations for C, 10 stations for IM, 48 stations for SM, 25 stations for  
148 FS, 38 stations for U-C) (Stevens and Olsen 2004). Bird surveys endured a four-hour period beginning  
149 at sunrise to cover bird peak activity (Ralph et al. 1993). We avoided temporal bias regarding variations  
150 in diurnal bird activity by randomly altering survey sequence at each point count station. We recorded  
151 all heard or seen bird individuals within 10-min fixed-radius (30 m) point counts (CLO and CONABIO



152 in press). Each survey consisted in 6 replicates, where three independent observers (Mackenzie and  
153 Royle 2005) simultaneously counted all birds seen or heard. Members of communities actively  
154 participated during bird surveys. All observers were previously trained on local bird identification.

155 We recorded a total of 185 species during all sampling events. However, most of them were not  
156 feasible to be included in a multi-season occupancy analysis as they were low-numbered, elusive, or  
157 low-recorded. Thus, from this pool of species we selected a multifaceted group of 11 target species  
158 including the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*), the Bumblebee  
159 Hummingbird (*Atthis heloisa*), the Spot-crowned Woodcreeper (*Lepidocolaptes affinis*), the Brown  
160 Creeper (*Certhia americana*), the Brown-backed Solitaire (*Myadestes occidentalis*), the Russet  
161 Nightingale-Thrush (*Catharus occidentalis*), the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*),  
162 the Olive Warbler (*Peucedramus taeniatus*), the Chestnut-capped Brushfinch (*Arremon brunneinucha*),  
163 the Golden-browed Warbler (*Basileuterus belli*), and the Red Warbler (*Cardellina rubra*) (Appendix 1).  
164 We prioritized our selection on those species that exhibited an important number of records during  
165 surveys, were considered under risk by the Mexican Government (SEMARNAT 2010), were endemic  
166 to Mexico (Berlanga et al. 2015), were dependent on forested areas, or possessed high/severe  
167 vulnerability scores. Vulnerability scores followed those proposed by Partners in Flight (Panjabi et al.  
168 2005), which were estimated by considering population size, breeding range, non-breeding range,  
169 threats during the breeding season, threats during the non-breeding season, and population trend.  
170 Scores range from 4 to 20, with increasing values representing higher vulnerability. In particular,  
171 vulnerability scores of our study species varied between 8 and 16 (Appendix 1). Moreover, we focused  
172 on species from diverse trophic and taxonomic groups to account for a diverse assortment. We also  
173 favored year-round residents over migrants within our species selection process as resident species may  
174 be more vulnerable to anthropogenic activities given that they are less mobile and are subjected to local  
175 human disturbances all year long (Sekercioglu 2007). Nevertheless, we decided to consider the  
176 Bumblebee-Hummingbird as a target species despite its altitudinal migratory movements because it is a

177 poorly-known endemic species of Mexico and exhibits a high vulnerability score (i.e. 14) (Berlanga et  
178 al. 2015, Ortega-Álvarez et al. 2018b).

179

### 180 *Data analysis*

181 We implemented single-species, multi-season occupancy models that account for imperfect  
182 detectability of species to examine the relationships between habitat characteristics and local  
183 colonization and extinction probabilities of target bird populations across the landscape (Mackenzie et  
184 al. 2003, Mackenzie et al. 2006). We used the R package “unmarked” (Fiske and Chandler 2011) to  
185 model the probability of occupancy for the first year ( $\psi_1$ ), the probability of colonization of an  
186 unoccupied site by the species ( $\gamma$ ), the probability of the local extinction of the species at an occupied  
187 site ( $\epsilon$ ), and the probability of detecting the species ( $p$ ). All these parameters were modeled as functions  
188 of habitat covariates (i.e. DBH, SC, TSR). Covariates were standardized to a mean of zero and variance  
189 of one before model fitting. The candidate model set was constructed with the R package “MuMIn”  
190 (Barton 2016). We modeled detection probability as a function of DBH and SC. The probability of  
191 occupancy for the first year, the probability of colonization, and the probability of extinction of the  
192 species were modeled as functions of DBH, SC, and TSR. We considered additive models with two  
193 covariates for each parameter within the candidate model set to perform our estimations, but we  
194 excluded interactions among variables to avoid overparameterization and to facilitate interpretation of  
195 results. Model selection was performed based on the second-order Akaike's Information Criterion  
196 (AICc) (Burnham and Anderson 2002). Habitat traits were considered to influence occupancy,  
197 colonization, extinction, and detection probabilities of study species when 95% confidence intervals of  
198 average beta coefficients did not include zero.

199 We used model-averaged estimates of model coefficients to predict the effect of habitat  
200 characteristics on local colonization and extinction probabilities of target species. Following Ortega-

201 Álvarez et al. (2018a), we used these predictions to determine the response of local colonization and  
202 extinction probabilities under absence (lack of trait), intermediate (intermediate value of trait), and  
203 peak (highest possible habitat value) habitat scenarios. Also, we analyzed the predictions performed for  
204 each species to identify the habitat values at which the inflection of predictive curves occurred. Then,  
205 we used these values for identifying a mean value for all species, which was denominated as a “critical  
206 value”. In this way, critical values denote the particular value of each habitat trait that promotes a  
207 sudden change in the colonization/extinction probabilities of most of the species that were influenced  
208 by such trait. Habitat scenarios and critical values could be simultaneously used as visually-attractive  
209 and practical tools for informing local producers about the potential effects of particular productive  
210 practices and extractive intensities on biodiversity, and ultimately taking management decisions.

211

## 212 **Results**

### 213 *Shifts on bird occupancy*

214 Habitat characteristics that affected colonization probabilities were species-specific (Table 2). Still, SC  
215 showed to be a crucial trait because it was positively related with local colonization probabilities of the  
216 majority of species (8 out of 11; 72% of target species). DBH promoted local colonization of the  
217 Amethyst-throated Hummingbird, the Spot-crowned Woodcreeper, and the Brown Creeper (3 out of 11;  
218 27% of target species), whereas TSR positively affected colonization probabilities of the Brown-  
219 backed Solitaire and the Chestnut-capped Brushfinch (2 out of 11; 18% of target species). Measured  
220 habitat characteristics did not influence extinction probabilities of the vast majority of target species. In  
221 fact, we only determined that SC was negatively related to the probability of extinction of the  
222 Bumblebee-Hummingbird (1 out of 11; 9% of target species) (Table 2).

223 According to our predicted scenarios (Table 3), the absence of SC keeps low (<0.2) the  
224 colonization probabilities of all target species (Figure 1a). However, values above 50% of such trait  
225 might increase colonization probabilities for most species. Among land uses, IM, SM, and C exhibited

226 SC values that exceeded the suggested critical value (Table 3). Colonization probabilities of the three  
227 species that were affected by DBH (i.e. Amethyst-throated Hummingbird, Spot-crowned Woodcreeper,  
228 Brown Creeper) were below 0.1 when small trees were present (Figure 1b). However, colonization  
229 raised abruptly as the size of trees increased. C alone showed DBH values above the suggested critical  
230 value (>30 cm). The probability of colonization of the Brown-backed Solitaire and the Chestnut-  
231 capped Brushfinch increased gradually with TSR (Figure 1c). Elevated colonization probabilities might  
232 be expected in U-C, C, and SM, as these land uses showed the greatest TSR values (>7). The extinction  
233 probability of the Bumblebee-Hummingbird was extremely affected by SC (Figure 2); the absence of  
234 this trait supposed a ~0.7 extinction probability for the species, whereas an area covered completely by  
235 shrubs is expected to diminish extinction probability below 0.2. Land uses with SC values >50% were  
236 IM, SM, and C.

237

## 238 **Discussion**

239 We observed that the habitat traits that determined colonization probabilities of birds within the  
240 forestry landscape varied among species. As a general pattern, we suggest that shifts on bird occupancy  
241 might be related with the quest of species to obtain resources for survival, in such a way that species  
242 might prefer colonizing heterogeneous habitats that offer the possibility of acquiring abundant and  
243 high-quality resources. In this context, increased values of shrub cover, tree size, and tree species  
244 richness might contribute to increasing habitat complexity and fostering colonization probabilities of  
245 bird species. Particularly, shrub cover functioned as a key habitat feature for local colonization of most  
246 target forest-dependent birds, which stresses the need to increase and preserve high levels of such  
247 habitat trait across the working landscape. Shrub cover might heavily determine shifts on bird  
248 occupancy because of the temporal variability on the feeding, shelter, and breeding resources that it  
249 provides. Increasing values of tree size and tree species richness might enhance micro-habitat  
250 complexity, which might result in an important habitat selection factor for different bird species,

251 mainly arboreal ones. High shrub cover, tree size, and tree species richness values promoted by  
252 selective forestry management activities might be fostering colonization probabilities of forest-  
253 dependent birds within such commercial land use. However, reduced values of habitat characteristics  
254 found within intensive forestry management plots might result detrimental for shifts on bird occupancy.  
255 Identifying the factors that affect colonization and extinction probabilities of wildlife populations  
256 should be considered for evaluating, guiding, and managing working landscapes across the world.  
257 Community-based biological monitoring could aid on both evaluating commercial practices and  
258 applying management guidelines in search of sustainability.

259         The factors that determined colonization opportunities depended on species identities. Still, we  
260 observed that shrub cover functioned as a key habitat feature for local colonization of most target  
261 forest-dependent birds. Although previous studies have suggested that shrubs are important for bird  
262 diversity (Karr and Roth 1971), the relevance of this vegetation trait has been poorly explored with  
263 dynamic occupancy analyses that account for imperfect detection. Transitions on bird occurrence might  
264 be influenced by shrub cover as a result of different circumstances. For instance, shrubs produce a vast  
265 array of food, shelter, and breeding resources for birds (Watson et al. 2011, Smith et al. 2013).  
266 However, resources provided by shrubs are variable through time, as the quantity and quality of the  
267 food that they supply (e.g. insects, seeds, flowers, fruits) might be heterogeneous during the day or  
268 among seasons (Hirao et al. 2006, Smith et al. 2013). Moreover, the structure of shrubs may vary  
269 across a working landscape as a result of the simultaneous effects of anthropogenic disturbances and  
270 ecological succession (Amoros and Wade 1996, Ortega-Álvarez et al. 2018a), which might impact  
271 shelter and breeding opportunities of forest birds continuously. Thus, shrub cover might represent a  
272 crucial but highly variable resource that significantly affects shifts on bird occurrence.

273         The relevance of shrub cover for shifts on bird occupancy can be well exemplified with the  
274 Bumblebee-Hummingbird. Occupancy transitions for such species were tightly associated with shrub  
275 cover, as both colonization and extinction probabilities were determined by this habitat trait. Larger

276 shrub patches might be preferred and defended by this territorial hummingbird for accessing to greater  
277 feeding opportunities (Justino et al. 2012), which are vital for fulfilling high energetic costs of  
278 migratory movements and surviving harsh wintering conditions in the highlands (Altshuler and Dudley  
279 2002). Moreover, colonizing and establishing territories where shrub cover is abundant might be  
280 associated with an increment of breeding habitat quality for the species. Hence, as the cover of shrubs  
281 diminishes in a given site its attractiveness as a feeding and breeding ground might be reduced,  
282 increasing the probability that the Bumblebee-Hummingbird abandon such site to locate and defend a  
283 more attractive territory.

284         The size of trees determined colonization probabilities of highly arboreal species, such as the  
285 Spot-crowned Woodcreeper and the Brown Creeper (Howell and Webb 1995, Schulenberg 2019). Tree  
286 size might result an important habitat selection factor for both species because micro-habitat  
287 complexity increases on larger trees (Manning et al. 2006, Regnery et al. 2013). Hence, occupancy  
288 transitions might reveal the quest of species to obtain key resources for survival, in such a way that  
289 individuals colonize more heterogeneous habitats that offer the possibility of acquiring new and greater  
290 amounts of resources (Brotons et al. 2005, Ferger et al. 2014). Despite not being an arboreal species,  
291 the colonization probabilities of the Amethyst-throated Hummingbird were also positively related with  
292 tree size. This hummingbird depends on humid to semi-humid forests (Howell and Webb 1995). As  
293 relative humidity increases with tree shade (Georgi and Zafiriadis 2006), sites with larger trees might  
294 foster colonization probabilities of the Amethyst-throated Hummingbird. Moreover, large trees harbour  
295 more bromeliads and mistletoes than smaller ones (Jiménez Bautista et al. 2014), which might provide  
296 increased drinking and feeding opportunities for this species.

297         Tree species richness was positively related with colonization probabilities of the Brown-  
298 backed Solitaire and the Chestnut-capped Brushfinch. Sites with a higher number of tree species might  
299 result attractive for both species as optimal feeding sources. On the one hand, the Brown-backed  
300 Solitaire is a highly-arboreal frugivore that inhabits temperate forests across the region (Howell and

301 Webb 1995, Schulenberg 2019). As fruit production and availability is lower in temperate than within  
302 tropical forests (Hanya and Aiba 2010), colonizing areas with a major number of tree species might  
303 increase the opportunity of the Brown-backed Solitaire to find scarce fruiting resources from a  
304 diversified source of fruiting trees. On the other hand, higher tree species richness might increase  
305 arthropod presence and diversity (Recher et al. 1996), benefiting an insectivore species such as the  
306 Chestnut-capped Brushfinch (Schulenberg 2019).

307       Because regional livelihood heavily depends on forestry activities (i.e. timber production)  
308 (Chapela 2007), local producers largely focus their commercial and management interests to the tree  
309 component of the vegetation. However, our results denote the importance of shrub cover in determining  
310 occupancy shifts of different bird species across the landscape. Hence, we stress the need to consider  
311 the shrub stratum of the forests to perform management and bird conservation actions in the working  
312 landscape. In particular, local selective forestry management may be a bird-friendly commercial  
313 practice because it fosters colonization probabilities of forest-dependent birds by preserving shrub  
314 cover, even that it also implies tree removal from forested areas. Although intensive forest management  
315 plots exhibited large surfaces covered with shrubs, we noticed that an exotic fern (i.e. *Pteridium* sp.)  
316 dominated this component of the vegetation. As this species inhibits seedling growth and diminishes  
317 plant diversity (Dolling et al. 1994, Stewart et al. 2007), we suggest taking management actions in  
318 order to remove it from forested plots and facilitate the establishment of native herb and shrub species.  
319 Although the tree component of the vegetation was positively related with the colonization  
320 probabilities of a few bird species, its relevance for highly-arboreal species should not be neglected. An  
321 increment on tree size and tree species richness should be promoted within intensive forestry  
322 management plots and forest sanitation areas in order to enhance bird occupancy within the forestry  
323 landscape.

324

325

## 326 **Conclusions**

327 Local colonization and extinction as mechanisms that determine occupancy should be considered for  
328 evaluating commercial practices and guiding management activities for preserving biodiversity.  
329 Specifically, identifying the factors that affect colonization and extinction probabilities of species  
330 should receive special attention when managing working landscapes. In this context, community-based  
331 biological monitoring could aid on both defining and applying commercial management guidelines for  
332 both social and biodiversity benefit. Commercial activities should not only focus on the extraction of  
333 natural resources, but on establishing management activities that might promote the sustainable use of  
334 biodiversity.

335         Although monitoring data might not be available for several wildlife species, robust analytical  
336 methodologies and high-quality data coming from a group of priority target species could be used as a  
337 first strategy for evaluating working landscapes and defining management guidelines. Still, we  
338 recommend to include different wildlife groups into this type of approaches to provide better and more  
339 specific management and conservation recommendations. Our study design could be replicated in  
340 different socio-ecological contexts to perform well-informed, rapid, adaptive, and cost-efficient  
341 management decisions.

342

## 343 **Acknowledgements**

344 To the communities of Capulálpam de Mendez, Santiago Xiacui, Santiago Comaltepec, and La  
345 Trinidad de Ixtlán; to Dulce Paz, Rubén Ortega Gaytán, Patricia Álvarez, Laura Jiménez, Rafael  
346 Calderón, Leonel Bautista, Leonel Valdéz, Juan Figueroa, tío Toño, Javier Paz, Abel Martínez, Daniel  
347 Ocaña, Francisco Ramírez Felipe, Israel Solano-Zavaleta, and Red de Monitoreo Comunitario Huilotl  
348 Toxtlan. This work was supported by Rufford Foundation, UZACHI, and CONABIO (SPSB project).  
349 As part of the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM, RO-A received a Ph. D. scholarship from  
350 CONACYT (327503).



351 **References**

- 352 Abrams, J. and Bliss, J. 2013. Amenity landownership, land use change, and the re-creation of  
353 "Working Landscapes". *Society and Natural Resources* 26: 845–859.
- 354 Altshuler, D. L. and Dudley, R. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight  
355 physiology. *The Journal of Experimental Biology* 25: 2325–2336.
- 356 Amoros, C. and Wade, P. M. 1996. Ecological successions. In: Petts, G. E. and Amoros, C. *The fluvial*  
357 *hydrosystems*. Chapman and Hall. London. Pp: 211–241.
- 358 Barton, K., 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. Available at:  
359 <http://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- 360 Berlanga, H., Kennedy, J. A., Rich, T. D., Arizmendi, M. C., Beardmore, C. J., Blancher, P. J., Butcher,  
361 G. S., Couturier, A. R., Dayer, A. A., Demarest, D. W., Easton, W. E., Gustafson, M., Iñigo-Elias,  
362 E., Krebs, E. A., Panjabi, A. O., Rodriguez Contreras, V., Rosenberg, K. V., Ruth, J. M., Santana,  
363 Castellon, E., Vidal, R. Ma. and Will, T. 2010. Conservando a nuestras aves compartidas: la visión  
364 trinacional de compañeros en vuelo para la conservación de las aves terrestres. Cornell Lab of  
365 Ornithology. Ithaca, NY.
- 366 Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González,  
367 L. A., Ortega-Álvarez, R. and Calderón-Parra, R. 2015. Aves de México: Lista actualizada de  
368 especies y nombres comunes. CONABIO. Ciudad de México.
- 369 Bibby, C., Burgess, N., Hill, D. and Mustoe, S. 2000. *Bird census techniques*. Academic Press.
- 370 Brotons, L., Pons, P. and Herrando, S. 2005. Colonization of dynamic Mediterranean landscapes:  
371 where do birds come from after fire? *Journal of Biogeography* 32: 789–798.
- 372 Brown, J. H. and Sax, D. F. 2004. An essay on some topics concerning invasive species. *Austral*  
373 *Ecology* 29: 530–536.
- 374 Burnham, K. P. and Anderson, D. R., 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical*  
375 *information-theoretic approach*. Springer. New York.

376 Chapela, F. 2007. El manejo forestal comunitario indígena en la Sierra de Juárez, Oaxaca. In: Bray, D.,  
377 Merino, L. and Barry, D. Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes  
378 forestales. SEMARNAT, INE, UNAM, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible,  
379 Florida International University. Pp: 123–145.

380 CLO and CONABIO. In press. Manual ilustrado PROALAS para aves terrestres. Cornell Lab of  
381 Ornithology, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

382 Clutton-Brock, T. and Sheldon, B. C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term,  
383 individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and*  
384 *Evolution* 25: 562–573.

385 Dolling, A., Zackrisson, O. and Nilsson, M-C. 1994. Seasonal variation in phytotoxicity of bracken  
386 (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). *Journal of Chemical Ecology* 20: 3163–3172.

387 Garnett, S. T., Burgess, N. D., Fa, J. E., Fernández-Llamazares, Á., Molnár, Z., Robinson, C. J.,  
388 Watson, J. E.M., Zander, K. K., Austin, B., Brondizio, E. S., Collier, N. F., Duncan, T., Ellis, E.,  
389 Geyle, H., Jackson, M. V., Jonas, H., Malmer, P., McGowan, B., Sivongxay, A. and Leiper, I.  
390 2018. A spatial overview of the global importance of Indigenous lands for conservation. *Nature*  
391 *Sustainability* 1: 369–374.

392 Ferger, S. W., Schleuning, M., Hemp, A., Howell, K. M., Böhning-Gaese, K. 2014. Food resources and  
393 vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and*  
394 *Biogeography* 23: 541–549.

395 Fisher, B. and Christopher, T. 2007. Poverty and biodiversity: Measuring the overlap of human poverty  
396 and the biodiversity hotspots. *Ecological Economics* 62: 93–101.

397 Fiske, I. J. and Chandler, R.B. 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of  
398 wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43: 1–23.

399 Georgi, N. J. and Zafiriadis, K. 2006. The impact of park trees on microclimate in urban areas. *Urban*  
400 *Ecosystems* 9: 195–209.

- 401 Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151–  
402 162.
- 403 Hanya, G. and Aiba, S. 2010. Fruit fall in tropical and temperate forests: Implications for frugivore  
404 diversity. *Ecological Research* 25: 1081–1090.
- 405 Howell, S. N. G. and Webb, S. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*.  
406 Oxford University Press.
- 407 Jiménez Bautista, L., Damon, A., Ochoa-Gaona, S. and Clark Tapia, R. 2014. Impact of silvicultural  
408 methods on vascular epiphytes (ferns, bromeliads and orchids) in a temperate forest in Oaxaca,  
409 Mexico. *Forest Ecology and Management* 329: 10–20.
- 410 Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 557–562.
- 411 Justino, D. G., Maruyama, P. K. and Oliveira, P. E. 2012. Floral resource availability and hummingbird  
412 territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology* 153: 189–197.
- 413 Karr, J. R. and Roth, R. R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas.  
414 *The American Naturalist* 105: 425–435.
- 415 Lawson, B., Petrovan, S. O. and Cunningham, A. A. 2015. Citizen science and wildlife disease  
416 surveillance. *EcoHealth* 12: 693–702.
- 417 MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., Franklin, A. B. 2003. Estimating site  
418 occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84:  
419 2200–2207.
- 420 MacKenzie, D. I. and Royle, J. A. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating  
421 survey effort. *Journal of Applied Ecology*: 1105–1114.
- 422 MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. and Hines, J. E. 2006.  
423 *Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence*.  
424 Elsevier Academic Press.
- 425 Manning, A. D., Fischer, J. and Lindenmayer, D. B. 2006. Scattered trees are keystone structures –

426 Implications for conservation. *Biological Conservation* 132: 311–321.

427 Marzluff, J.M. 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization  
428 may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems* 8: 155–  
429 175.

430 Ortega-Álvarez, R., Zúñiga-Vega, J. J., Ruiz-Gutiérrez, V., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I. and  
431 Ramírez Felipe, F. 2018a. Improving the sustainability of working landscapes in Latin America:  
432 an application of community-based monitoring data on bird populations to inform management  
433 guidelines. *Forest Ecology and Management* 409: 56–66.

434 Ortega-Álvarez, R., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I., Valdez Cano, L., Bautista Bautista, L. and  
435 Calderón-Parra, R. 2018. Notes on the breeding behavior of the Bumblebee Hummingbird (*Atthis*  
436 *heloisa*), an endemic species of Mexico: nest, courtship displays, and altitudinal movements. *The*  
437 *Wilson Journal of Ornithology* 130: 800–805.

438 Panjabi, A. O., Dunn, E. H., Blancher, P. J., Hunter, W. C., Altman, B., Bart, J., Beardmore, C. J.,  
439 Berlanga, H., Butcher, G., Davis, S. K., Demarest, D. W., Dettmers, R., Easton, W., Gómez de  
440 Silva, H., Iñigo-Elías, E., Pashley, D. N., Ralph, C. J., Rich, T. D., Rosenberg, K. V., Rustay, C.  
441 M., Ruth, J. M., Wendt, J. S. and Will, T. C. 2005. The partners in flight handbook on species  
442 assessment. Version 2005. Partners in Flight Technical Series No. 3.

443 Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E. and DeSante, D. F. 1993. Handbook of field  
444 methods for monitoring landbirds. United States Department of Agriculture, Forest Service,  
445 Pacific Southwest Research Station.

446 Recher, H. F., Majer, J. D. and Ganesh, S. 1996. Eucalypts, arthropods and birds: on the relation  
447 between foliar nutrients and species richness. *Forest Ecology and Management* 85: 177–195.

448 Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F. and Kerbiriou, C. 2013. Tree microhabitats as  
449 indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34: 221–  
450 230.

- 451 Richmond, O. M. W., Hines, J. E. and Beissinger, S. R. 2010. Two-species occupancy models: a new  
452 parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications* 20: 2036–  
453 2046.
- 454 Royle, J. A., Nichols, J. D. and Kéry, M. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when  
455 detection is imperfect. *Oikos* 110: 353–359.
- 456 Ruiz-Gutiérrez, V. and Zipkin, E. F. 2011. Detection biases yield misleading patterns of species  
457 persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* 2: 1–14.
- 458 Schulenberg, T. S. 2019. Brown Creeper (*Certhia americana*). In: Schulenberg, T. S. Neotropical birds  
459 online. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, NY. Available at: <https://neotropical.birds.cornell.edu>
- 460 Sekercioglu, C. 2007. Conservation ecology: area trumps mobility in fragment bird extinctions. *Current*  
461 *Biology* 17: 283–286.
- 462 SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-especies  
463 nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su  
464 inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.  
465 Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- 466 Smith, S. B., DeSando, S. A. and Pagano, T. 2013. The value of native and invasive fruit-bearing  
467 shrubs for migrating songbirds. *Northeastern Naturalist* 20: 171–184.
- 468 Stevens, D. L. and Olsen, A. R. 2004. Spatially balanced sampling of natural resources. *Journal of*  
469 *American Statistical Association* 99: 262–278.
- 470 Stewart, G. B., Pullin, A. S. and Tyler, C. 2007. The effectiveness of Asulam for Bracken (*Pteridium*  
471 *aquilinum*) control in the United Kingdom: A meta-analysis. *Environmental Management* 40:  
472 747–760.
- 473 Tilman, D., Mayt, R. M., Lehman, C. L. and Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the  
474 extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- 475 Watson, D. M., McGregor, H. W. and Spooner, P. G. 2011. Hemiparasitic shrubs increase resource

476 availability and multi-trophic diversity of eucalypt forest birds. *Functional Ecology* 150: 889–899.

477

478

479 **Table 1.** Mean values and standard deviations (in parenthesis) of the habitat characteristics measured for each land use category.  
480  
481  
482  
483

484 Land use	485 Tree diameter (cm)	486 Shrub cover (%)	487 Tree species richness
488 Conservation forests	33.13 (11.34)	52.25 (29.13)	7.97 (2.24)
489 Selective forestry management plots	26.24 (8.82)	62.16 (24.64)	9.05 (2.53)
490 Intensive forestry management plots	16 (16.69)	63.02 (36.9)	2.62 (3.22)
491 Forest sanitation areas	21.18 (6.31)	46.78 (25.4)	6.36 (2.68)
492 Urban-cropfield areas	17.16 (6.95)	30.52 (20.56)	7.85 (3.86)

493

494 **Table 2.** Habitat characteristics that determined local colonization and extinction probabilities of target bird species. Model-averaged  
 495 coefficients and standard errors (in parenthesis) for each target species, parameter, and habitat trait are specified.  
 496  
 497

499 <b>Family</b>	Parameter	Tree diameter	Shrub cover	Tree species richness
500 Species				
502				
503 <b>Trochilidae</b>				
504 Amethyst-throated Hummingbird	Colonization	0.04 (0.01)	0.02 (0.004)	
505	Extinction			
506				
507 Bumblebee Hummingbird	Colonization		0.03 (0.01)	
508	Extinction		-0.02 (0.01)	
509				
510 <b>Furnariidae</b>				
511 Spot-crowned Woodcreeper	Colonization	0.09 (0.01)	0.02 (0.01)	
512	Extinction			
513				
514 <b>Certhiidae</b>				
515 Brown Creeper	Colonization	0.05 (0.02)		
516	Extinction			
517				
518 <b>Turdidae</b>				
519 Brown-backed Solitaire	Colonization			0.12 (0.04)
520				
521	Extinction			
522				
523 Russet Nightingale-Thrush	Colonization		0.01 (0.004)	
524	Extinction			
525				
526 Ruddy-capped Nightingale-Thrush	Colonization		0.03 (0.004)	
527	Extinction			
528				
529 <b>Peucedramidae</b>				



530	Olive Warbler	Colonization		
531		Extinction		
532				
533	<b>Passerellidae</b>			
534	Chestnut-capped Brushfinch	Colonization	0.04 (0.01)	0.13 (0.04)
535				
536		Extinction		
537				
538	<b>Parulidae</b>			
539	Golden-browed Warbler	Colonization	0.03 (0.01)	
540		Extinction		
541				
542	Red Warbler	Colonization	0.02 (0.01)	
543		Extinction		
544	<hr/>			
545				
546				
547				
548				
549				
550				
551				

552 **Table 3.** Predicted scenarios for colonization and extinction probabilities under the effect of habitat traits. Range of probabilities and habitat  
 553 values used as references for setting each scenario (within parenthesis) are specified. Extinction scenarios correspond solely to Bumblebee-  
 554 Hummingbird estimations. SC = shrub cover, DBH = average tree diameter at breast height, TSR = tree species richness.  
 555

556	Habitat trait	Parameter	Absence scenario	Intermediate scenario	Peak scenario	Critical value
559	560 SC	Colonization	0-0.15	0.1-0.24	0.29-0.64	>50%
561		Extinction	0.71 (0%)	0.43 (50%)	0.19 (100%)	
563	564 DBH	Colonization	0.02-0.09 (0)	0.24-0.32 (30 cm)	0.59-0.89 (60 cm)	>30 cm
565		Extinction				
566	567 TSR	Colonization	0.1-0.18 (0 species)	0.23-0.34 (7 species)	0.46-0.58 (15 species)	> 7 tree species
568		Extinction				
569						

570 **Figure legends**

571

572 **Figure 1.** Functional relationships between colonization probabilities of target species and a) shrub  
573 cover, b) average tree diameter at breast height, and c) tree species richness. Each slope represents a  
574 different species. C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, IM = intensive  
575 forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

576

577 **Figure 2.** Functional relationship between extinction probabilities of the Bumblebee-Hummingbird and  
578 shrub cover. C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, IM = intensive  
579 forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

580

581 **Figure 1.**

582

583

584

585

586

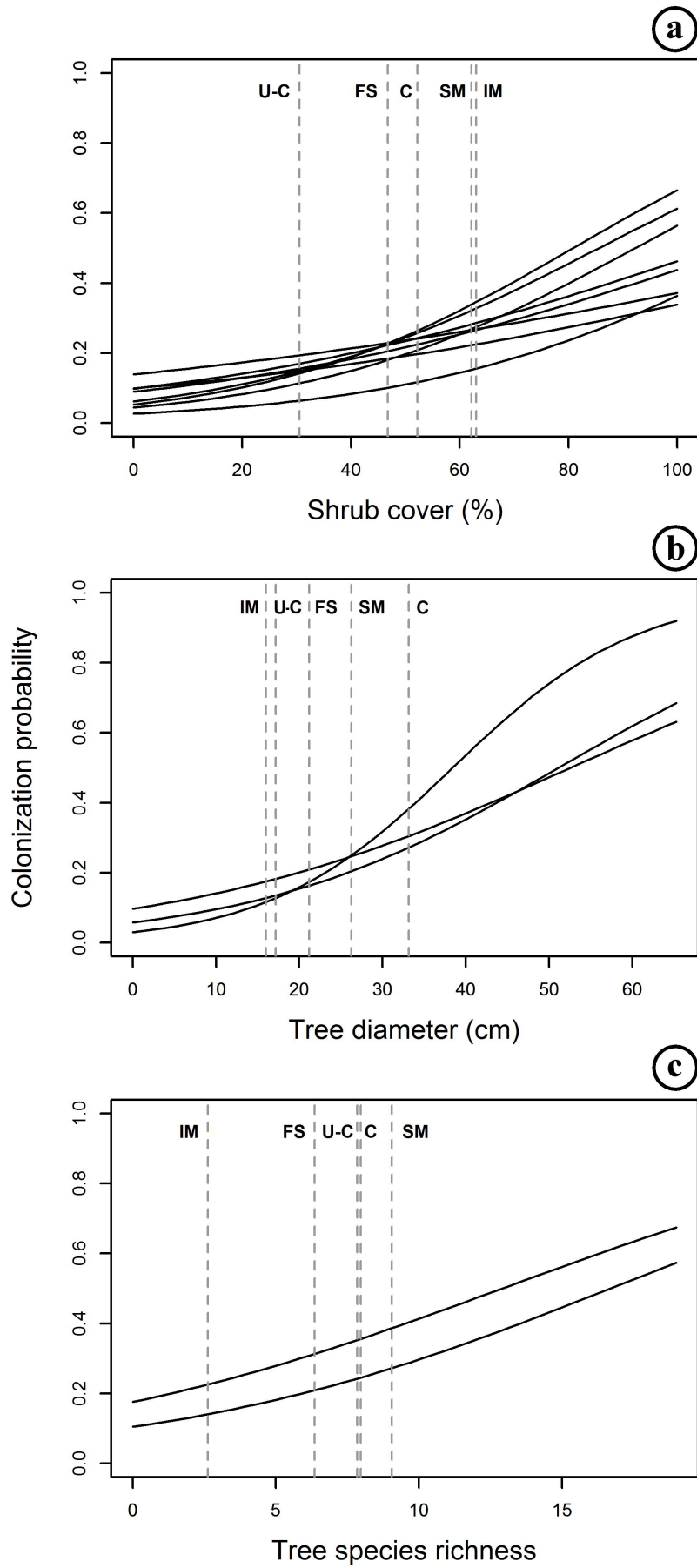
587

588

589

590

591



592 **Figure 2.**

593

594

595

596

597

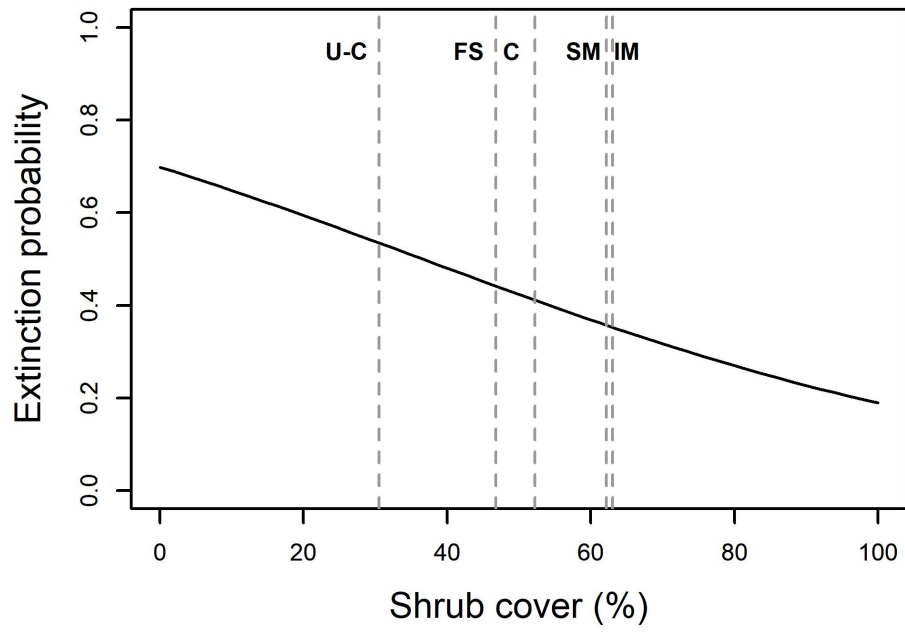
598

599

600

601

602



# CAPÍTULO III

**“BEHAVIOR AND BIODIVERSITY:  
ASSESSING THE IMPACT OF WORKING LANDSCAPES  
ON NEOTROPICAL BIRDS THROUGH  
BEHAVIORAL RESPONSES”**

ORTEGA-ÁLVAREZ, R., ZÚÑIGA-VEGA, J.J., RUIZ-GUTIÉRREZ, V., ROBINSON, O. J., BERRONES BENÍTEZ, E. Y MEDINA MENA, I. EN REVISIÓN. BEHAVIOR AND BIODIVERSITY: ASSESSING THE IMPACT OF WORKING LANDSCAPES ON NEOTROPICAL BIRDS THROUGH BEHAVIORAL RESPONSES. JOURNAL OF ZOOLOGY.

**Nota:** los apéndices y materiales suplementarios asociados a este artículo podrán ser solicitados directamente al correo electrónico del primer autor del manuscrito.

**Behavior and biodiversity: assessing the impact of working landscapes on Neotropical birds through behavioral responses**

Journal:	<i>Journal of Zoology</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Manuscript
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Ortega-Álvarez, Rubén; Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Zuniga-Vega, J. Jaime; Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias Ruiz-Gutiérrez, Viviana; Cornell University Robinson, Orin; Cornell University Berrones Benítez, Esteban Medina Mena, Israel
Keywords:	behavior, forestry, agriculture, supplementary habitat, anthropogenic disturbance, urban settlements

SCHOLARONE™  
Manuscripts

1  
2  
3     1    **Behavior and biodiversity: assessing the impact of working landscapes on Neotropical**  
4  
5     2    **birds through behavioral responses**  
6  
7  
8     3  
9

10    4    Short title: Avian behavior for assessing anthropogenic impacts  
11  
12    5

13  
14    6    Rubén Ortega-Álvarez<sup>1</sup>, J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>1\*</sup>, Viviana Ruiz-Gutiérrez<sup>2</sup>, Orin J.

15  
16    7    Robinson<sup>2</sup>, Esteban Berrones Benítez<sup>3</sup>, Israel Medina Mena<sup>4</sup>  
17  
18

19    8  
20  
21    9    <sup>1</sup> Grupo de Ecología Evolutiva y Demografía Animal, Departamento de Ecología y

22    10    Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México,  
23    11    Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510, México.

24    12    <sup>2</sup> Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, New  
25    13    York, 14850, USA.

26    14    <sup>3</sup> Alta Cima, Gómez Farías, Tamaulipas, México.

27    15    <sup>4</sup> Adolfo López Mateos, Catemaco, Veracruz, México.

28    16    \*Corresponding author. Email: [jzuniga@ciencias.unam.mx](mailto:jzuniga@ciencias.unam.mx)  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3 18 **Abstract**  
4

5 19 Evaluating the impact of human-induced habitats on wildlife populations has become a  
6  
7 20 major topic of research and conservation concern. However, most knowledge relies on  
8  
9 21 inferences based on simple presence-absence data, potentially masking some of the effects  
10  
11 22 that human land uses have on animal behavior. Here, we explore the use of avian behavior  
12  
13 23 as a proxy for measuring the impact of anthropogenic activities on biodiversity. More  
14  
15 24 specifically, we examined how human land use type (i.e. conservation forests, selective  
16  
17 25 forestry management plots, forests sanitation areas, urban-cropfield sites) in Neotropical  
18  
19 26 working landscapes support specific categories of bird behavior (i.e. feeding, perching,  
20  
21 27 preening, fighting, breeding). We accounted for potential differences among seasons and  
22  
23 28 avian groups, and estimated the proportion of times that we recorded birds performing each  
24  
25 29 behavior across different human land use types and seasons. In addition, we tested for  
26  
27 30 differences in the probabilities of occurrence of each behavior among land uses. Our results  
28  
29 31 show that forestry plots serve as supplementary habitats to conservation forests for resident  
30  
31 32 forest birds, frugivores, and insectivores by exhibiting high frequencies of feeding,  
32  
33 33 perching, and breeding behaviors. Thus, these groups appear to adapt their behavior to  
34  
35 34 exploit novel habitats used for forestry. In contrast, urban-cropfield specialists and migrants  
36  
37 35 showed low frequencies of all behaviors in forested sites. Urban-cropfield areas appeared to  
38  
39 36 benefit feeding behaviors of granivores and nectarivores, likely driven by potential  
40  
41 37 increased availability of grains and nectar. Our results support the use of behavioral cues as  
42  
43 38 a cost-effective approach for evaluating the impact of novel habitats on animals, identifying  
44  
45 39 supplementary habitats for wildlife, and assessing the sustainability of working landscapes.  
46  
47 40  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

41 **Keywords:** agriculture, anthropogenic disturbance, behavioral plasticity, cropfields,  
42 forestry, novel habitats, supplementary habitat, urban settlements.

## 44 **Introduction**

45 The rapid increase in human-induced land use changes has led to an abrupt modification of  
46 habitats across the world (Ellis *et al.*, 2010). Habitat transformation has resulted in the  
47 creation of novel habitats (e.g. urban settlements, commercial land uses), which might  
48 intermingle with natural systems to conform working landscapes (Abrams & Bliss, 2013).  
49 Responses of animal populations to novel habitats have become a major research focus, as  
50 some of these habitats (e.g. cities) can expose individuals to harsh conditions that can  
51 negatively impact the long-term persistence of wildlife (McKinney, 2002). In contrast,  
52 some novel habitats (e.g. agroecosystems) can provide supplementary resources for those  
53 species that evolved to depend on more natural ecosystems (Altieri, Funes-Monzote &  
54 Petersen, 2012). Therefore, there is a growing interest in developing cost-effective ways of  
55 assessing the complex effects of novel habitats on wildlife.

56 Traditionally, researchers have used presence-absence information to examine the  
57 effects of novel habitats on wildlife using metrics of habitat use (e.g. probability of a  
58 species to be present in a habitat; Tarlow & Blumstein, 2007). However, animal behavior is  
59 the first line of response to habitat modification (Wong & Candolin, 2015), and its  
60 evaluation as an additional metric may provide insight into how anthropogenic land uses  
61 could be indirectly selecting species traits. For example, if two species are present with the  
62 same frequency in a shade coffee plantation, the assumption is that the relative impact of  
63 that modified habitat is the same for both species. However, if one species is present and  
64 foraging, versus another species that is present but only observed flying and perching, the  
65 potential impact is different. We know that behavior strongly influences important  
66 processes ranging from demographic rates to mediating genetically-based adaptations and  
67 ultimately, leading to evolutionary change (Lemon, 1991; Candolin & Wong, 2012). To

1  
2  
3 68 date, the numerous potential insights that could be gained about how human-modified  
4  
5 69 landscapes are impacting wildlife populations using behavioral differences of species  
6  
7  
8 70 among habitats remains largely unexplored. Moreover, examining how animal behaviors  
9  
10 71 vary across habitats in working landscapes is essential to understand the fate of populations,  
11  
12 72 which is ultimately needed to assess changes in ecological processes, and inform  
13  
14 73 conservation initiatives needed to achieve sustainability.

15  
16  
17 74 Not all behaviors will be equally informative to examine the impacts of working  
18  
19 75 landscapes on animal populations. There are specific categories of behaviors that are more  
20  
21 76 closely linked with population vital rates, such as survival and reproduction, that will be  
22  
23 77 more representative of a species ability to adapt and persist in the long-term (Tarlow &  
24  
25 78 Blumstein, 2007). By quantifying animal behaviors such as foraging, breeding,  
26  
27 79 maintenance, and social patterns across human land uses, we can make inferences on how  
28  
29 80 the frequency of these behaviors can be used as metrics to evaluate the effects of  
30  
31 81 anthropogenic activities on the persistence of populations (Beale, 2007), and into the ability  
32  
33 82 of different species to learn to use and adapt to human-induced changes (Holway & Suarez,  
34  
35 83 1999; Beale, 2007; Kawecki, 2008). For example, positive impacts of working landscapes  
36  
37 84 on birds might be identified when the frequency of critical behaviors (e.g. foraging,  
38  
39 85 breeding) associated with productive land uses is similar to values for natural habitats.  
40  
41 86 Similarly, high frequencies of critical behaviors suggest that a species possess the  
42  
43 87 behavioral flexibility needed to exploit the novel habitats created by human intervention.

44  
45 88 Avian communities are ideal study systems to test these ideas, as different  
46  
47 89 conspicuous behaviors can be surveyed across several habitats across a broad range of  
48  
49 90 species with diverse ecological requirements (Chambers, 2008). However, most research  
50  
51 91 has focused on a single species or a subset of the community, and mainly estimated space  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 92 use and movement rates (e.g. Seewagen, Slayton & Guglielmo, 2010; Tomasevic &  
4  
5 93 Marzluff, 2018), or tolerance to urban disturbance (e.g. Fernández-Juricic & Tellería, 2000;  
6  
7 94 Fernández-Juricic, Jimenez & Lucas, 2001),. In contrast, only a handful of studies have  
8  
9  
10 95 examined how behaviors of bird communities can vary across land uses in human-  
11  
12 96 dominated landscapes (see references in Tuomainen & Candolin, 2011; Wong & Candolin,  
13  
14 97 2015). Therefore, a more comprehensive examination that is representative of the broader  
15  
16 98 community is needed to provide a more accurate representation about the effects of  
17  
18  
19 99 different habitat types on bird behavior.  
20

21  
22 100 The general aim of our study was to examine the use of critical avian behaviors as a  
23  
24 101 proxy for measuring the impact of anthropogenic activities on biodiversity. Specifically, we  
25  
26 102 estimated the probability of performing critical behaviors (i.e. feeding, perching, preening,  
27  
28 103 fighting, breeding) across a disturbance gradient in southern Mexico, to estimate the  
29  
30 104 difference in the probabilities of each behavior for each land use type (i.e. conservation  
31  
32 105 forests, selective forestry management plots, forest sanitation areas, urban-cropfield areas).  
33  
34  
35 106 We used these differences to assess how human land uses types impacted avian behaviors  
36  
37 107 and determine which land use practices offer supplementary habitats for particular bird  
38  
39 108 assemblages. We expected to observe higher probabilities of behaviors for land use types  
40  
41 109 that have a positive impact on specific groups of birds. Similarly, we didn't expect  
42  
43 110 differences in probabilities of behaviors among conservation forests and those land use  
44  
45 111 types that provide supplementary resources for birds. Therefore, our approach promises to  
46  
47 112 provide a rapid assessment of habitat quality for different human land uses, in order to  
48  
49 113 identify supplementary and key habitats for bird communities, and biodiversity in general.  
50  
51  
52  
53  
54 114

## 55 56 115 **Materials and methods**

57  
58  
59  
60

1  
2  
3 116 *Study landscape*  
4

5 117 We conducted our surveys in Sierra Juárez, in Oaxaca State, southern Mexico. We  
6  
7 118 collaborated with the Association of Zapotecos-Chinantecos Forestry Communities of  
8  
9 119 Sierra Juárez (UZACHI), a regional multi-community institution that assists local  
10  
11 120 communities in forest management, the main commercial activity in the region. The study  
12  
13 121 landscape (~6,335.5 ha) is a mosaic of human land uses that are owned and managed by  
14  
15 122 local “zapotec” indigenous communities. We focused on four main types of human land  
16  
17 123 use: conservation forests (C), which are pine and oak forests set aside for wildlife  
18  
19 124 conservation, watershed protection, and ecotourism; selective forestry management plots  
20  
21 125 (SM), which are patches where only the largest pine and oak trees are harvested; forest  
22  
23 126 sanitation areas (FS), which are forests where trees that were killed or infected by bark  
24  
25 127 beetles (*Dendroctonus* sp.) have been burned or removed; and urban-cropfield areas (U-C),  
26  
27 128 which are composed of modest houses intermingled with orchards, crops, and gardens.  
28  
29  
30  
31  
32

33 129

34  
35 130 *Bird surveys*  
36

37 131 We conducted fieldwork during the summer (June-July) of 2016 and the winter (January-  
38  
39 132 February) of 2017 to account for seasonal variation in bird behaviors. We surveyed birds in  
40  
41 133 130 point count stations separated by a minimum distance of 200 m to ensure independence  
42  
43 134 in our data (Bibby, Burgess & Hill, 2000). We determined the point count locations  
44  
45 135 following a spatially-balanced sampling design (Stevens & Olsen, 2004). We performed  
46  
47 136 10-min fixed-radius (30 m) point counts to survey birds during a four-hour period that  
48  
49 137 began at sunrise, when bird activity is highest (CLO & CONABIO, in press). We only used  
50  
51 138 visual records of birds for our analyses. We exclusively documented the first behavior that  
52  
53 139 we saw of each bird during the first five seconds of observation that began at detection, in  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 140 order to avoid autocorrelation and behavioral biases caused by the presence of the observer  
4  
5 141 (Wagner, 1981; Acevedo, 2007). Behaviors were classified into six different categories:  
6  
7 142 *feeding*, when birds foraged or ingested food; *perching*, when birds sat on any type of  
8  
9 143 support and performed no other action; *preening*, when birds cleaned their beaks or their  
10  
11 144 plumages; *fighting*, when one bird physically attacked another individual of the same or  
12  
13 145 different species; *breeding*, when birds performed showcasing breeding behaviors such as  
14  
15 146 courtship displays, nest construction, incubation or brood feeding; and *other*, when birds  
16  
17 147 exhibited any other behavior that was not considered in the aforementioned categories.  
18  
19  
20  
21  
22 148

#### 23 149 *Data analysis*

25  
26 150 We examined differences in habitat quality among human land use types separately for  
27  
28 151 each type of behavior. We pooled the data across species to characterize how the entire bird  
29  
30 152 community used each of the habitats, instead of focusing on species-specific differences  
31  
32 153 among behaviors. We accounted for potential differences among groups of species with  
33  
34 154 respect to their residence status and to their feeding preferences by performing our  
35  
36 155 behavioral analyses separately for resident species that mainly occupied urban-cropfield  
37  
38 156 areas (referred to as U-C specialists hereafter), resident non U-C specialists, winter  
39  
40 157 migratory species, summer migratory species, and trophic groups (i.e. frugivores,  
41  
42 158 insectivores, granivores, omnivores, nectarivores). Groups of species were defined by  
43  
44 159 considering the results of a previous local study about the relationships between bird  
45  
46 160 occupancy and habitat characteristics (Ortega-Álvarez *et al.*, 2018a) as well as  
47  
48 161 complementary observations on the avifauna of the region and bibliographic information  
49  
50  
51 162 (Howell & Webb, 1995).  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 163 We modeled the proportion ( $\theta$ ) of times that we recorded birds performing each  
4  
5 164 behavior among human land uses ( $i$ ) and seasons ( $j$ ) using a hierarchical binomial model  
6  
7  
8 165 (Kruschke, 2015) where

$$x_{ij} \sim \text{binomial}(\theta_{ij}, n_{ij})$$

9  
10 166  
11  
12 167  
13  
14 168 so that  $x$  is the number of times a behavior was observed in land use type  $i$  and season  $j$ , and  
15  
16 169  $n$  is the total number of behaviors observed for the same land use type and season. We  
17  
18 170 modeled  $\theta$  initially using an uninformative beta prior with  $\alpha = \beta = 1$ . We did not test the  
19  
20 171 effect of season on migratory birds as their presence was restricted to a unique season  
21  
22 172 (winter or summer). At each iteration, we compared the estimated proportions across all  
23  
24 173 human land uses to estimate the difference in the probabilities of each behavior occurring in  
25  
26 174 each type of human land use. Credible intervals (CI) reported are the 95% highest posterior  
27  
28 175 density intervals (HDI). We considered the probability of a given behavior as significantly  
29  
30 176 different between two human land uses if the HDI of the posterior distribution of the  
31  
32 177 estimated difference did not include zero. We report only those behaviors that significantly  
33  
34 178 varied among human land uses. Bayesian inference was carried out with Markov Chain  
35  
36 179 Monte Carlo (MCMC) using three Markov chains and 5,000 iterations. Convergence was  
37  
38 180 assessed using the R-hat statistic (Gelman & Rubin, 1992). We performed all analyses in  
39  
40 181 the R statistical programming language (R Core Team, 2015) using the Bayesian First Aid  
41  
42 182 package (Baath, 2014), which is implemented with JAGS (Plummer, 2003).  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50

## 51 184 **Results**

### 52 185 *Behavioral responses of resident species*



1  
2  
3 186 Non U-C specialists had the highest probability of feeding in SM (mean = 0.34; HDI = 0.29  
4  
5 187 – 0.39) and FS (mean = 0.36; HDI = 0.29 – 0.43) during winter, and in C (mean = 0.32;  
6  
7 188 HDI = 0.23 – 0.42), SM (mean = 0.27; HDI = 0.22 – 0.32), and FS (mean = 0.20; HDI =  
8  
9 189 0.14 – 0.27) during summer (Fig. 1a,b). There was a significantly higher probability of non  
10  
11 190 U-C specialists feeding in FS versus U-C and in SM versus U-C during the winter, but not  
12  
13 191 among other land use types (Table S1). We detected a significantly higher probability of  
14  
15 192 non U-C specialists feeding in C, SM, and FS than U-C in the summer, however only C and  
16  
17 193 FS were different from each other (Table S1).

18  
19  
20  
21 194 Perching probability of non U-C specialists was highest in FS (mean = 0.11; HDI =  
22  
23 195 0.07 – 0.16) and U-C (mean = 0.096; HDI = 0.08 – 0.12) during winter (Fig. 1c), and was  
24  
25 196 similar among land uses during summer. We observed a significantly higher probability of  
26  
27 197 non U-C specialists perching in FS and U-C than SM during winter (Table S1). Non U-C  
28  
29 198 specialists had the highest probability of fighting in C during both winter (mean = 0.05;  
30  
31 199 HDI = 0.01 – 0.11) and summer (mean = 0.04; HDI = 0.01 – 0.08) (Fig. 1d,e).

32  
33 200 Nevertheless, there was a significantly higher probability of non U-C specialists fighting in  
34  
35 201 C versus SM only during summer (Table S1). The probability of observing non U-C  
36  
37 202 specialists breeding was highest in SM during winter (mean = 0.02; HDI = 0.01 – 0.03)  
38  
39 203 (Fig. 1f), but was similar among all land uses during summer. We detected a significantly  
40  
41 204 higher probability of non U-C specialists breeding in SM versus U-C during winter (Table  
42  
43 205 S1).

44  
45  
46  
47  
48  
49 206 For U-C specialists, the highest probability of feeding was estimated in U-C during  
50  
51 207 both winter (mean = 0.06; HDI = 0.04 – 0.08) and summer (mean = 0.05; HDI = 0.04 –  
52  
53 208 0.07) (Fig. 2a,b). There was a significantly higher probability of U-C specialists feeding in  
54  
55 209 U-C versus C, SM, and FS during winter (Table S2). This pattern was the same for

1  
2  
3 210 summer, with U-C specialists having a higher probability of feeding in U-C versus all other  
4  
5 211 land uses (Table S2). Perching probability of U-C specialists was highest in U-C during  
6  
7 212 both winter (mean = 0.1; HDI = 0.09 – 0.14) and summer (mean = 0.1; HDI = 0.08 – 0.13)  
8  
9 213 (Fig. 2c,d). We detected a significantly higher probability of U-C specialists perching in U-  
10  
11 214 C than in all other land uses during both winter and summer (Table S2). Preening  
12  
13 215 probability of U-C specialists was similar among all land uses during winter, and was  
14  
15 216 highest in U-C (mean = 0.02; HDI = 0.01 – 0.03) during summer (Fig. 2e). The only  
16  
17 217 significant difference in preening probability of U-C specialists was between U-C versus  
18  
19 218 SM during summer (Table S2).  
20  
21  
22  
23  
24  
25

#### 220 *Behaviors of migratory species*

221 Our results suggested that winter migrants had the highest probability of feeding in FS  
222 (mean = 0.14; HDI = 0.09 – 0.2) and U-C (mean = 0.13; HDI = 0.11 – 0.16) (Fig. 3a). The  
223 probability of winter migrants feeding was significantly higher in FS and U-C than in SM  
224 (Table S3). For summer migrants, feeding had the highest probability in U-C (mean = 0.02;  
225 HDI = 0.01 – 0.03) (Fig. 3b), with significantly higher probability in U-C than in SM  
226 (Table S3). Perching probability of winter migrants was highest in U-C (mean = 0.08; HDI  
227 = 0.06 – 0.1) (Fig. 3c). We detected a significantly higher probability of winter migrants  
228 perching in U-C than in FS and SM (Table S3).  
229

#### 230 *Feeding behavior according to trophic groups*

231 Feeding behavior of frugivorous birds was highest in SM and C during both winter (SM:  
232 mean = 0.08, HDI = 0.05 – 0.11; C: mean = 0.08, HDI = 0.03 – 0.15) and summer (SM:  
233 mean = 0.09, HDI = 0.06 – 0.12; C: mean = 0.05, HDI = 0.01 – 0.1) (Fig. 4a,b). During

1  
2  
3 234 both seasons, feeding probability of frugivores was significantly higher in SM than in FS  
4  
5 235 and U-C, as well as in C compared to FS, with similar probabilities between SM and C.  
6  
7 236 Additionally, only during winter, feeding of frugivores was significantly higher in U-C than  
8  
9 237 in FS (Table S4). Granivores had the highest probability of feeding in FS (mean = 0.03;  
10  
11 238 HDI = 0.01 – 0.05) and U-C (mean = 0.02; HDI = 0.01 – 0.04) during winter (Fig. 4c). We  
12  
13 239 detected a significantly higher probability of granivores feeding in U-C versus SM during  
14  
15 240 winter, with no other significant difference between land use types (Table S4). Insectivores  
16  
17 241 had the highest probability of feeding in FS (mean = 0.28; HDI = 0.22 – 0.34) and SM  
18  
19 242 (mean = 0.19; HDI = 0.15 – 0.24) during winter, and in C (mean = 0.27; HDI = 0.18 –  
20  
21 243 0.36) during summer (Fig. 4d,e). We found a significantly higher probability of insectivores  
22  
23 244 feeding in FS versus all other land uses during winter (Table S4). In contrast, during  
24  
25 245 summer, there was a significantly higher probability of insectivores feeding in all land uses  
26  
27 246 versus U-C (Table S4). Nectarivores showed the highest probability of feeding in U-C  
28  
29 247 (mean = 0.03; HDI = 0.02 – 0.04) during summer (Fig. 4f). We only observed a  
30  
31 248 significantly higher probability of nectarivores feeding in U-C versus SM during summer  
32  
33 249 (Table S4).  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41

## 42 251 **Discussion**

43  
44 252 We observed significant differences in behaviors among species groups along a gradient of  
45  
46 253 habitat quality in a working landscape. In addition, we determined which human land use  
47  
48 254 types support specific behaviors, and the patterns that we found could be indicative of the  
49  
50 255 selective pressures that human land uses impose on particular bird groups. For example,  
51  
52 256 forestry plots served as supplementary feeding, breeding, and perching habitats for  
53  
54 257 conservation forests for frugivores, insectivores, and resident forest birds. This suggests  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 258 that these groups have the behavioral flexibility needed to adapt to forested sites that are  
4  
5 259 under moderate anthropogenic disturbance. Moreover, local forestry activities might be  
6  
7 260 facilitating the ecological continuity between managed forestry lands and conservation  
8  
9 261 forests. Conservation forests and forestry plots excluded resident birds that specialize in  
10  
11 262 using urban and agricultural areas, as well as migratory species. Urban-cropfield specialists  
12  
13 263 and migrants might avoid feeding and perching within forested sites because they depend  
14  
15 264 on the greater amounts of resources offered by highly-dynamic environments such as urban  
16  
17 265 and agricultural areas, even in the presence of intense anthropogenic disturbance. The  
18  
19 266 behavioral flexibility shown by migrants within their wintering grounds might enhance  
20  
21 267 their adaptability to unfamiliar environments and unpredictable availability of resources  
22  
23 268 that they face during migration. Urban-cropfield areas favored critical feeding behaviors of  
24  
25 269 granivores and nectarivores as such land uses provide large amounts of grains and abundant  
26  
27 270 sources of nectar. Our approach provides information about the impact of novel habitats on  
28  
29 271 species and habitat quality, which can be of value for certification efforts and other  
30  
31 272 sustainability incentives in working landscapes.  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39

40 274 *Behavioral responses of resident species*

41  
42 275 Forest birds performed a vast array of behaviors outside conservation forests. In fact,  
43  
44 276 selective forestry management plots and forest sanitation areas were important for feeding,  
45  
46 277 perching, and breeding behaviors of this group of birds. On the one hand, this suggests that  
47  
48 278 forestry activities might be producing gradual changes in the environment, promoting the  
49  
50 279 ecological continuity between forestry areas and conservation forests (Fischer &  
51  
52 280 Lindenmayer, 2006). The ecological similarity among these human land uses might be  
53  
54 281 ultimately enhancing the adaptation of forest birds to novel environments by facilitating the  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 282 provision of key resources (e.g. food, shelter, space) (Fischer & Lindenmayer, 2006; Yap,  
4  
5 283 Sodhi & Peh, 2007), preserving the environmental cues that trigger studied behaviors (e.g.  
6  
7 284 temperature, humidity, presence of conspecifics, habitat continuity) (Sih, 2013), and  
8  
9  
10 285 fostering the learning process that species need to exploit human-modified ecosystems  
11  
12 286 (Whittaker & Knight, 1998; Kawecki 2008). On the other hand, forest birds of the Oaxacan  
13  
14 287 highlands are likely to exhibit a substantial degree of behavioral flexibility, which may  
15  
16  
17 288 allow some species to adapt to the novel forested habitats created by forestry (Sih, 2013;  
18  
19 289 Wong & Candolin, 2015). Among these forest birds we find species of conservation  
20  
21 290 concern, such as Unicolored Jay (*Aphelocoma unicolor*), Garnet-throated Hummingbird  
22  
23 291 (*Lamprolaima rhami*), and Brown-backed Solitaire (*Myadestes occidentalis*)  
24  
25  
26 292 (SEMARNAT, 2010); as well as endemic species of Mexico, such as Red Warbler  
27  
28 293 (*Cardellina rubra*), Bumblebee Hummingbird (*Atthis heloisa*), and Gray-barred Wren  
29  
30 294 (*Campylorhynchus megalopterus*).

31  
32  
33 295 Breeding activity was similar among land uses during the breeding season of most  
34  
35 296 species in the region (i.e. summer). However, this result might be biased as breeding events  
36  
37 297 were hard to detect and resulted in low numbers of observations in our data. Still, a  
38  
39  
40 298 relatively high number of fighting events observed within conservation forests suggest that  
41  
42 299 this land use is particularly critical for forest birds during the breeding period. Hence, the  
43  
44  
45 300 persistence of conservation forests within the working landscape should be promoted as  
46  
47 301 they may function as source habitats for populations of forest birds (Burke & Nol, 2000).

48  
49 302 Selective forestry management plots were important for breeding activities of forest  
50  
51 303 birds during winter. This pattern exclusively corresponded to breeding events of  
52  
53  
54 304 hummingbirds, as most of them breed in the region during autumn and winter (Binford,  
55  
56 305 1989; Howell & Webb, 1995; Ortega-Álvarez *et al.*, 2018b). Forest modification as a result

1  
2  
3 306 of timber extraction may provide suitable breeding conditions for some hummingbirds,  
4  
5 307 because the partial removal of trees can preserve a considerable amount of tree resources  
6  
7 308 (e.g. nesting sites and nesting material) while facilitating the establishment of flowering  
8  
9 309 plants (Yap *et al.*, 2007). This result provides indirect evidence of hummingbird adaptation  
10  
11 310 to forestry activities; still, future research on breeding success might be useful to discard if  
12  
13 311 selective forestry management plots act as ecological traps for hummingbirds (Battin,  
14  
15 312 2004).

16  
17  
18  
19 313 Urban-cropfield specialist birds, such as the White-throated Towhee (*Melospiza*  
20  
21 314 *albicollis*), the Lesser Goldfinch (*Spinus psaltria*), and the House Finch (*Haemorhous*  
22  
23 315 *mexicanus*), showed little behavioral flexibility as they fed, perched, and preened almost  
24  
25 316 exclusively within urban and agricultural areas. The ability of this group of species to cope  
26  
27 317 with anthropogenic disturbance (Lin *et al.*, 2012) allows them to exploit the vast food and  
28  
29 318 perching resources found within urban-cropfield areas throughout the year (Shochat, 2004).  
30  
31 319 Nevertheless, their dependence on greater amounts of resources found in highly-dynamic  
32  
33 320 environments such as urban and agricultural areas, seems to exclude them from forested  
34  
35 321 sites, where fewer resources and more unstable productivity prevail (Shochat *et al.*, 2006).  
36  
37 322

### 323 *Behaviors of migratory species*

324 Migrants performed a higher proportion of behaviors in land uses where human activity  
325 was intense. For instance, winter and summer migrants fed primarily in forest sanitation  
326 and urban-cropfield areas. Given that the energetic costs associated with migration are high  
327 (McWilliams *et al.*, 2004), migratory species likely prefer to forage in land uses where  
328 feeding resources are abundant, even in the presence of intense human activity. Moreover,  
329 urban-cropfield areas provide numerous perching sites for migrants, which are useful for

1  
2  
3 330 scanning the surroundings and resting (Emlen, 1974). Although many migratory species  
4  
5 331 exclusively depend on well-conserved habitats during the breeding season (Dunn & Garrett,  
6  
7 332 1997), our results suggest that migratory birds implement a totally different behavioral  
8  
9 333 strategy during migration. In particular, migrants such as Nashville Warbler (*Oreothlypis*  
10  
11 334 *ruficapilla*), Wilson's Warbler (*Cardellina pusilla*), and Warbling Vireo (*Vireo gilvus*),  
12  
13 335 showed an important behavioral flexibility within these wintering grounds, which may  
14  
15 336 enhance their adaptability to the unfamiliar environments and to the unpredictable  
16  
17 337 availability of resources associated with large-scale migratory movements (Faaborg *et al.*,  
18  
19 338 2010).  
20  
21  
22  
23

24 339

25  
26 340 *Feeding behavior according to trophic groups*

27  
28 341 Variation in the probability of feeding behavior among habitat types indicates that all  
29  
30 342 human land uses are beneficial to distinct trophic groups of birds. For example, selective  
31  
32 343 forestry management plots, which harbor an important number of fruiting and pioneer  
33  
34 344 species (Verburg & van Eijk-Bos, 2003; Yap *et al.*, 2007), promoted foraging of  
35  
36 345 frugivorous birds. Fruiting and pioneer plants like wild black cherry, avocado, and poke  
37  
38 346 (*Phytolacca* sp.), likely increased their presence at selective forestry management plots as a  
39  
40 347 result of the disturbance associated with local forestry activities (Verburg & van Eijk-Bos,  
41  
42 348 2003; Deckers *et al.*, 2005), which in turn intensified the foraging activity of frugivorous  
43  
44 349 birds. As reported by previous studies (Dhindsa & Saini, 1994; Ortega-Álvarez &  
45  
46 350 MacGregor-Fors, 2011), granivores were highly attracted to urban-cropfield areas, because  
47  
48 351 these human land uses offer large amounts of seeds that are produced by crops and  
49  
50 352 ephemeral herbs (e.g. grasses).  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 353 Feeding behavior of insectivores varied between seasons, which is likely related to a  
4  
5 354 temporal change in the composition of the insectivore community. For instance, migratory  
6  
7  
8 355 warblers that arrived during winter tended to dominate the insectivore community, and  
9  
10 356 preferred to feed within forest sanitation areas due to the presence of suitable habitat  
11  
12 357 conditions for insects (e.g. decaying wood, abundance of native vegetation) (Narango,  
13  
14 358 Tallamy & Marra, 2017). However, the composition of the community changed during  
15  
16  
17 359 summer, when resident insectivores dominated it. This particular group of birds was  
18  
19 360 reluctant to feed in urban-cropfield areas. Instead, they heavily depended on forested sites  
20  
21 361 to obtain food (Felton *et al.*, 2008). Given that urban-cropfield areas exhibited low levels of  
22  
23 362 tree and shrub cover, these tend to be poor habitats for native insects (Kemp & Ellis, 2017;  
24  
25 363 Narango *et al.*, 2017). Such conditions likely exclude resident insectivores from urban-  
26  
27 364 cropfield areas, because they cannot find their preferred prey items.

30  
31 365 According to our results, urban-cropfield areas favored feeding of nectarivores  
32  
33 366 during summer. During this season, most hummingbirds do not breed (Binford, 1989;  
34  
35 367 Ortega-Álvarez *et al.*, 2018b), so they do not depend on nesting sites and materials  
36  
37 368 exclusively provided by forests. Instead, this group of birds appears to have adapted in this  
38  
39 369 region to exploit the surplus of feeding resources provided by urban settlements (e.g.  
40  
41 370 flowering ornamental plants) and agricultural areas (e.g. flowering crops) (Calviño-  
42  
43 371 Cancela, 2006; Davis, Major & Taylor, 2015). Finally, we observed that omnivores fed in  
44  
45 372 similar proportions among all land uses. This demonstrates that omnivores have the  
46  
47 373 behavioral plasticity needed to forage anywhere across the working landscape. This  
48  
49 374 observed pattern contradicts results from previous studies, which indicated that omnivores  
50  
51 375 are more successful within heavily-disturbed habitats (e.g. urban settlements) than in any  
52  
53 376 other type of land use (Chace & Walsh, 2006; Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors, 2011).



1  
2  
3 377 Such discrepancy can be explained by the inherent variability among habitat and landscape  
4  
5 378 configurations across our survey sites, as well as by differences in surveying methods,  
6  
7 379 because prior studies did not assess the behavior of individuals and just relied on simple  
8  
9 380 presence/absence data.  
10  
11  
12 381

13  
14 382 *Management and conservation implications*

15  
16 383 Forestry activities in the region are quite important for both biodiversity conservation and  
17  
18 384 human livelihoods, as they provide high-quality supplementary habitats to forest birds and  
19  
20 385 socioeconomic benefits to local indigenous communities (Chapela, 2007). Areas dedicated  
21  
22 386 to forestry activities in the region may be successful in providing additional habitats for  
23  
24 387 forest birds because they preserve the forest structure and supply high-quality resources for  
25  
26 388 biodiversity (Sallabanks & Arnett, 2005; Ortega-Álvarez *et al.*, 2018a). Thus, future  
27  
28 389 development of forestry activities in the region must aim to generate novel habitats that  
29  
30 390 maintain ecological integrity and connectivity with conservation forests. However, there is  
31  
32 391 still a need to determine the proportion of the working landscape that should be set aside for  
33  
34 392 conservation, as the persistence of conservation forests must be encouraged because they  
35  
36 393 function as source habitats for the populations of forest birds (Burke & Nol, 2000).

37  
38 394 Management and conservation efforts within human land uses with higher levels of  
39  
40 395 anthropogenic disturbance should be encouraged, as these sites may also be relevant for  
41  
42 396 wildlife (Fischer & Lindenmayer, 2006). For example, forest birds performed most of their  
43  
44 397 behaviors within forested plots, but they also exhibited some activity in urban-cropfield  
45  
46 398 areas. Increasing tree and shrub cover within urban-cropfield areas to provide feeding and  
47  
48 399 perching resources for forest birds should enhance the ecological value of these human land  
49  
50 400 uses (Ortega-Álvarez *et al.*, 2018a). Moreover, we observed that urban-cropfield areas  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 401 strongly favored migrants. This suggests that, although forested areas are important for  
4  
5 402 migratory birds (Faaborg *et al.*, 2010), urban-cropfield areas provide critical supplemental  
6  
7 403 resources for them. Thus, in addition to promoting the conservation of old-growth forests,  
8  
9  
10 404 there is a large potential to invest in agroecosystems and sustainable practices within urban-  
11  
12 405 cropfield areas for the benefit of migratory birds. However, more research is needed to  
13  
14 406 examine variations in the behavioral responses of forest and migratory birds with respect to  
15  
16 407 different intensities of urban development and agricultural activities, as within our study  
17  
18  
19 408 landscape urban settlements are small (maximum area of  $\sim 88.5$  ha) and agricultural  
20  
21 409 practices are mostly for local and regional consumption.  
22  
23

24 410

25  
26 411 *Conclusions*

27  
28 412 Forested habitats that are set aside for conservation are not the only ecologically important  
29  
30 413 component of a working landscape for birds. As evidenced by our study, human land uses  
31  
32 414 set aside for productive activities, such as forestry plots, provide supplementary habitats  
33  
34 415 that serve as feeding and breeding grounds for forest-dependent birds. Identifying which  
35  
36 416 anthropogenic systems serve as supplementary habitats for wildlife, and which behaviors of  
37  
38 417 particular groups of species are being favored by different commercial activities, could  
39  
40 418 serve as a tool for evaluating and promoting the sustainability of working landscapes.  
41  
42

43  
44 419 Behavioral studies must receive greater attention as a means to determine how  
45  
46 420 species adapt to novel environments, as well to assess and manage working landscapes.  
47  
48 421 Even if more specific research should be designed to evaluate the detailed effect of  
49  
50 422 anthropogenic disturbance on the fitness of species and to identify source/sink habitats, our  
51  
52 423 behavioral study represents a cost-effective and time-saving approach for assessing habitat  
53  
54 424 quality and provides a useful baseline to prioritize research and conservation agendas.  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 425  
45 426 **Supporting Information**6  
7 427 Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:8  
9 428 **Table S1.** Probabilities of non U-C specialists behaviors that significantly differed between  
10  
11  
12 429 two human land use types.13  
14 430 **Table S2.** Probabilities of U-C specialists behaviors that significantly differed between two  
15  
16  
17 431 human land use types.18  
19 432 **Table S3.** Probabilities of migratory species behaviors that significantly differed between  
20  
21  
22 433 two human land use types.23  
24 434 **Table S4.** Probabilities of trophic groups feeding behavior that significantly differed  
25  
26 435 between two human land use types.27  
28 436  
2930  
31 437 **Acknowledgments**32  
33 438 We are grateful to the communities of Capulálpam de Mendez, Santiago Xiacui, Santiago34  
35 439 Comaltepec, and La Trinidad de Ixtlán; to Dulce Paz, Rubén Ortega Gaytán, Patricia36  
37 440 Álvarez, Laura Jiménez, María del Coro Arizmendi, Luis Sánchez, Rafael Calderón, Leonel38  
39 441 Bautista, Leonel Valdéz, Javier Paz, Abel Martínez, Daniel Ocaña, Israel Solano-Zavaleta,40  
41 442 and Red de Monitoreo Comunitario Huilotl Toxtlan. This work was supported by Rufford42  
43 443 Foundation, UZACHI, and CONABIO (SPSB project). The present manuscript is44  
45 444 submitted as a partial fulfillment of the requisites for RO-A to obtain the Ph. D. degree in46  
47 445 the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM. As part of the Posgrado en Ciencias48  
49  
50 446 Biológicas of the UNAM, RO-A received a Ph. D. scholarship from CONACYT (327503).

1  
2  
3 447 **References**

- 4  
5 448 Abrams, J. & Bliss, J. (2013). Amenity landownership, land use change, and the re-creation  
6  
7 449 of "Working Landscapes". *Society and Natural Resources* **26**, 845–859.
- 8  
9 450 Acevedo, M.A. (2007). Bird feeding behavior as a measure of restoration success in a  
10  
11 451 Caribbean forested wetland. *Ornitol. Neotrop.* **18**, 305–310.
- 12  
13 452 Altieri, M.A., Funes-Monzote, F.R. & Petersen, P. (2012). Agroecologically efficient  
14  
15 453 agricultural systems for smallholder farmers: Contributions to food sovereignty.  
16  
17 454 *Agron. Sustain. Dev.* **32**, 1–13.
- 18  
19 455 Baath, R. (2014). *Bayesian First Aid: a package that implements Bayesian alternatives to*  
20  
21 456 *the classical \*.test functions in R*. California: Proceedings of UseR! 2014. The  
22  
23 457 International R User Conference.
- 24  
25 458 Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats: ecological traps and the  
26  
27 459 conservation of animal populations. *Conserv. Biol.* **18**, 1482–1491.
- 28  
29 460 Beale, C.M. (2007). The behavioral ecology of disturbance responses. *Int. J. Comp.*  
30  
31 461 *Psychol.* **20**, 111–120.
- 32  
33 462 Bibby, C.J., Burgess, N.D. & Hill, D.A. (2000). *Bird census techniques*. UK: Academic  
34  
35 463 Press.
- 36  
37 464 Binford, L. (1989). A distributional survey of the birds of the Mexican State of Oaxaca.  
38  
39 465 *Ornithological Monographs* **43**, 1–418.
- 40  
41 466 Burke, D.M. & Nol, E. (2000). Landscape and fragment size effects on reproductive  
42  
43 467 success of forest-breeding birds in Ontario. *Ecol. Appl.* **10**, 1749–1761.
- 44  
45 468 Calviño-Cancela, M. (2006). Time-activity budgets and behaviour of the Amazilia  
46  
47 469 hummingbird, *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban  
48  
49 470 environment. *Rev. Biol. Trop.* **54**, 873–878.
- 50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 471 Candolin, U. & Wong, B.B.M. (2012). *Behavioural responses to a changing world:*  
4  
5 472 *mechanisms and consequences*. UK: Oxford University Press.  
6  
7  
8 473 Chace, J.F. & Walsh, J.J. (2006). Urban effects on native avifauna: A review. *Landscape*  
9  
10 474 *Urban Plan.* **74**, 46–69.  
11  
12 475 Chambers, S.A. (2008). *Birds as environmental indicators: review of literature*.  
13  
14 476 Melbourne: Parks Victoria.  
15  
16  
17 477 Chapela, F. (2007). El manejo forestal comunitario indígena en la Sierra de Juárez, Oaxaca.  
18  
19 478 In *Los bosques comunitarios de México: manejo sustentable de paisajes forestales:*  
20  
21 479 123–145. Bray, D. *et al.* (Eds.). México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos  
22  
23 480 Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de  
24  
25 481 México, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible, Florida International  
26  
27 482 University.  
28  
29  
30  
31 483 CLO & CONABIO (In press). *Manual ilustrado PROALAS para aves terrestres*. Cornell  
32  
33 484 Lab of Ornithology, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la  
34  
35 485 Biodiversidad.  
36  
37  
38 486 Davis, A., Major, R.E. & Taylor, C.E. (2015). The association between nectar availability  
39  
40 487 and nectarivore density in urban and natural environments. *Urban Ecosyst.* **18**, 503–  
41  
42 488 515.  
43  
44  
45 489 Deckers, B., Verheyen, K., Hermy, M. & Muys, B. (2005). Effects of landscape structure  
46  
47 490 on the invasive spread of black cherry *Prunus serotina* in an agricultural landscape in  
48  
49 491 Flanders , Belgium. *Ecography* **28**, 99–109.  
50  
51 492 Dhindsa, M.S. & Saini, H.K. (1994). Agricultural ornithology : an Indian perspective. *J*  
52  
53 493 *Bioscience.* **19**, 391–402.  
54  
55  
56 494 Dunn, J.L. & Garrett, K. (1997). *A field guide to warblers of North America*. New York:  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 495 Houghton Mifflin.  
4  
5 496 Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D. & Ramankutty, N. (2010).  
6  
7 497 Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Glob Ecol. Biogeogr.* **19**,  
8  
9 498 589–606.  
10  
11  
12 499 Emlen, J.T. (1974). An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure,  
13  
14 500 regulation. *Condor* **76**, 184–197.  
15  
16  
17 501 Faaborg, J. *et al.* (2010). Conserving migratory landbirds in the New World: Do we know  
18  
19 502 enough? *Ecol. Appl.* **20**, 398–418.  
20  
21  
22 503 Felton, A., Wood, J., Felton, A.M., Hennessey, B. & Lindenmayer, D.B. (2008). Bird  
23  
24 504 community responses to reduced-impact logging in a certified forestry concession in  
25  
26 505 lowland Bolivia. *Biol. Conserv.* **141**, 545–555.  
27  
28  
29 506 Fernández-Juricic, E. & Tellería, J.L. (2000). Effects of human disturbance on spatial and  
30  
31 507 temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain.  
32  
33 508 *Bird Study* **47**, 13–21.  
34  
35  
36 509 Fernández-Juricic, E., Jimenez, M.D. & Lucas, E. (2001). Bird tolerance to human  
37  
38 510 disturbance in urban parks of Madrid (Spain): Management implications. In *Avian*  
39  
40 511 *ecology and conservation in an urbanizing world*: 259–273. Marzluff, J.M., Bowman,  
41  
42 512 R. and Donnelly, R. (Eds.). Boston: Springer.  
43  
44  
45 513 Fischer, J. & Lindenmayer, D.L. (2006). Beyond fragmentation: The continuum model for  
46  
47 514 fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* **112**, 473–480.  
48  
49  
50 515 Gelman, A. & Rubin, D.B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple  
51  
52 516 sequences. *Stat. Sci.* **7**, 457–511.  
53  
54  
55 517 Holway, D.A. & Suarez, A.V. (1999). Animal behavior: an essential component of invasion  
56  
57 518 biology. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 328–330.  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 519 Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and Northern Central*  
4  
5 520 *America*. China: Oxford University Press.  
6  
7  
8 521 Kawecki, T.J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* **39**, 321–  
9  
10 522 342.  
11  
12 523 Kemp, J.E. & Ellis, A.G. (2017). Significant local-scale plant-insect species richness  
13  
14 524 relationship independent of abiotic effects in the temperate cape floristic region  
15  
16 525 biodiversity hotspot. *PLoS One* **12**, 1–16.  
17  
18  
19 526 Kruschke, J.K. (2015). *Doing bayesian data analysis: A tutorial with R, JAGS, and STAN*.  
20  
21 527 Academic Press.  
22  
23  
24 528 Lemon, W.C. (1991). Fitness consequences of foraging behaviour in the zebra finch.  
25  
26 529 *Nature* **352**, 153–155.  
27  
28  
29 530 Lin, T., Coppack, T., Lin, Q., Kulemeyer, C., Schmidt, A., Behm, H. & Luo, T. (2012).  
30  
31 531 Does avian flight initiation distance indicate tolerance towards urban disturbance?  
32  
33 532 *Ecol. Indic.* **15**, 30–35.  
34  
35  
36 533 McKinney, M.L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* **52**, 883–  
37  
38 534 890.  
39  
40 535 McWilliams, S.R., Guglielmo, C., Pierce, B. & Klaasen, M. (2004). Flying, fasting, and  
41  
42 536 feeding in birds during migration: A nutritional and physiological ecology perspective.  
43  
44 537 *J. Avian Biol.* **35**, 377–393.  
45  
46  
47 538 Narango, D.L., Tallamy, D.W. & Marra, P.P. (2017). Native plants improve breeding and  
48  
49 539 foraging habitat for an insectivorous bird. *Biol. Conserv.* **213**, 42–50.  
50  
51  
52 540 Ortega-Álvarez, R. & MacGregor-Fors, I. (2011). Dusting-off the file: a review of  
53  
54 541 knowledge on urban ornithology in Latin America. *Landscape Urban Plan.* **101**, 1–10.  
55  
56 542 Ortega-Álvarez, R., Zúñiga-Vega, J.J., Ruiz-Gutiérrez, V., Berrones Benítez, E., Medina  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 543 Mena, I. & Ramírez Felipe, F. (2018a). Improving the sustainability of working  
4  
5 544 landscapes in Latin America: an application of community-based monitoring data on  
6  
7 545 bird populations to inform management guidelines. *Forest Ecol. Manag.* **409**, 56–66.  
8  
9  
10 546 Ortega-Álvarez, R., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I., Valdez Cano, L., Bautista  
11  
12 547 Bautista, L. & Calderón-Parra, R. (2018b). Notes on the breeding behavior of the  
13  
14 548 Bumblebee Hummingbird (*Atthis heloisa*), an endemic species of Mexico: nest,  
15  
16 549 courtship displays, and altitudinal movements. *Wilson J. Ornithol.* **130**, 800–805.  
17  
18  
19 550 Plummer, M. (2003). *JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using*  
20  
21 551 *Gibbs sampling*. Vienna: Proceedings of the 3rd International Workshop on  
22  
23 552 Distributed Statistical Computing.  
24  
25  
26 553 R Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R  
27  
28 554 Foundation for Statistical Computing.  
29  
30  
31 555 Sallabanks, R. & Arnett, E.B. (2005). *Accommodating birds in managed forests of North*  
32  
33 556 *America: A review of bird-forestry relationships*. USA: USDA Forest Service Gen.  
34  
35 557 Tech. Rep. PSW-GTR-191.  
36  
37  
38 558 Seewagen, C.L., Slayton, E.J. & Guglielmo, C.G. (2010). Passerine migrant stopover  
39  
40 559 duration and spatial behaviour at an urban stopover site. *Acta Oecol.* **36**, 484–492.  
41  
42 560 SEMARNAT (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección*  
43  
44 561 *ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo*  
45  
46 562 *y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo*.  
47  
48 563 México: Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos  
49  
50 564 Naturales.  
51  
52  
53 565 Shochat, E. (2004). Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-  
54  
55 566 slicker birds. *Oikos* **106**, 622–626.  
56  
57  
58  
59  
60



- 1  
2  
3 567 Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E. & Hope, D. (2006). From patterns to  
4  
5 568 emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 186–191.  
6  
7  
8 569 Sih, A. (2013). Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid  
9  
10 570 environmental change: A conceptual overview. *Anim. Behav.* **85**, 1077–1088.  
11  
12 571 Stevens, D.L. & Olsen, A.R. (2004). Spatially balanced sampling of natural resources. *J.*  
13  
14 572 *Am. Stat. Assoc.* **99**, 262–278.  
15  
16  
17 573 Tarlow, E.M. & Blumstein, D.T. (2007). Evaluating methods to quantify anthropogenic  
18  
19 574 stressors on wild animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 429–451.  
20  
21 575 Tomasevic, J.A. & Marzluff, J.M. (2018). Space use of suburban pileated woodpeckers  
22  
23 576 (*Dryocopus pileatus*): insights on the relationship between home range, core areas, and  
24  
25 577 territory. *Oecol.* **187**, 15–23.  
26  
27  
28 578 Tuomainen, U. & Candolin, U. (2011). Behavioural responses to human-induced  
29  
30 579 environmental change. *Biol. Rev.* **86**, 640–657.  
31  
32  
33 580 Verburg, R. & van Eijk-Bos, C. (2003). Effects of selective logging on tree diversity,  
34  
35 581 composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *J. Veg. Sci.* **14**,  
36  
37 582 99–110.  
38  
39  
40 583 Wagner, J.L. (1981). Visibility and bias in avian foraging data. *Condor* **83**, 263–264.  
41  
42 584 Whittaker, D. & Knight, R.L. (1998). Understanding wildlife responses to humans. *Wildlife*  
43  
44 585 *Soc. B.* **26**, 312–317.  
45  
46  
47 586 Wong, B.B.M. & Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments.  
48  
49 587 *Behav. Ecol.* **26**, 665–673.  
50  
51 588 Yap, C.A.-M., Sodhi, N.S. & Peh, K.S.-H. (2007). Phenology of tropical birds in peninsular  
52  
53 589 Malaysia: Effects of selective logging and food resources. *Auk* **124**, 945–961.  
54  
55  
56 590

1  
2  
3 591 **Figure legends**  
4

5 592 **Figure 1** Distributions of estimated proportions of bird behaviors for non U-C specialists in  
6  
7 593 different human land uses. Only those behaviors that significantly differed among human  
8  
9  
10 594 land uses are shown. Light lines represent winter estimates and dark lines represent summer  
11  
12 595 estimates. a) Feeding proportions of winter. b) Feeding proportions of summer. c) Perching  
13  
14 596 proportions of winter. d) Fighting proportions of winter. e) Fighting proportions of summer.  
15  
16 597 f) Breeding proportions of winter. C = conservation forests, SM = selective forestry  
17  
18 598 management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.  
19  
20

21 599

22  
23 600 **Figure 2** Distributions of estimated proportions of bird behaviors for U-C specialists in  
24  
25 601 different human land uses. Only those behaviors that significantly differed among human  
26  
27 602 land uses are shown. Light lines represent winter estimates and dark lines represent summer  
28  
29 603 estimates. a) Feeding proportions of winter. b) Feeding proportions of summer. c) Perching  
30  
31 604 proportions of winter. d) Perching proportions of summer. e) Preening proportions of  
32  
33 605 summer. C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest  
34  
35 606 sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.  
36  
37

38 607

39  
40  
41 608 **Figure 3** Distributions of estimated proportions of bird behaviors for migratory species in  
42  
43 609 different human land uses. Only those behaviors that significantly differed among human  
44  
45 610 land uses are shown. Light lines represent winter estimates and dark lines represent summer  
46  
47 611 estimates. a) Feeding proportions of winter migrants. b) Feeding proportions of summer  
48  
49 612 migrants. c) Perching proportions of winter migrants. C = conservation forests, SM =  
50  
51 613 selective forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield  
52  
53 614 areas.  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 615 **Figure 4** Distributions of estimated proportions of feeding for trophic groups in different  
4  
5 616 human land uses. Only feeding proportions that significantly differed among human land  
6  
7 617 uses are shown. Light lines represent winter estimates and dark lines represent summer  
8  
9 618 estimates. a) Frugivores in winter. b) Frugivores in summer. c) Granivores in winter. d)  
10  
11 619 Insectivores in winter. e) Insectivores in summer. f) Nectarivores in summer. C =  
12  
13 620 conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest sanitation  
14  
15 621 areas, U-C = urban-cropfield areas.  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47

623 **Figure 1**

624

625

626

627

628

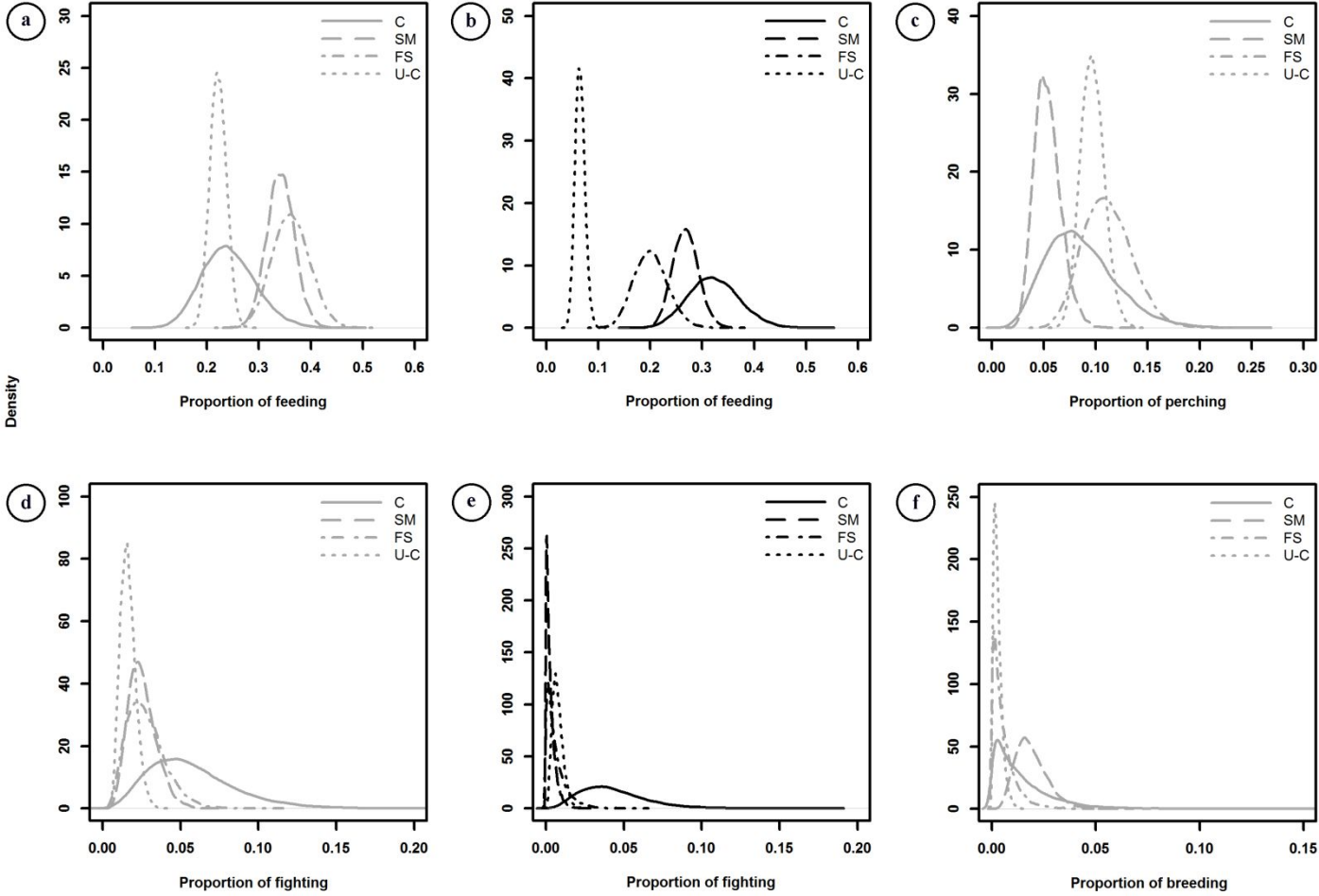
629

630

631

632

633



634 **Figure 2**

635

636

637

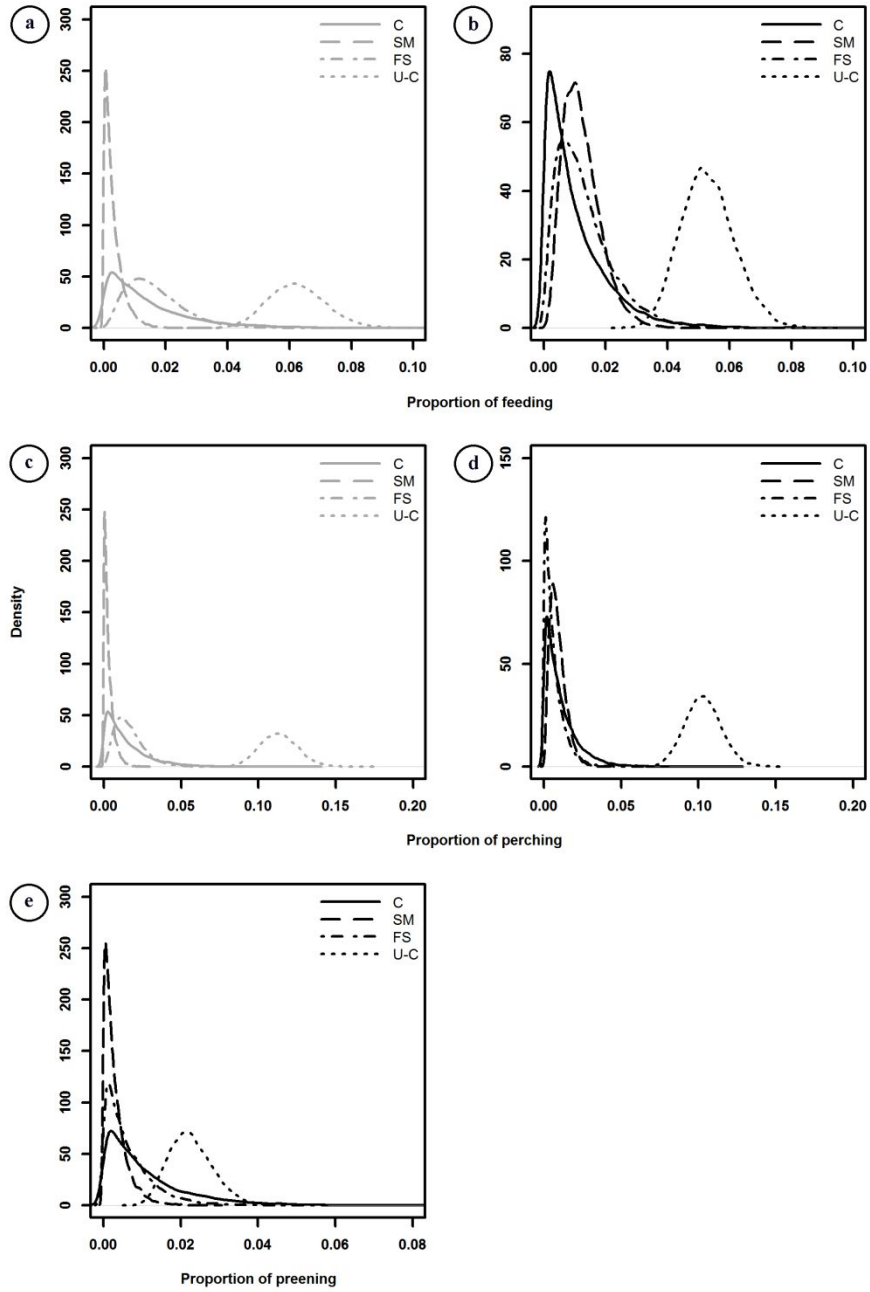
638

639

640

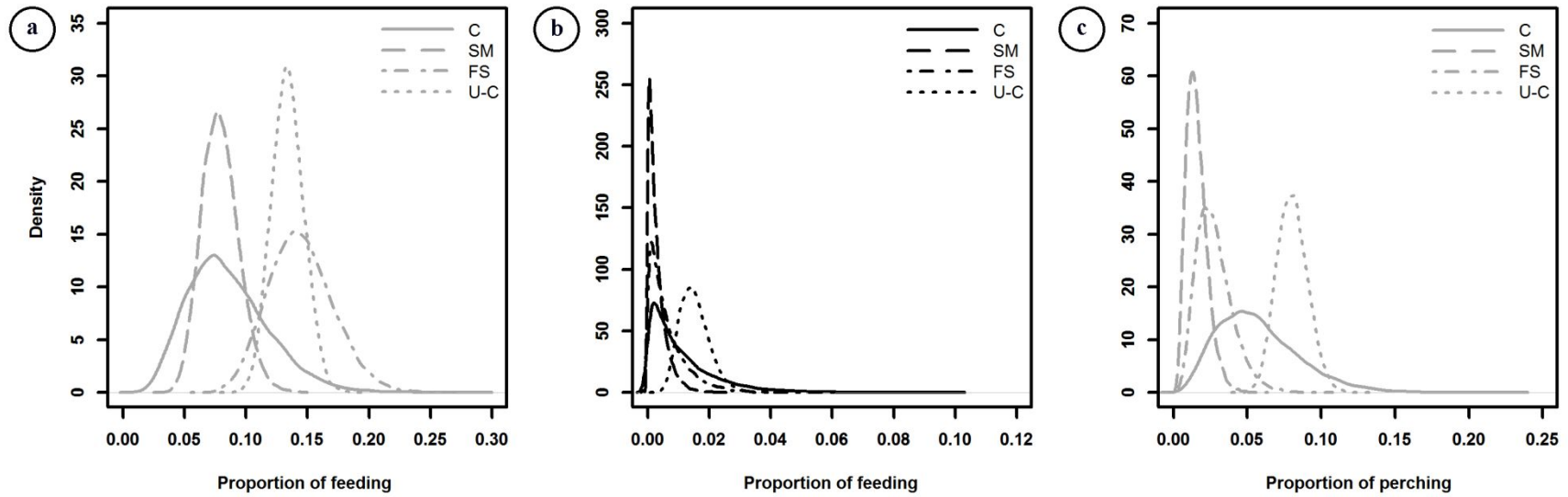
641

642



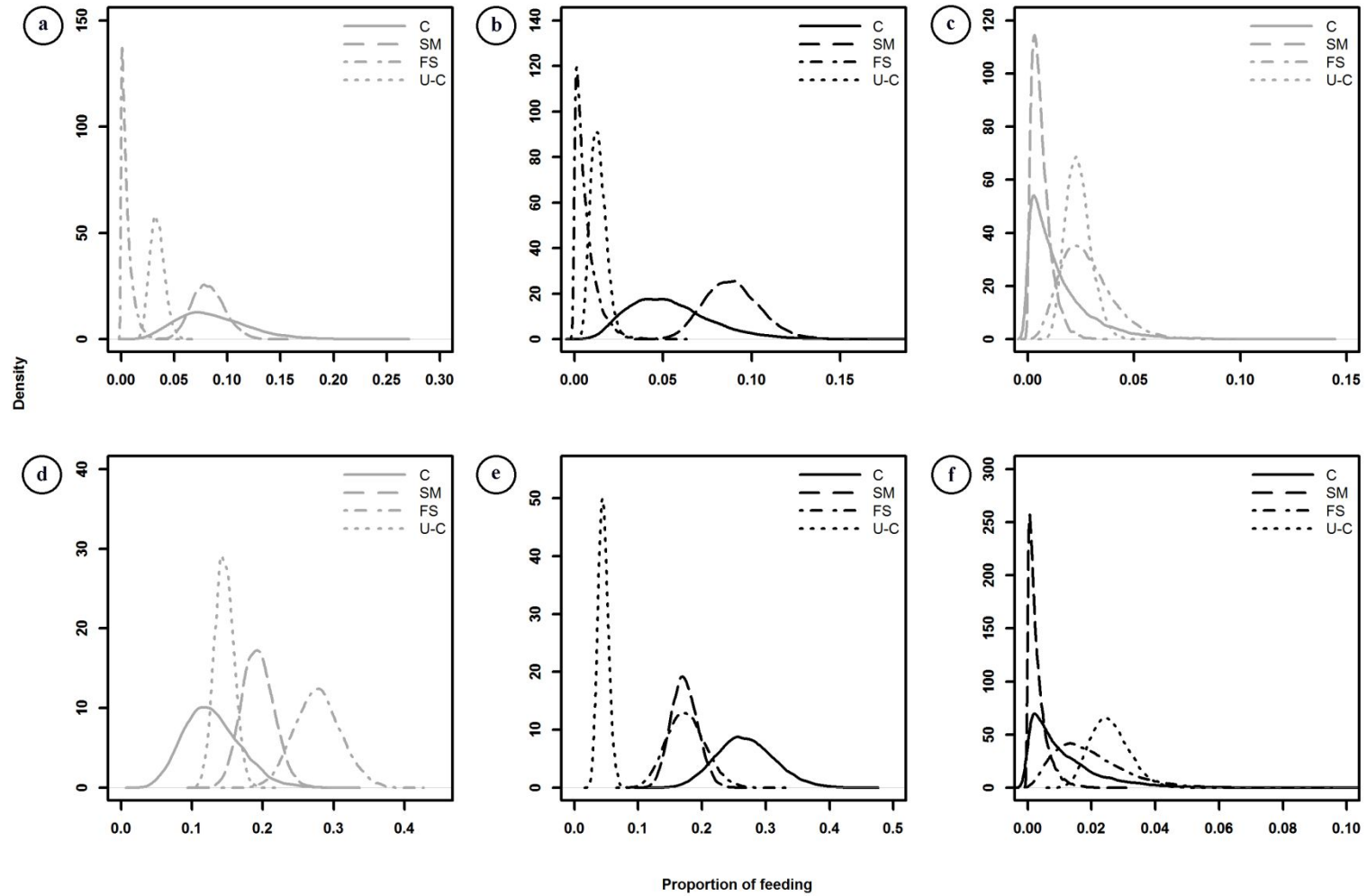
643 **Figure 3**

644



645

646 **Figure 4**



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

656



**Table S1.** Probabilities of non U-C specialists behaviors that significantly differed between two human land use types. SD = standard deviation, HDI low = lower limit of 95% highest posterior density interval, HDI up = upper limit of 95% highest posterior density interval, % > comp = probability of the parameter being larger than 0.5, % < comp = probability of the parameter being smaller than 0.5, C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

Behavior	Season	Land uses	Mean	SD	HDI low	HDI up	% > comp	% < comp
Feeding	Winter	SM/U-C	0.12	0.03	0.06	0.18	0.99	6.67E-05
		FS/U-C	0.14	0.04	0.07	0.22	0.99	6.67E-05
	Summer	C/FS	0.12	0.06	0.01	0.24	0.98	0.02
		C/U-C	0.26	0.05	0.16	0.35	0.99	6.67E-05
		SM/U-C	0.20	0.03	0.15	0.25	0.99	6.67E-05
		FS/U-C	0.14	0.03	0.07	0.20	0.99	6.67E-05
Perching	Winter	SM/FS	-0.06	0.03	-0.11	-0.01	0.01	0.99
		SM/U-C	-0.04	0.02	-0.08	-0.01	0.01	0.99
Fighting	Summer	C/SM	0.04	0.02	0.004	0.08	0.997	0.003
Breeding	Winter	SM/U-C	0.02	0.01	0.002	0.03	0.99	0.01

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47

**Table S2.** Probabilities of U-C specialists behaviors that significantly differed between two human land use types. SD = standard deviation, HDI low = lower limit of 95% highest posterior density interval, HDI up = upper limit of 95% highest posterior density interval, % > comp = probability of the parameter being larger than 0.5, % < comp = probability of the parameter being smaller than 0.5, C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

Behavior	Season	Land uses	Mean	SD	HDI low	HDI up	% > comp	% < comp
Feeding	Winter	C/U-C	-0.05	0.02	-0.08	-0.01	0.01	0.99
		SM/U-C	-0.06	0.01	-0.08	-0.04	6.67E-05	0.99
		FS/U-C	-0.05	0.01	-0.07	-0.02	0.002	0.998
	Summer	C/U-C	-0.04	0.01	-0.07	-0.02	0.01	0.99
		SM/U-C	-0.04	0.01	-0.06	-0.02	0.0004	0.9996
		FS/U-C	-0.04	0.01	-0.06	-0.01	0.005	0.995
Perching	Winter	C/U-C	-0.1	0.02	-0.13	-0.06	0.0002	0.9998
		SM/U-C	-0.11	0.01	-0.14	-0.09	6.67E-05	0.99
		FS/U-C	-0.1	0.02	-0.13	-0.07	6.67E-05	0.99
	Summer	C/U-C	-0.09	0.02	-0.12	-0.06	0.0002	0.9998
		SM/U-C	-0.09	0.01	-0.12	-0.07	6.67E-05	0.99
		FS/U-C	-0.1	0.01	-0.12	-0.07	6.67E-05	0.99
Preening	Summer	SM/U-C	-0.02	0.01	-0.03	-0.01	0.003	0.997

**Table S3.** Probabilities of migratory species behaviors that significantly differed between two human land use types. SD = standard deviation, HDI low = lower limit of 95% highest posterior density interval, HDI up = upper limit of 95% highest posterior density interval, % > comp = probability of the parameter being larger than 0.5, % < comp = probability of the parameter being smaller than 0.5, C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

Behavior	Group	Land uses	Mean	SD	HDI low	HDI up	% > comp	% < comp
Feeding	Winter migrants	SM/FS	-0.07	0.03	-0.13	-0.01	0.01	0.99
		SM/U-C	-0.05	0.02	-0.09	-0.01	0.005	0.995
	Summer migrants	SM/U-C	-0.01	0.01	-0.02	-0.001	0.02	0.98
Perching	Winter migrants	SM/U-C	-0.06	0.01	-0.09	-0.04	6.67E-05	0.99
		FS/U-C	-0.05	0.02	-0.08	-0.02	0.002	0.998

**Table S4.** Probabilities of trophic groups feeding behavior that significantly differed between two human land use types. SD = standard deviation, HDI low = lower limit of 95% highest posterior density interval, HDI up = upper limit of 95% highest posterior density interval, % > comp = probability of the parameter being larger than 0.5, % < comp = probability of the parameter being smaller than 0.5, C = conservation forests, SM = selective forestry management plots, FS = forest sanitation areas, U-C = urban-cropfield areas.

Group	Season	Land uses	Mean	SD	HDI low	HDI up	% > comp	% < comp
Frugivores	Winter	C/FS	0.08	0.03	0.02	0.15	0.9995	0.0005
		SM/FS	0.08	0.02	0.05	0.11	0.99	6.67E-05
		SM/U-C	0.05	0.02	0.02	0.08	0.9993	0.0007
	Summer	FS/U-C	-0.03	0.01	-0.05	-0.01	0.004	0.996
		C/FS	0.05	0.02	0.01	0.1	0.99	0.01
		SM/FS	0.08	0.02	0.05	0.12	0.9999	0.0001
		SM/U-C	0.08	0.02	0.04	0.11	0.99	6.67E-05
Granivores	Winter	SM/U-C	-0.02	0.01	-0.03	-0.003	0.01	0.99
Insectivores	Winter	C/FS	-0.15	0.05	-0.25	-0.05	0.004	0.996
		SM/FS	-0.08	0.04	-0.16	-0.01	0.02	0.98
		FS/U-C	0.13	0.04	0.06	0.20	0.9999	0.0001
	Summer	C/U-C	0.22	0.05	0.13	0.31	0.99	6.67E-05
		SM/U-C	0.13	0.02	0.08	0.17	0.99	6.67E-05
		FS/U-C	0.13	0.03	0.07	0.19	0.99	6.67E-05
Nectarivores	Summer	SM/U-C	-0.02	0.01	-0.04	-0.01	0.001	0.999

# CAPÍTULO IV

**“HABITAT CHARACTERISTICS AND CO-OCCURRENCE WITH  
CLOSELY RELATED SPECIES:  
ASSESSING THE FACTORS THAT DETERMINE THE  
OCCUPANCY OF RESIDENT WOOD-WARBLERS IN A  
NEOTROPICAL WORKING LANDSCAPE”**

ORTEGA-ÁLVAREZ, R., BERRONES BENÍTEZ, E., MEDINA MENA, I. Y ZÚÑIGA-VEGA, J.J. EN REVISIÓN. HABITAT CHARACTERISTICS AND CO-OCCURRENCE WITH CLOSELY RELATED SPECIES: ASSESSING THE FACTORS THAT DETERMINE THE OCCUPANCY OF RESIDENT WOOD-WARBLERS IN A NEOTROPICAL WORKING LANDSCAPE. IBIS.

**Nota:** los apéndices y materiales suplementarios asociados a este artículo podrán ser solicitados directamente al correo electrónico del primer autor del manuscrito.



**Habitat characteristics and co-occurrence with closely related species: assessing the factors that determine the occupancy of resident wood-warblers in a Neotropical working landscape**

Journal:	<i>IBIS</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Paper
Category:	ecology: community, ecology: population dynamics, ecology: habitat

SCHOLARONE™  
Manuscripts

1 **Habitat characteristics and co-occurrence with closely related species: assessing the factors**  
2 **that determine the occupancy of resident wood-warblers in a Neotropical working**  
3 **landscape**

4  
5 **ABSTRACT**

6 The simultaneous effects of habitat traits and interspecific interactions determine the occurrence  
7 and habitat use of wildlife populations. However, little research has been devoted to examine  
8 spatial co-occurrence among closely related species while considering the effect of habitat traits  
9 and imperfect detectability of species in the field. In this study, we focused on migratory and  
10 resident wood-warblers that co-exist during the winter in a Neotropical working landscape in  
11 southern Mexico to understand if habitat occupancy of resident wood-warblers is influenced by  
12 particular habitat characteristics and by the presence of other species of resident and migratory  
13 wood-warblers. For this purpose, we implemented two-species occupancy models, which  
14 account for the imperfect detectability of these birds in the field. Our results revealed that habitat  
15 occupancy of resident wood-warblers was positively influenced by the presence of other closely  
16 related species (both migratory and resident). These positive relationships suggest that different  
17 species of wood-warblers frequently participate in mixed-species flocks. However, these patterns  
18 of species co-occurrence were more evident among resident species than between migratory and  
19 resident species, which may be explained by microhabitat segregation and differences in habits  
20 between resident and migratory wood-warblers. We also found that particular habitat  
21 characteristics may mediate the observed patterns of species co-occurrence. Specifically, sites  
22 with larger trees facilitated the co-occurrence of some species of resident wood-warblers. Our  
23 study highlights the importance of the interplay between interspecific interactions and habitat

24 traits in determining the presence and habitat use of resident birds in Neotropical working  
25 landscapes.

26

27 **Keywords:** imperfect detection, migratory birds, mixed-species flocks, occupancy models,  
28 Parulidae, tropical birds.



30 One of the main aims of animal ecology is to identify the elements of the environment that  
31 determine whether a species is present or not in a particular area (Jones 2001). This information  
32 is relevant to understand ecological systems as well as to guide conservation strategies that are  
33 increasingly needed to mitigate the impacts of anthropogenic disturbances worldwide (Caughley  
34 1994). Although it has been widely recognized that both habitat traits and interspecific  
35 interactions affect the occurrence and abundance of wildlife populations (Rosenzweig 1995, Van  
36 der Putten *et al.* 2010), few studies have focused on evaluating their simultaneous effects (e.g.  
37 Peoples & Frimpong 2016). Particularly, the presence of closely related species may influence  
38 whether species of interest are present or not in a given area. In some cases, closely related  
39 species may be competitors and preclude the presence of the focal species (Bensusan *et al.*  
40 2011). Alternatively, closely related species may have positive effects, for instance as facilitators  
41 or mutualists, thereby promoting the presence of the focal species (Peoples & Frimpong 2016).  
42 In addition, the direction and intensity of these interspecific effects may depend on the particular  
43 environmental context. For instance, areas where resources (food, shelters, breeding sites) are  
44 abundant may allow co-occurrence of closely related species, whereas in areas where resources  
45 are limited a single species may be competitively dominant and exclude other species (Juliano  
46 1998, Curtis *et al.* 2015). Therefore, the simultaneous evaluation of the potential effects of  
47 closely related species and habitat characteristics may provide insight into the ecological  
48 processes that promote the occurrence of species of interest in particular areas.

49 Birds are an ideal system to address these ecological questions (Jones 2001). This is  
50 particularly true for the potential interactions between closely related migratory and resident  
51 birds. Bird migration has been widely studied; however, most research has focused on the  
52 physiology, ecology, demography, and evolution of migratory birds (Berthold 2001), whereas

53 little is known about how year-round resident birds deal with the arrival of migrants to their  
54 wintering grounds. Many migratory birds spend the winter in tropical and subtropical regions  
55 and they may exert both positive and negative effects on closely related resident birds (Rappole  
56 1983, Bensusan *et al.* 2011). Furthermore, these ecological interactions may be more intense in a  
57 particular type of habitat and, in contrast, may be milder or inexistent in a different habitat.  
58 Information on the effects of migrants on resident birds and the particular habitat traits that  
59 modulate these interactions is certainly needed given the paucity of ecological knowledge about  
60 year-round resident birds in tropical and subtropical regions.

61 In this study, we searched for evidence of ecological interactions between migratory and  
62 resident New World warblers and examined the potential effects of particular habitat traits on the  
63 co-occurrence patterns of migrants and residents. New World warblers (referred to as “wood-  
64 warblers” hereafter) are small passerine birds of the family Parulidae, all of which are endemic to  
65 the Americas. The taxonomy and phylogenetic relationships of these birds have been heavily  
66 explored (Lovette & Bermingham 1999, 2002). They may be locally abundant, conspicuous, and  
67 relatively easy to survey across ecological gradients (Cleveland Bent 1953, Wunderle & Waide  
68 1993). Most species are territorial and insectivorous (Marra 2000, Marra & Holmes 2001, Smith  
69 *et al.* 2012). However, there is a broad diversity of foraging behaviors with respect to mobility  
70 (sit-and-wait and active hunters), strategies for capturing prey (gleaning, hanging, probing,  
71 gaping, chasing), foraging substrates (leaves, twigs, needles, bark, crevices), and preferred food  
72 items (arthropods, fruit, nectar, mollusks) (Dunn & Garrett 1997). Furthermore, their diet and  
73 particular techniques for searching and capturing prey may change (for example between  
74 seasons) if food resources become scarce (Sherry *et al.* 2016). In general, wood-warblers are

75 strongly dependent on forested habitats, especially during the breeding season (Cleveland Bent  
76 1953, Dunn & Garrett 1997).

77         In the past decades, the population numbers of several wood-warblers have declined,  
78 resulting in a growing conservation concern (Hill & Hagan 1991, Berlanga *et al.* 2010). For  
79 instance, estimates of the annual rate of population change based on over 50 years of data  
80 revealed a constant negative trend since 1950 for species like the Wilson's (percentage decrease  
81 per year: -0.5%), Chestnut-sided (-1.2%), Golden-winged (-1.4%), Canada (-1.5%), Nashville (-  
82 1.9%), and Magnolia Warblers (-2.4%; Hill & Hagan 1991). Much recent research has been  
83 devoted primarily to Nearctic migratory species, with particular emphasis on their ecology at  
84 their breeding grounds (Marra *et al.* 2015). In contrast, we know less about the behavior and  
85 habitat preferences of migratory species in their wintering grounds, many of which are located in  
86 the Neotropics (Boyle *et al.* 2011, Marra *et al.* 2015). Migratory species are ecologically  
87 important in their wintering grounds because they pollinate and disperse plants, participate in the  
88 life cycles of parasites, and may interact with year-round resident birds (Rappole 1983).

89         Research and conservation initiatives for year-round resident wood-warblers in the  
90 Neotropics greatly differ from those conducted and proposed for migratory species. Neotropical  
91 resident species have been understudied (Toms 2013), which has limited our ecological  
92 knowledge about these birds and the assessment of their conservation status. In particular,  
93 information on their habitat preferences is remarkably scarce (Berlanga *et al.* 2010). Moreover,  
94 we have a poor understanding of the effects of wintering species on the habitat use of resident  
95 species. Previous studies have shown that migratory and resident wood-warblers compete  
96 intensely for food resources because they overlap in space use and foraging niches (Greenberg &  
97 Salgado Ortiz 1994, Toms 2013, Sherry *et al.* 2016). In contrast to competition, migratory and

98 resident species may also interact positively through their aggregation in mixed-species flocks,  
99 which enhance foraging and surveillance skills of flocking individuals (Powell 1985, Ewert &  
100 Askins 1991). Unfortunately, ecological research has been conducted only on a few species,  
101 mainly in tropical lowlands (Greenberg & Salgado Ortiz 1994, Stutchbury 1994, Marra 2000,  
102 Johnson & Sherry 2001, Marra & Holmes 2001, Smith *et al.* 2012). Identifying the landscape  
103 traits that are important for the presence of resident wood-warblers, as well as determining the  
104 effect of their interaction with ecologically similar species such as migratory wood-warblers, is  
105 fundamental to guide conservation strategies and habitat management actions (Soulé *et al.* 2005,  
106 MacKenzie *et al.* 2006, Ortega-Álvarez *et al.* 2018). Specifically, managers and conservationists  
107 could focus their actions on increasing and preserving the habitat traits that promote the co-  
108 occurrence of two or more species of wood-warblers. Moreover, identifying positive ecological  
109 interactions between different species would indicate that actions targeted towards preserving  
110 one particular species will also have positive effects on co-occurring taxa.

111 In recent years, species interactions have been indirectly evaluated by means of multi-  
112 species occupancy models (MacKenzie *et al.* 2006, Richmond *et al.* 2010, Rota *et al.* 2016),  
113 which estimate the probability that a species occurs at a particular location while correcting for  
114 potential bias caused by imperfect detectability of animals in the field (Mackenzie *et al.* 2002).  
115 Multi-species occupancy models estimate the probability that two or more species co-occur more  
116 or less often than expected by chance alone and, hence, these analytical tools provide evidence of  
117 positive (such as mutualism) or negative (such as competition) ecological interactions,  
118 respectively (MacKenzie *et al.* 2004). Additionally, these models allow us to incorporate  
119 potential effects of environmental characteristics on the probability that two or more species  
120 occupy the same area (e.g. a two-species occupancy model revealed that two different species of

121 squirrels co-occur predominantly in sites with dense tree cover because trees provide both  
122 species with abundant food and refuges; Ramírez-Cruz *et al.* 2019). However, studies on  
123 interspecific interactions that account for imperfect detectability of co-occurring species are still  
124 scarce (e.g. Cruz *et al.* 2015, Farris *et al.* 2016, Hossack *et al.* 2017).

125         In this study, we evaluated the factors that promote the occurrence of resident wood-  
126 warblers across a landscape composed of different land uses in southern Mexico. In particular,  
127 we implemented conditional two-species occupancy models to test if the occupancy probabilities  
128 of resident wood-warblers are determined exclusively by habitat characteristics or may also be  
129 affected by the presence of other species of resident and migratory wood-warblers. We  
130 hypothesized positive effects of vegetation traits on the occurrence of resident wood-warblers  
131 (i.e. these birds are more likely to occupy sites with dense vegetation cover and high diversity of  
132 tree species) because they are closely associated with forested sites (Ortega-Álvarez *et al.* 2018).  
133 We also tested the hypothesis that migratory species affect negatively the occurrence of resident  
134 wood-warblers, because migrants are highly-efficient foragers and may compete intensely for  
135 food with residents to satisfy the severe energetic demands of migration (Greenberg & Salgado  
136 Ortiz 1994, Toms 2011, 2013, Sherry *et al.* 2016). In fact, some studies have documented intense  
137 competition for food and nesting sites between different species of migratory wood-warblers  
138 (Ficken *et al.* 1968, Confer *et al.* 2003). In contrast, we expected positive associations (co-  
139 occurrence) between different species of resident wood-warblers, because their aggregation in  
140 mixed-species flocks allows them to share the information on food sources and refuge  
141 availability that they gather all year round, and reduces the time that each individual spends  
142 detecting predators, thereby optimizing predator surveillance (Powell 1985, Ewert & Askins  
143 1991, O'Donnell *et al.* 2014). Our results contribute to a better understanding of the co-

144 occurrence patterns of closely related resident and migratory birds in the Neotropics and of the  
145 landscape traits that modulate such interspecific interactions.

146

## 147 **METHODS**

### 148 **Study site**

149 We conducted our bird surveys in a working landscape located in Oaxaca, southern Mexico, in  
150 collaboration with the communities of Santiago Xiacui, La Trinidad de Ixtlán, Capulápam de  
151 Méndez, and Santiago Comaltepec. The area (~ 6,335.5 ha) is a mosaic of land uses that are  
152 owned and managed by three of the four communities. The main land uses are conservation  
153 forests (C), which are represented by pine and oak forests set aside for wildlife conservation,  
154 watershed protection, and ecotourism; intensive forestry management plots (IM) are clear-cut  
155 patches located within larger forest tracts; selective forestry management plots (SM) are patches  
156 where only large pine and oak trees are removed; reforestation areas (RE) are former ~1 ha IM  
157 that were revegetated by communities with tree species of commercial interest (Mexican  
158 Weeping Pine - *Pinus patula* and Smooth-bark Mexican Pine - *Pinus pseudostrabus*); forest  
159 sanitation areas (FS) are forests where communities removed and burned the trees that were  
160 killed or infected by bark beetles (*Dendroctonus* sp.); and urban-cropfield areas (U-C), where  
161 modest houses intermingle with orchards, crops, and gardens.

162

### 163 **Habitat characteristics**

164 To identify the functional relationship between habitat characteristics and bird occupancy, we  
165 measured nine ecologically relevant variables that may be determinant of bird habitat use: tree  
166 species richness, tree density, average tree diameter at breast height, average arboreal height,

167 percent tree cover, shrub species richness, percent shrub cover, time since last anthropogenic  
168 disturbance, and altitude. These variables were measured at each point count station where we  
169 surveyed birds. Specifically, we counted the total number of tree and shrub species (tree and  
170 shrub richness, respectively) as well as the number of individual trees (tree density) that were  
171 present at each point count station. Tree and shrub covers were visually estimated by the same  
172 observer. Average values for tree diameter at breast height (tree size) and arboreal height were  
173 calculated by measuring a total of five trees located at the center and at the four cardinal points  
174 of the bird count station (30 m from the center of the count station). Time since last  
175 anthropogenic disturbance represented the number of days that have passed since human  
176 activities impacted the area surrounding the point count station. This information was provided  
177 by forestry technicians and community members according to the current and historical territorial  
178 management plans.

179       To detect changes across our study area (i.e. differences among land uses), we focused  
180 exclusively on habitat variables with relatively high variability among land uses, in such a way  
181 that high values were representative of one type of land use and low values were representative  
182 of another contrasting type of land use. Variables that were relatively constant across land uses  
183 were not appropriate for our occupancy analysis because they could not reflect ecological  
184 differences among land uses. In addition, we excluded variables that were highly correlated (i.e.  
185  $r > 0.6$ ,  $r < -0.6$ ). As a result, we reduced the number of habitat characteristics that we used in  
186 our analyses to four: average tree diameter at breast height (DBH), percent shrub cover (SC),  
187 time since last anthropogenic disturbance (TIME), and tree species richness (TSR) (Table 1).  
188 Highest levels of DBH and TIME were distinctive of conservation forests and selective forestry  
189 management plots, whereas lowest values of these two habitat characteristics corresponded to

190 intensive forestry management plots and urban-cropfield areas. TSR was highest in selective  
191 forestry management plots, conservation forests, and urban-cropfield areas, whereas it was  
192 lowest within intensive forestry management plots. Maximum values of SC occurred in  
193 reforestation areas and intensive forestry management plots, whereas minimum values were  
194 found in urban-cropfield areas (Table 1). We must notice here that the high values of SC that we  
195 observed in intensive forestry management plots were due to the propagation of an invasive fern  
196 (*Pteridium* sp.).

197

### 198 **Bird surveys and study species**

199 We established a total of 151 point count stations to survey birds during the winter (January-  
200 February) of 2017. Stations were separated by a minimum distance of 200 m to ensure  
201 independent counts (Bibby *et al.* 2000). Point count stations were distributed throughout the  
202 study area proportionally to the surface covered by each type of land use (i.e. a spatially-  
203 balanced sampling design; Stevens & Olsen 2004). As a result, 48 stations were located in SM,  
204 38 in U-C, 30 in C, 25 in FS, 7 in RE, and 3 in IM. We conducted 10-min fixed-radius (30 m)  
205 point counts to survey birds during a four-hour period that began at sunrise (Ralph *et al.* 1993).  
206 To appropriately estimate detection probabilities for our study species, each point count was  
207 surveyed during six consecutive occasions, where three independent observers simultaneously  
208 counted all individuals seen or heard (MacKenzie *et al.* 2003, Mackenzie & Royle 2005, Ruiz-  
209 Gutiérrez & Zipkin 2011). Observers were previously trained on identification of local birds. We  
210 randomly altered the visitation sequence to each observation site to avoid biases due to diurnal  
211 patterns in bird activity. Repeated surveys at each point count station allowed us to construct  
212 detection histories for each species, in which we denoted a detection at a particular site as 1 and a



213 non-detection as 0. Thus, the resulting data for each site was a vector of six elements (one for  
214 each survey occasion) with a particular combination of 1's and 0's depending on when the  
215 species was detected by the observers. Then, all detection histories were translated into  
216 probabilistic arguments and, based on maximum likelihood routines, we estimated detection and  
217 occupancy probabilities (for more details see MacKenzie *et al.* 2006).

218 We recorded a total of 18 species of wood-warblers during our surveys. However, we  
219 only modeled occupancy probabilities for nine species due to sample size restrictions. Four of  
220 these species were year-round resident wood-warblers (i.e. Crescent-chested Warbler –  
221 *Oreothlypis superciliosa*, Golden-browed Warbler – *Basileuterus belli*, Red Warbler –  
222 *Cardellina rubra*, Slate-throated Whitestart – *Myioborus miniatus*), whereas five of these species  
223 were Nearctic migrants (i.e. Orange-crowned Warbler – *Leiothlypis celata*, Audubon's Warbler –  
224 *Setophaga auduboni*, Townsend's Warbler – *Setophaga townsendi*, Hermit Warbler – *Setophaga*  
225 *occidentalis*, Wilson's Warbler – *Cardellina pusilla*). Only the Red Warbler is endemic to the  
226 Mexican highlands (Berlanga *et al.* 2015).

227

## 228 **Data analysis**

229 We implemented conditional two-species occupancy models that incorporate environmental  
230 covariates (Richmond *et al.* 2010) to examine co-occurrence of wood-warblers across the study  
231 area. Our analysis was conducted in two steps. We began by fitting single-species, single-season  
232 occupancy models (Mackenzie *et al.* 2002, MacKenzie *et al.* 2006) to the detection histories of  
233 each resident and migratory species. In these models, both occupancy ( $\psi$ ) and detection ( $p$ )  
234 probabilities were estimated as functions of habitat characteristics (Supporting Online  
235 Information Table S1). For this purpose, we used generalized linear models with logit link

236 function to model each parameter (occupancy/detectability) as a linear function of habitat  
237 covariates (MacKenzie *et al.* 2006). This enabled us to identify the particular covariates that  
238 were strongly associated with occupancy and detection probabilities of each resident and each  
239 migratory species, as well as to reduce the number of candidate models to be considered in the  
240 conditional two-species parameterization.

241         We modeled  $\psi$  and  $p$  using the R package “unmarked” (Fiske & Chandler 2011). Before  
242 fitting models, we standardized our four relevant covariates (i.e. DBH, SC, TIME, TSR) to a  
243 mean of zero and variance of one. The candidate model set was constructed with the R package  
244 “MuMIn” (Barton 2016). Particularly, we modeled  $p$  as a function of DBH and SC because our  
245 ability to detect birds was likely lower in sites with larger trees and exuberant shrub cover, as  
246 opposed to areas with smaller trees and less shrub cover where our visibility was better. We  
247 modeled  $\psi$  as a function of DBH, SC, TSR, and TIME because these environmental traits  
248 represent ecologically relevant variables that may influence habitat use by wood-warblers. We  
249 excluded interactions between variables to avoid overparameterization and to facilitate  
250 interpretation of results. However, we considered models with additive (non-interactive) effects  
251 of variables. For each species, we fitted a total of 64 competing models. This set of single-  
252 species models included intercept-only models, in which  $\psi$ ,  $p$ , or both were unaffected by any of  
253 the environmental covariates. Model selection was based on the second-order Akaike's  
254 Information Criterion (AICc) as well as on Akaike weights ( $w$ ), which are estimates of the  
255 relative support for each model in the data (Burnham & Anderson 2002). For each habitat trait  
256 we calculated a model-averaged regression coefficient, which is a weighted average of the effect  
257 of each variable that accounts for the relative support of each competing model (i.e. Akaike  
258 weights served as weighting factor). For each species and for each parameter ( $\psi$  and  $p$ ), we

259 selected the habitat trait (or traits) with a model-averaged regression coefficient whose 95%  
260 confidence interval excluded zero (Table 2).

261 In the second step of our analysis, we built a set of conditional two-species models to test  
262 if the presence of either migratory or other resident wood-warblers influenced the occupancy of  
263 resident wood-warblers. Particularly, we paired each migratory and resident species with every  
264 resident species and applied conditional two-species models to each pair of species ( $n = 32$   
265 combinations) in order to identify differential outcomes among pairs (Supporting Online  
266 Information Table S2). These models assume that both occupancy and detection probabilities of  
267 resident species (defined as “subordinate species” - B) depend on the occurrence of other  
268 resident or migratory species (defined as “dominant species” - A) (Richmond *et al.* 2010).  
269 Therefore, each pair of species consisted of one species denoted as A, which was either a  
270 migratory or another resident species that we assumed affected the occupancy of the other  
271 species in the pair, and one species denoted as B, which was always a resident species whose  
272 occupancy and detectability presumably depended on the other species A.

273 We used the R package “wiqid” (Meredith 2017) to model the probability of occupancy  
274 of each species A ( $\psi^A$ ), the probability of occupancy of resident species B where the other  
275 species A was present ( $\psi^{BA}$ ), the probability of occupancy of resident species B where the other  
276 species A was absent ( $\psi^{Ba}$ ), the probability of detecting species A where resident species B was  
277 absent ( $p^A$ ), the probability of detecting resident species B where species A was absent ( $p^B$ ), the  
278 probability of detecting species A where both species were present ( $r^A$ ), the probability of  
279 detecting resident species B where both species were present but species A was not detected  
280 ( $r^{Ba}$ ), and the probability of detecting resident species B where both species were present and  
281 species A was detected ( $r^{BA}$ ). A graphical representation of these parameters can be found in

282 Supporting Online Information Fig. S1. All these parameters were modeled as functions of the  
283 habitat covariates that we selected in the first step of our analysis exactly as we did in the single-  
284 species models (i.e. by means of generalized linear models with a logit link function).

285 The main purpose of fitting two-species occupancy models was to compare the fit of a  
286 model in which  $\psi^{BA}$  was set as equal to  $\psi^{Ba}$ , thereby assuming that the presence of the species A  
287 does not affect occupancy of the resident species B, against a model in which we estimated  
288 separately  $\psi^{BA}$  and  $\psi^{Ba}$ , thereby assuming that occupancy of the resident species B differs  
289 between sites where species A is present with respect to sites where it is absent. The former  
290 models are referred here to as “unconditional models” (denoted as U in Tables 3 and 4) and in  
291 these we estimated a single  $\psi^B$  (because  $\psi^{BA} = \psi^{Ba}$ ). The latter models are referred here to as  
292 “conditional models” (denoted as C in Tables 3 and 4) because occupancy of the resident species  
293 B depends on the presence ( $\psi^{BA}$ ) or absence ( $\psi^{Ba}$ ) of the species A (Richmond *et al.* 2010). In  
294 addition, we also compared the fit of models in which detection probabilities depend on the  
295 presence of the other species in the pair (estimating both  $p$  and  $r$ ) against models in which  
296 detection is not affected by the presence or absence of the other species (setting  $p$  as equal to  $r$ ).  
297 We also fitted models in which we estimated a single  $r^B$  (setting  $r^{BA}$  as equal to  $r^{Ba}$ ), thereby  
298 assuming that detection of the resident species B in sites where species A is present, is not  
299 affected by detection of such species A.

300 In summary, we implemented 12 two-species occupancy models for each pair of species  
301 (six unconditional models + six conditional models) to test if the presence of a particular species  
302 A (migratory or resident) influenced the occupancy of a particular species B (a resident species).  
303 We must notice here that in all six unconditional models  $\psi^B = \psi^{BA} = \psi^{Ba}$ , whereas in all six  
304 conditional models  $\psi^{BA} \neq \psi^{Ba}$ . Thus, in each case the six models differed in the detection

305 parameters being affected or not by the presence and detection of the other species in the pair  
306 (i.e. in the  $p$  and  $r$  parameters). Again here, model selection was performed based on the second-  
307 order Akaike's Information Criterion (AICc) (Burnham & Anderson 2002). In cases where  
308 conditional models had stronger support than unconditional models according to AICc, we  
309 generated predictive curves for the pairs of species in which we detected spatial interactions.  
310 These curves allowed us to compare the effect of habitat traits on the probability of occurrence of  
311 resident species B between sites where species A was present ( $\psi^{BA}$ ) and sites where species A  
312 was absent ( $\psi^{Ba}$ ). The R script that we used to implement occupancy models is available in  
313 Supporting Online Information Appendix S1.

314

## 315 RESULTS

316 Our single-species models revealed positive effects of two environmental traits on the occupancy  
317 of two resident species (Table 2). Occupancy of both Golden-browed and Red Warblers  
318 increased as shrub cover (SC) increased. In addition, occupancy of the Red Warbler was also  
319 positively affected by average size of trees (DBH). The other two resident species were  
320 unaffected by any of the four environmental traits. In contrast, we detected opposite patterns in  
321 the migratory species. SC and DBH had negative effects on the occupancy probabilities of the  
322 Audubon's and Wilson's Warblers, respectively (Table 2). Time since anthropogenic disturbance  
323 (TIME) had a stronger negative effect on the occupancy of the migratory Orange-crowned  
324 Warbler. The other two migratory species were unaffected by environmental traits (Table 2).

325 In six out of the 20 pairs of species (30%) that consisted of one migratory species  
326 affecting a resident species, conditional models had stronger support than unconditional models  
327 (i.e. in these cases all unconditional models differed by more than 2 AICc units from the top

328 model; Table 3). These apparent effects of migratory species occurred in only two of the four  
329 resident species (Crescent-chested Warbler and Slate-throated Whitestart). Occupancy of these  
330 two resident wood-warblers was unaffected by any of our four environmental covariates (Table  
331 2). Thus, we simply compared their average occupancy between sites where the migratory  
332 species was present and sites where it was absent (Fig. 1). Occupancy of the Crescent-chested  
333 Warbler was clearly affected by three migratory species of wood-warblers as indicated by non-  
334 overlapping confidence intervals for  $\psi^{BA}$  and  $\psi^{Ba}$  (Fig. 1a, b, c). In these three cases,  $\psi^{BA}$  was  
335 higher than  $\psi^{Ba}$ , indicating a positive effect of the presence of these migratory species on the  
336 occupancy of the Crescent-chested Warbler. In the other three of the six migratory-resident pairs  
337 in which conditional models had stronger support than unconditional models (two of which  
338 involved the resident Slate-throated Whitestart and the other involved again the resident  
339 Crescent-chested Warbler; Table 3), the confidence intervals for  $\psi^{BA}$  and  $\psi^{Ba}$  overlapped each  
340 other and, thus, evidence of an effect of the migratory species on the occupancy of the resident  
341 species was not as clear (Fig. 1d, e, f). However, in these three cases, the maximum-likelihood  
342 estimate of  $\psi^{BA}$  was also higher than that of  $\psi^{Ba}$ . In the remaining 14 pairs of migratory and  
343 resident species, the unconditional models had stronger or similar support as conditional models  
344 ( $\Delta AICc < 2$ ; Table 3). Therefore, in these 14 migratory-resident pairs we found no clear effects  
345 of the migratory species.

346 In contrast, in all but one of the resident-resident pairs of species (11 out of 12 pairs) the  
347 conditional models had stronger support than unconditional models (Table 4). The only  
348 exception was the Slate-throated Whitestart potentially affecting occupancy of the Golden-  
349 browed Warbler. We present first the results for the two species that were unaffected by  
350 environmental covariates (Crescent-chested Warbler and Slate-throated Whitestart; Table 2).

351 According to non-overlapping 95% confidence intervals for  $\psi^{BA}$  and  $\psi^{Ba}$ , occupancy of the  
352 Slate-throated Whitestart was positively affected by the presence of two other resident species  
353 (Fig. 2a, b). In contrast, the potential effect of the Crescent-chested Warbler on the occupancy of  
354 the Slate-throated Whitestart was not as evident (Fig. 2c). Occupancy of the Crescent-chested  
355 Warbler was also positively affected by two other resident species (Fig. 2d, e), but not by the  
356 Slate-throated Whitestart (Fig. 2f).

357         With respect to the two resident species that were clearly affected by environmental traits  
358 (Golden-browed Warbler and Red Warbler; Table 2), the predictive curves derived from  
359 conditional models indicated that for most values of the environmental covariates, occupancy of  
360 these two species was higher in the presence of other resident species (Fig. 3). Occupancy of the  
361 Golden-browed Warbler was highest and almost unaffected by shrub cover (SC) in the presence  
362 of two other species of resident wood-warblers (Fig. 3a, b). In contrast, SC had a positive and  
363 relatively strong effect on occupancy of the Golden-browed Warbler only where the other  
364 resident species were absent (Fig. 3a, b). Similarly, occupancy of the Red Warbler was highest  
365 and unaffected by SC in sites where the other three resident species were present (Fig. 3c, d, e).  
366 SC positively affected occupancy of the Red Warbler only in sites where the other resident  
367 species were absent (Fig. 3c, d, e). For most values of average tree size (DBH) occupancy of the  
368 Red Warbler was higher in sites where the other three resident species were present (Fig. 3f, g,  
369 h). Interestingly, the magnitude and direction of the effect of DBH on occupancy of the Red  
370 Warbler differed depending on which was the other resident species A. DBH had a strong  
371 positive effect on the co-occurrence of the Red Warbler with both the Golden-browed Warbler  
372 (Fig. 3f) and the Slate-throated Whitestart (Fig. 3g), and a relatively weak negative effect on the  
373 co-occurrence of the Red Warbler with the Crescent-chested Warbler (Fig. 3h).

374

375 **DISCUSSION**

376 In general, we detected spatial co-occurrence among species of wood-warblers. In all cases, the  
377 presence of both migratory and other resident species had a positive influence on the occupancy  
378 probability of resident wood-warblers. Aggregation of species in mixed-species flocks may  
379 explain the observed co-occurrence patterns. Resident wood-warblers may benefit from the  
380 association with other species of wood-warblers because such social behavior improves  
381 efficiency of surveillance activities and enhances detection of food sources (Powell 1985, Ewert  
382 & Askins 1991, O'Donnell *et al.* 2014). Mixed-species flocks may be even more advantageous  
383 in human-modified landscapes, such as our study area, where disturbances are frequent and  
384 intense and may pose serious threats to wildlife (Fischer & Lindenmayer 2007). Previous studies  
385 have also documented aggregation of different species of wood-warblers in mixed-species flocks  
386 (Cleveland Bent 1953, Dunn & Garrett 1997). However, other studies have found opposite  
387 patterns in which species of wood-warblers compete for food and nesting sites and, thus, tend to  
388 avoid each other (Ficken *et al.* 1968, Confer *et al.* 2003).

389 Co-occurrence was more evident among all four resident species than with migrants. This  
390 result provides support for our hypothesis that suggests positive associations between different  
391 species of resident wood-warblers. Presumably, resident species would prefer to conform mixed  
392 flocks with other residents because they share relevant information that they gather all year  
393 round about resources and potential threats (Forsman *et al.* 2007). In contrast, we detected fewer  
394 associations between resident and migratory wood-warblers and all these associations were  
395 positive, indicating that the arrival of migratory species does not have a negative impact on  
396 resident wood-warblers, but instead some of these migrants also participate in mixed-species



397 flocks. This result fails to support our hypothesis that suggests negative effects of migratory  
398 species on the habitat use of resident wood-warblers, and is opposite to findings on other bird  
399 groups that indicate that the arrival of migrants has some negative effects on resident birds  
400 (Ahola *et al.* 2007, Bensusan *et al.* 2011).

401         Few cases of co-occurrence between migratory and resident species may be due to  
402 differences in habits and microhabitat preferences. Migratory species usually exhibit generalist  
403 diets and intense foraging activities that allow them to meet the severe energetic demands  
404 imposed by migration (Moore & Simm 1985, Lovette & Holmes 1995, Johnson & Sherry 2001),  
405 whereas resident species usually have specialized diets and lower energetic demands (Sherry  
406 1984, Salewski & Jones 2006). Differences in diet and foraging behavior may lead to  
407 microhabitat segregation between migratory and resident species, which in turns limits their  
408 spatial co-occurrence. For example, the resident Red Warbler usually preys on insects that thrive  
409 in the arboreal and shrub components of the vegetation (Dreelin 2014, Schulenberg 2017), which  
410 impedes potential interactions with migratory species that feed on the nectar produced by  
411 understory plants, such as the Orange-crowned Warbler (Gilbert *et al.* 2010). Other examples are  
412 the migratory Townsend's and Hermit Warblers, which do not encounter resident species that use  
413 the shrub layer of the forest such as the Golden-browed Warbler (Schulenberg 2017) because  
414 both migratory species strongly depend on the arboreal component of the areas where they spend  
415 the winter (Wright *et al.* 1998, Pearson 2013). Also, the solitary habits of some migratory species  
416 and their preference for sparse forests as wintering grounds (e.g. Wilson's Warbler; Cleveland  
417 Bent 1953) reduce the potential for ecological interactions with more gregarious resident wood-  
418 warblers that depend on denser forests such as the Red Warbler, the Golden-browed Warbler,  
419 and the Slate-throated Whitestart (Dreelin 2014, Schulenberg 2017, Ortega-Álvarez *et al.* 2018).

420 We also hypothesized positive effects of vegetation traits on the occupancy of resident  
421 wood-warblers. The observed effects of environmental traits were partially consistent with this  
422 hypothesis (Table 2). Both the Golden-browed and Red Warblers preferred sites with dense  
423 shrub cover and the latter species also occupied sites with larger trees. However, occupancy of  
424 the two other resident species (Crescent-chested Warbler and Slate-throated Whitestart) was  
425 apparently unaffected by the vegetation traits that we considered, which was an unexpected  
426 result. Also, tree species richness did not affect any of our species (migratory and resident) even  
427 though this environmental trait influences positively the occurrence of many species of birds,  
428 including wood-warblers (Gil-Tena *et al.* 2007, Ortega-Álvarez *et al.* 2018). In contrast, our  
429 environmental variables had negative effects on the occupancy of three of the five migratory  
430 species of wood-warblers (Table 2). Occupancy of the Orange-crowned, Audubon's and  
431 Wilson's Warblers was higher in sites that were recently disturbed, with sparse shrub cover, and  
432 with small trees, respectively. These opposite effects of environmental traits between resident  
433 and migratory wood-warblers indicate differences in habitat preferences that in turn help to  
434 explain why we only observed few cases of spatial co-occurrence between migratory and  
435 resident species. In fact, previous studies have shown that migratory wood-warblers frequently  
436 use sites with high levels of anthropogenic disturbance (e.g. urban-cropfield areas), whereas  
437 resident wood-warblers depend more on forested areas (Ortega-Álvarez *et al.* 2018, Archer *et al.*  
438 2019).

439 One of the environmental traits clearly facilitated the co-occurrence among resident  
440 wood-warblers. Specifically, average tree size had a strong positive effect on the probability of  
441 co-occurrence of the Red Warbler with two other resident species (Golden-browed Warbler and  
442 Slate-throated Whitestart; Fig. 3f, g). Thus, these species are more likely to co-occur in sites with

443 large trees. Larger trees increase the heterogeneity of the forest structure (Manning *et al.* 2006,  
444 Regnery *et al.* 2013), which in turn increases refuges, food sources, perch, and nesting sites.  
445 Apparently, such higher resource availability allows the co-occurrence of different species of  
446 wood-warblers. In addition, increased habitat complexity also provides benefits to other species  
447 that may prey on wood-warblers (e.g. forest-falcons and hawks; Anderson 2006, Carrete *et al.*  
448 2009). Such increased predation risk also promotes the formation of mixed-species flocks, which  
449 optimizes surveillance activities (Powell 1985, Ewert & Askins 1991). Interestingly, shrub cover  
450 had positive effects on the occupancy of two resident species (Golden-browed and Red  
451 Warblers), but only in the absence of other species (Fig. 3a, b, c, d, e). The co-occurrence of  
452 these two species with other resident wood-warblers was independent of differences among sites  
453 in the amount of shrub cover. This result indicates that the refuges and food resources provided  
454 by shrubs (Pons *et al.* 2003, Díaz 2006, McElhinny *et al.* 2006) are crucial only when other  
455 closely related species are absent.

456 Our results highlight the dependence of resident wood-warblers on wooded areas, which  
457 makes them vulnerable to drastic habitat transformations. Resident wood-warblers are sensitive  
458 to anthropogenic alteration of ecosystems because of their specialized habits (Sherry 1984,  
459 Salewski & Jones 2006). Across our study landscape, conservation forests represent a key land  
460 use for these species. However, commercial activities that maintain the forest structure, such as  
461 selective forestry management, may still promote the presence of these birds, because some  
462 species are tolerant to moderate levels of anthropogenic disturbance (e.g. Slate-throated  
463 Whitestart; Johnels & Cuadros 1986). In contrast, other human activities, such as intensive  
464 forestry management, can have severe negative effects on resident wood-warblers and, therefore,  
465 must receive special attention because most of the habitat characteristics that positively influence

466 the occurrence of these birds (large trees and shrubs) are removed from this type of land use.  
467 Increasing native shrub cover and the presence of large trees will benefit resident wood-warblers,  
468 even in urban and cropfield areas. In addition, design and implementation of conservation plans  
469 for resident wood-warblers in the Neotropics must take into account the positive interactions that  
470 we detected among different species, because their co-occurrence is likely crucial to cope with  
471 novel and dynamic environments, such as working landscapes. We have also demonstrated that  
472 migratory wood-warblers may interact positively with closely related resident species and, thus,  
473 actions directed to preserve these migratory birds in both their breeding and wintering grounds,  
474 as well as across their migratory routes, will have positive effects on the conservation of  
475 Neotropical resident wood-warblers.

476

477

478

479 **REFERENCES**

- 480 **Ahola, M.P., Laaksonen, T., Eeva, T. & Lehikoinen, E.** 2007. Climate change can alter  
481 competitive relationships between resident and migratory birds. *J. Anim. Ecol.* **76**: 1045–  
482 1052.
- 483 **Anderson, D.L.** 2006. Landscape heterogeneity and diurnal raptor diversity in Honduras: the  
484 role of indigenous shifting cultivation. *Biotropica* **33**: 511–519.
- 485 **Archer, J-M. J., Hostetler, M.E., Acomb, G. & Blair, R.** 2019. A systematic review of forest  
486 bird occurrence in North American forest fragments and the built environment. *Landscape*  
487 *Urban Plan.* **185**: 1–23.
- 488 **Barton, K.** 2016. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.15.6.
- 489 **Bensusan, K.J., Shorrocks, B. & Hamer, K.C.** 2011. Impacts of passage migrant songbirds on  
490 behaviour and habitat use of resident Sardinian Warblers *Sylvia melanocephala* in Gibraltar.  
491 *Ibis* **153**: 616–621.
- 492 **Berlanga, H., Kennedy, J.A., Rich, T.D., Arizmendi, M.C., Beardmore, C.J., Blancher, P.J.,**  
493 **Butcher, G.S., Couturier, A.R., Dayer, A.A., Demarest, D.W., Easton, W.E.,**  
494 **Gustafson, M., Iñigo-Elias, E., Krebs, E.A., Panjabi, A.O., Rodriguez Contreras, V.,**  
495 **Rosenberg, K.V., Ruth, J.M., Santana Castellón, E., Vidal, R.Ma. & Will, T.** 2010.  
496 *Saving Our Shared Birds: Partners in Flight Tri-National Vision for Landbird*  
497 *Conservation*. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology.
- 498 **Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V.M., Rodríguez-Contreras, V.,**  
499 **Sánchez-González, L.A., Ortega-Álvarez, R. & Calderón-Parra, R.** 2015. *Aves de*  
500 *México: Lista Actualizada de Especies y Nombres Comunes*. Ciudad de México: Comisión  
501 Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- 502 **Berthold, P.** 2001. *Bird Migration: A General Survey*. NY: Oxford University Press.
- 503 **Bibby, C., Burgess, N., Hill, D. & Mustoe, S.** 2000. *Bird Census Techniques*. London:  
504 Academic Press.
- 505 **Boyle, W.A., Conway, C.J. & Bronstein, J.L.** 2011. Why do some, but not all, tropical birds  
506 migrate? A comparative study of diet breadth and fruit preference. *Ecol. Evol.* **25**: 219–236.
- 507 **Burnham, K.P. & Anderson, D.R.** 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A*  
508 *Practical Information-Theoretic Approach*. NY: Springer.
- 509 **Carrete, M., Tella, J.L., Blanco, G. & Bertellotti, M.** 2009. Effects of habitat degradation on  
510 the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biol. Conserv.*  
511 **142**: 2002–2011.
- 512 **Caughley, G.** 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* **63**: 215–244.
- 513 **Cleveland Bent, A.** 1953. *Life Histories of North American Wood Warblers*. Pennsylvania:  
514 Smithsonian Institution, United States National Museum.
- 515 **Confer, J.L., Larkin, J.L. & Allen, P.E.** 2003. Effects of vegetation, interspecific competition,  
516 and brood parasitism on Golden-winged Warbler (*Vermivora chrysoptera*) nesting success.  
517 *Auk* **120**: 138–144.
- 518 **Cruz, J., Sarmiento, P. & White, P.C.L.** 2015. Influence of exotic forest plantations on  
519 occupancy and co-occurrence patterns in a mediterranean carnivore guild. *J. Mammal.* **96**:  
520 854–865.
- 521 **Curtis, R.J., Brereton, T.M., Dennis, R.L.H., Carbone, C. & Isaac, N.J.B.** 2015. Butterfly  
522 abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *J. Appl.*  
523 *Ecol.* **52**: 1676–1684.
- 524 **Díaz, L.** 2006. Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine

- 525 woodlands in Spain. *For. Ecol. Manage.* **223**: 54–65.
- 526 **Dreelin, A.** 2014. Red Warbler (*Cardellina rubra*), version 1.0. In Schulenberg, T.S. (ed)  
527 *Neotropical Birds Online*: <https://doi.org/10.2173/nb.redwar1.01>. NY: Cornell Lab of  
528 Ornithology.
- 529 **Dunn, J.L. & Garrett, K.** 1997. *A Field Guide to Warblers of North America*. NY: Houghton  
530 Mifflin.
- 531 **Ewert, D.N. & Askins, R.A.** 1991. Flocking behavior of migratory warblers in winter in the  
532 Virgin Islands. *Condor* **93**: 864–868.
- 533 **Farris, Z.J., Kelly, M.J., Karpanty, S. & Ratelolahy, F.** 2016. Patterns of spatial co-  
534 occurrence among native and exotic carnivores in north-eastern Madagascar. *Anim.*  
535 *Conserv.* **19**: 189–198.
- 536 **Ficken, R.W., Ficken, M.S. & Morse, D.H.** 1968. Competition and character displacement in  
537 two sympatric pine-dwelling warblers (*Dendroica*, Parulidae). *Evolution* **22**: 307–314.
- 538 **Fischer, J. & Lindenmayer, D.B.** 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a  
539 synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* **16**: 265–280.
- 540 **Fiske, I.J. & Chandler, R.B.** 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of  
541 wildlife occurrence and abundance. *J. Stat. Softw.* **43**: 1–23.
- 542 **Forsman, J.T., Thomson, R.L., Seppänen, J-T.** 2007. Mechanisms and fitness effects of  
543 interspecific information use between migrant and resident birds. *Behav. Ecol.* **18**: 888–894.
- 544 **Gil-Tena, A., Saura, S. & Brotons, L.** 2007. Effects of forest composition and structure on bird  
545 species richness in a Mediterranean context: Implications for forest ecosystem management.  
546 *Forest Ecol. Manag.* **242**: 470–476.
- 547 **Gilbert, W., Sogge, M.K. & Van Riper III., C.** 2010. Orange-crowned Warbler (*Oreothlypis*

- 548 *celata*). In Poole, A.F. (ed) *The Birds of North America*: <https://doi.org/10.2173/bna.101>.
- 549 NY: Cornell Lab of Ornithology.
- 550 **Greenberg, R. & Salgado Ortiz, J.** 1994. Interspecific defense of pasture trees by wintering
- 551 Yellow Warblers. *Auk* **111**: 672–682.
- 552 **Hill, N.P. & Hagan, J.M.** 1991. Population trends of some northeastern North American
- 553 landbirds: a half-century of data. *Wilson Bull.* **103**: 165–182.
- 554 **Hossack, B.R., Honeycutt, R.K., Sigafus, B.H., Muths, E., Crawford, C.L., Jones, T.R.,**
- 555 **Sorensen, J.A., Rorabaugh, J.C. & Chambert, T.** 2017. Informing recovery in a human-
- 556 transformed landscape: drought-mediated coexistence alters population trends of an
- 557 imperiled salamander and invasive predators. *Biol. Conserv.* **209**: 377–394.
- 558 **Johnels, S.A. & Cuadros, T.C.** 1986. Species composition and abundance of bird fauna in a
- 559 disturbed forest in the central Andes of Colombia. *Hornero* **12**: 235–241.
- 560 **Johnson, M.D. & Sherry, T.W.** 2001. Effects of food availability on the distribution of
- 561 migratory warblers among habitats in Jamaica. *J. Anim. Ecol.* **70**: 546–560.
- 562 **Jones, J.** 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* **118**: 557–562.
- 563 **Juliano, S.A.** 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific
- 564 resource competition or apparent competition? *Ecology* **79**: 255–268.
- 565 **Lovette, I.J. & Holmes, R.T.** 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and
- 566 wintering habitats: implications for relative food availability. *Condor* **97**: 782–791.
- 567 **Lovette, I.J. & Bermingham, E.** 1999. Explosive speciation in the New World *Dendroica*
- 568 warblers. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **266**: 1629–1636.
- 569 **Lovette, I.J. & Bermingham, E.** 2002. What is a wood-warbler? Molecular characterization of
- 570 a monophyletic Parulidae. *Auk* **119**: 695–714.



- 571 **MacKenzie, D.I. & Royle, J.A.** 2005. Designing occupancy studies: general advice and  
572 allocating survey effort. *J. Appl. Ecol.* **42**: 1105–1114.
- 573 **MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A. & Langtimm, C.A.**  
574 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one.  
575 *Ecology* **83**: 2248–2255.
- 576 **MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G. & Franklin, A.B.** 2003.  
577 Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected  
578 imperfectly. *Ecology* **84**: 2200–2207.
- 579 **MacKenzie, D.I., Bailey, L.L. & Nichols, J.D.** 2004. Investigating species co-occurrence  
580 patterns when species are detected imperfectly. *J. Anim. Ecol.* **73**: 546–555.
- 581 **MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L. & Hines, J.E.** 2006.  
582 *Occupancy Estimation and Modeling. Inferring Patterns and Dynamics of Species*  
583 *Occurrence*. USA: Elsevier Academic Press.
- 584 **Manning, A.D., Fischer, J. & Lindenmayer, D.B.** 2006. Scattered trees are keystone  
585 structures: Implications for conservation. *Biol. Conserv.* **132**: 311–321.
- 586 **Marra, P.** 2000. The role of behavioral dominance in structuring habitat occupancy of a migrant  
587 bird during the nonbreeding season. *Behav. Ecol.* **11**: 299–308.
- 588 **Marra, P.P. & Holmes, R.T.** 2001. Consequences of dominance-mediated habitat segregation  
589 in American Redstarts during the nonbreeding season. *Auk* **118**: 92–104.
- 590 **Marra, P.P., Cohen, E.B., Loss, S.R., Rutter, J.E. & Tonra, C.M.** 2015. A call for full annual  
591 cycle research in animal ecology. *Biol. Letters* **11**: 20150552.
- 592 **McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. & Bauhus, J.** 2006. Fauna-habitat relationships: a basis  
593 for identifying key stand structural attributes in temperate Australian eucalypt forests and

- 594 woodlands. *Pacific Conserv. Biol.* **12**: 89–110.
- 595 **Meredith, M.** 2017. *Package 'wqid.'* R package version 0.1.2.
- 596 **Moore, F.R. & Simm, P.A.** 1985. Migratory disposition and choice of diet by the Yellow-  
597 rumped Warbler (*Dendroica coronata*). *Auk* **102**: 820–826.
- 598 **O'Donnell, S., Kumar, A. & Logan, C.J.** 2014. Do Nearctic migrant birds compete with  
599 residents at army ant raids? A geographic and seasonal analysis. *Wilson J. Ornithol.* **126**:  
600 474–487.
- 601 **Ortega-Álvarez, R., Zúñiga-Vega, J.J., Ruiz-Gutiérrez, V., Berrones Benítez, E., Medina**  
602 **Mena, I. & Ramírez Felipe, F.** 2018. Improving the sustainability of working landscapes  
603 in Latin America: an application of community-based monitoring data on bird populations  
604 to inform management guidelines. *For. Ecol. Manage.* **409**: 56–66.
- 605 **Pearson, S.F.** 2013. Hermit Warbler (*Setophaga occidentalis*). In Poole, A.F. (ed) *The Birds of*  
606 *North America*: <https://doi.org/10.2173/bna.303>. NY: Cornell Lab of Ornithology.
- 607 **Peoples, B.K. & Frimpong, E.A.** 2016. Biotic interactions and habitat drive positive co-  
608 occurrence between facilitating and beneficiary stream fishes. *J. Biogeogr.* **43**: 923–931.
- 609 **Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E. & Prodon, R.** 2003. The effects of grassland management  
610 using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodivers.*  
611 *Conserv.* **12**: 1843–1860.
- 612 **Powell, G.V.N.** 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in  
613 the Neotropics. *Ornithol. Monogr.* **36**: 713–732.
- 614 **Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E. & DeSante, D.F.** 1993. *Handbook of Field*  
615 *Methods for Monitoring Landbirds*. USA: United States Department of Agriculture, Forest  
616 Service, Pacific Southwest Research Station.

- 617 **Ramírez-Cruz, G.A., Solano-Zavaleta, I., Mendoza-Hernández, P.E., Méndez-Janovitz, M.,**  
618 **Suárez-Rodríguez, M. & Zúñiga-Vega, J.J.** 2019. This town ain't big enough for both of  
619 us...or is it? Spatial co-occurrence between exotic and native species in an urban reserve.  
620 *PloS one* **14**: e0211050.
- 621 **Rappole, J.H.** 1983. Aves migratorias neárticas en comunidades templadas y tropicales.  
622 *Hornero* **12**: 208–211.
- 623 **Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J-F. & Kerbiriou, C.** 2013. Tree microhabitats  
624 as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol. Indic.* **34**: 221–  
625 230.
- 626 **Richmond, O.M.W., Hines, J.E. & Beissinger, S.R.** 2010. Two-species occupancy models: a  
627 new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecol. Appl.* **20**: 2036–  
628 2046.
- 629 **Rosenzweig, M.L.** 1995. *Species Diversity in Space and Time*. NY: Cambridge University Press.
- 630 **Rota, C.T., Wikle, C.K., Kays, R.W., Forrester, T.D., McShea, W.J., Parsons, A.W. &**  
631 **Millsbaugh, J.J.** 2016. A two- species occupancy model accommodating simultaneous  
632 spatial and interspecific dependence. *Ecology* **97**: 48–53.
- 633 **Ruiz-Gutiérrez, V. & Zipkin, E.F.** 2011. Detection biases yield misleading patterns of species  
634 persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* **2**: 1–14.
- 635 **Salewski, V. & Jones, P.** 2006. Palearctic passerines in Afrotropical environments: a review. *J.*  
636 *Ornithol.* **147**: 192–201.
- 637 **Schulenberg, T.S.** 2017. *Neotropical Birds Online*. NY: Cornell Lab of Ornithology.
- 638 **Sherry, T.W.** 1984. Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous Neotropical  
639 flycatchers (Tyrannidea). *Ecol. Monogr.* **54**: 313–338.

- 640 **Sherry, T.W., Johnson, M.D., Williams, K.A., Kaban, J.D., McAvoy, C.K., Hallauer, A.M.,**  
641 **Rainey, S. & Xu, S.** 2016. Dietary opportunism, resource partitioning, and consumption of  
642 coffee berry borers by five species of migratory wood warblers (Parulidae) wintering in  
643 Jamaican shade coffee plantations. *J. F. Ornithol.* **87**: 273–292.
- 644 **Smith, C.J., Johnson, M.D., Campos, B.R. & Bishop, C.M.** 2012. Variation in aggression of  
645 Black-Throated Blue Warblers wintering in Jamaica. *Condor* **114**: 831–839.
- 646 **Soulé, M.E., Estes, J.A., Miller, B. & Honnold, D.L.** 2005. Strongly interacting species:  
647 conservation policy, management, and ethics. *Bioscience* **55**: 168–176.
- 648 **Stevens, D.L. & Olsen, A.R.** 2004. Spatially balanced sampling of natural resources. *J. Am.*  
649 *Stat. Assoc.* **99**: 262–278.
- 650 **Stutchbury, B.J.** 1994. Competition for winter territories in a Neotropical migrant: the role of  
651 age, sex and color. *Auk* **111**: 63–69.
- 652 **Toms, J.D.** 2011. *Non-breeding competition between migrant American Redstarts (Setophaga*  
653 *ruticilla) and resident Adelaide's Warblers (Dendroica adelaidae) in the Guánica*  
654 *Biosphere Reserve, southwest Puerto Rico*. PhD Thesis, University of Missouri.
- 655 **Toms, J.D.** 2013. Linking behavior and community ecology: interspecific aggression provides  
656 evidence for competition between a migrant and resident warbler. *Ethology* **119**: 1057–  
657 1066.
- 658 **Van der Putten, W.H., Macel, M. & Visser, M.E.** 2010. Predicting species distribution and  
659 abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions  
660 across trophic levels. *Philos. T. Roy. Soc. B* **365**: 2025–2034.
- 661 **Wright, A.L., Hayward, G.D., Matsuoka, S.M. & Hayward, P.H.** 1998. Townsend's Warbler  
662 (*Setophaga townsendi*). In Poole, A.F. (ed) *The Birds of North America*:

663 <https://doi.org/10.2173/bna.333>. NY: Cornell Lab of Ornithology.

664 **Wunderle, J.M. & Waide, R.B.** 1993. Distribution of overwintering Nearctic migrants in the  
665 Bahamas and Greater Antilles. *Condor* **95**: 904–933.

666

## 667 SUPPORTING INFORMATION

668 Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at  
669 the end of the article.

670 **Table S1.** Results of fitting single-species occupancy models to the detection histories of  
671 resident and migratory wood-warblers.

672 **Table S2.** Best-supported ( $\Delta AICc < 2$ ) two-species occupancy models for each pair of wood-  
673 warblers (n = 32 pairs).

674 **Figure S1.** Graphical representation of the occupancy ( $\psi$ ) and detection ( $p, r$ ) parameters that are  
675 estimated from two-species occupancy models.

676 **Appendix S1.** R scripts used to implement a) single-species single-season, and b) two-species  
677 single-season occupancy modelling.

678

## 679 DATA AVAILABILITY

680 The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon  
681 reasonable request.

**Table 1.** Mean values of the habitat characteristics measured for each land-use category. Standard deviations are shown within parentheses.

	Land-use	Shrub cover (%)	Tree species richness	Tree size (cm)	Time since anthropogenic disturbance (years)
683					
684					
685					
686					
687					
688	Conservation forests	50.21 (28.69)	7.93 (2.3)	32.87 (11.61)	26 (17.9)
689	Intensive forestry management plots	81.66 (23.63)	0	0	3.53 (1.53)
690	Selective forestry management plots	62.72 (23.63)	9.13 (2.65)	26.41 (8.9)	9.94 (10.67)
691	Reforestation areas	87.14 (21.57)	3.71 (3.55)	21.8 (17.43)	7.72 (6.91)
692	Forest sanitation areas	47.96 (25.84)	6.36 (2.72)	21.18 (6.41)	6.94 (4.07)
693	Urban-cropfield areas	30.42 (22)	7.84 (3.9)	17.14 (7)	0.32 (1.6)
694					

696 **Table 2.** Habitat traits that clearly affected the occupancy probabilities ( $\psi$ ) of wood-warblers as indicated by model-averaged regression  
 697 coefficients with 95% confidence intervals that excluded zero. Model-averaged regression coefficients were obtained from the single-species  
 698 occupancy models. For each species, the set of competing models consisted of 64 models. Four species were unaffected by the habitat traits (i.e.  
 699 in these species the 95% confidence intervals for all regression coefficients included zero).

700

701

702 Species	Status	Habitat trait	Regression coefficient	Confidence interval (95%)	
				Lower limit	Upper limit
705 Crescent-chested Warbler	Resident	-			
706 Golden-browed Warbler	Resident	Shrub cover	0.9	0.51	1.29
707 Red Warbler	Resident	Shrub cover	0.6	0.11	1.09
708		Tree size	0.8	0.13	1.47
709 Slate-throated Whitestart	Resident	-			
710 Orange-crowned Warbler	Migratory	Time since anthropogenic disturbance	-2.82	-4.6	-1.04
711					
712 Audubon's Warbler	Migratory	Shrub cover	-0.92	-1.39	-0.45
713 Townsend's Warbler	Migratory	-			

33

714	Hermit Warbler	Migratory	-			
715	Wilson's Warbler	Migratory	Tree size	-0.63	-1.12	-0.14

716

---



718 **Table 3.** Best-supported two-species occupancy models that tested the influence of migratory wood-warblers (denoted as species A) on the  
 719 occupancy of resident wood-warblers (denoted as species B). U = unconditional model, which assumes that the presence of migratory species  
 720 does not affect the occupancy of the resident species; C = conditional model, which assumes that the occupancy of the resident species depends  
 721 on the presence/absence of the migratory species. The set of competing models for each pair of species consisted of six unconditional and six  
 722 conditional models. In each case, the six models differed in the detection parameters being affected or not by the presence and detection of the  
 723 other species in the pair. The full description of these best-supported models is shown in Supporting Online Information Table S2. We only show  
 724 models with strong support in the data ( $\Delta AICc < 2$ ). Pairwise comparisons that indicate a conditional relationship between migratory and resident  
 725 species are marked in bold type.

---

728 Migratory species - A      Resident species - B

---

729  
 730 Crescent-chested Warbler      Golden-browed Warbler      Red Warbler      Slate-throated Whitestart

---

732 Model  $\Delta AICc$       Model  $\Delta AICc$       Model  $\Delta AICc$       Model  $\Delta AICc$

733  
 734 Orange-crowned Warbler      U      0      U      0      U      0      U      0

735      U      **0.81**      U      **0.81**      C      **1.77**

35

736		U	1.78						
737		U	1.83						
738									
739	Audubon's Warbler	<b>C</b>	<b>0</b>	U	0	U	0	<b>C</b>	<b>0</b>
740									
741	Townsend's Warbler	<b>C</b>	<b>0</b>	U	0	C	0	<b>C</b>	<b>0</b>
742		<b>C</b>	<b>1.27</b>	U	1.9	C	1.66	<b>C</b>	<b>0.04</b>
743		<b>C</b>	<b>1.36</b>	U		U	1.75	<b>U</b>	<b>1.94</b>
744		<b>C</b>	<b>1.97</b>			<b>C</b>	<b>1.88</b>		
745									
746	Hermit Warbler	<b>C</b>	<b>0</b>	C	0	U	0	<b>C</b>	<b>0</b>
747		<b>C</b>	<b>0.52</b>	U	0.16	C	0.64	<b>C</b>	<b>0.78</b>
748								<b>C</b>	<b>1.7</b>
749									
750	Wilson's Warbler	<b>C</b>	<b>0</b>	U	0	U	0	<b>U</b>	<b>0</b>
751		<b>C</b>	<b>0.01</b>	U	0.75	U	1.25	<b>U</b>	<b>0.19</b>
752		<b>C</b>	<b>1.49</b>					<b>C</b>	<b>1.49</b>
753								<b>C</b>	<b>1.98</b>

755 **Table 4. Best-supported two-species occupancy models that tested the influence of resident wood-warblers on the occupancy of other resident**  
 756 **species. U = unconditional model, which assumes that the presence of a particular resident species A does not affect the occupancy of another**  
 757 **resident species B; C = conditional model, which assumes that the occupancy of the resident species B depends on the presence/absence of the**  
 758 **resident species A. The set of competing models for each pair of species consisted of six unconditional and six conditional models. In each case,**  
 759 **the six models differed in the detection parameters being affected or not by the presence and detection of the other species in the pair. The full**  
 760 **description of these best-supported models is shown in Supporting Online Information Table S2. We only show models with strong support in**  
 761 **the data ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ). Pairwise comparisons that indicate a conditional relationship between resident species A and resident species B are marked**  
 762 **in bold type.**

763

764

Species A

Species B

766

Golden-browed Warbler

Red Warbler

Slate-throated Whitestart

Crescent-chested Warbler

768

Model

 $\Delta\text{AICc}$ 

Model

 $\Delta\text{AICc}$ 

Model

 $\Delta\text{AICc}$ 

Model

 $\Delta\text{AICc}$ 

770

Golden-browed Warbler

—

**C****0****C****0****C****0**

772

**C****1.58**

37

773									
774	Red Warbler	C	0	—	C	0	C	0	0
775		C	0.94		C	1.3	C	0.63	
776									
777	Slate-throated Whitestart	U	0	C	0	—	C	0	0
778		C	1.07				C	0.96	
779		C	1.16						
780									
781	Crescent-chested Warbler	C	0	C	0		C	—	
782		C	1.57				C	0.04	
783							C	0.8	
784							C	1.4	
785									
786									

787 **FIGURE LEGENDS**

788 **Figure 1.** Occupancy probability of resident species of wood-warblers ( $\psi^B$ ) given the presence  
789 (BA) or absence (Ba) of migratory species of wood-warblers. Migratory species are denoted as A  
790 and resident species are denoted as B. Error bars represent 95% confidence intervals.

791

792 **Figure 2.** Occupancy probability of resident species of wood warblers ( $\psi^B$ ) given the presence  
793 (BA) or absence (Ba) of other species of resident wood-warblers. Each resident-resident pair  
794 consisted of one species denoted as A, which we assumed affected the occupancy of the other  
795 species in the pair, denoted as B. Error bars represent 95% confidence intervals.

796

797 **Figure 3.** Predicted relationships between habitat characteristics and occupancy probability of  
798 resident wood-warblers ( $\psi^B$ ) given the presence (BA, gray lines) or absence (Ba, black lines) of  
799 other resident species. Each resident-resident pair consisted of one species denoted as A, which we  
800 assumed affected the occupancy of the other species in the pair, denoted as B. Dotted lines  
801 represent 95% confidence intervals.

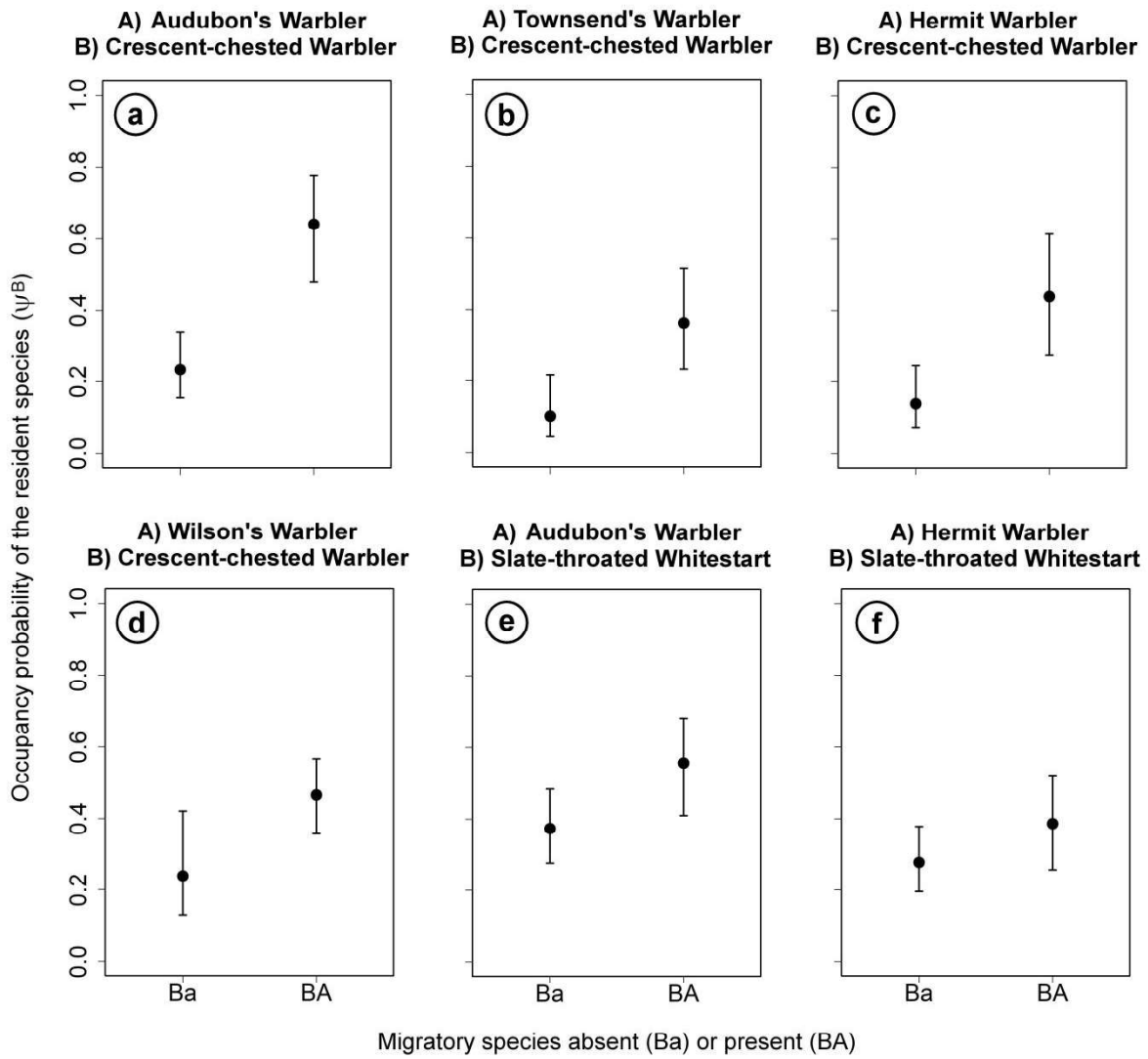
802

803

804

806 **Figure 1.**

807



808

809

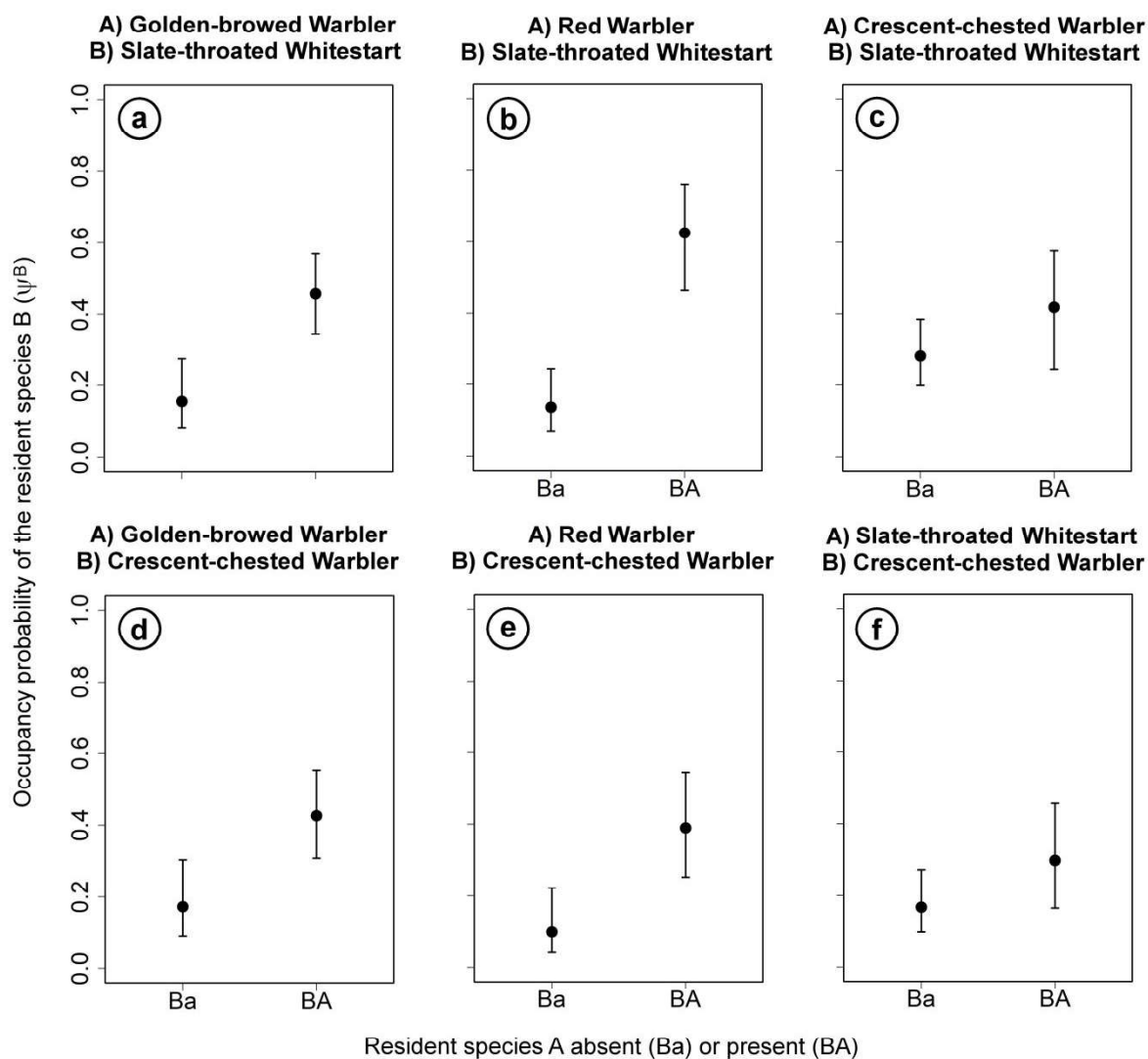
810

811

812

813

815 **Figure 2.**



816

817

818

819

820

821

823 **Figure 3.**

824

825

826

827

828

829

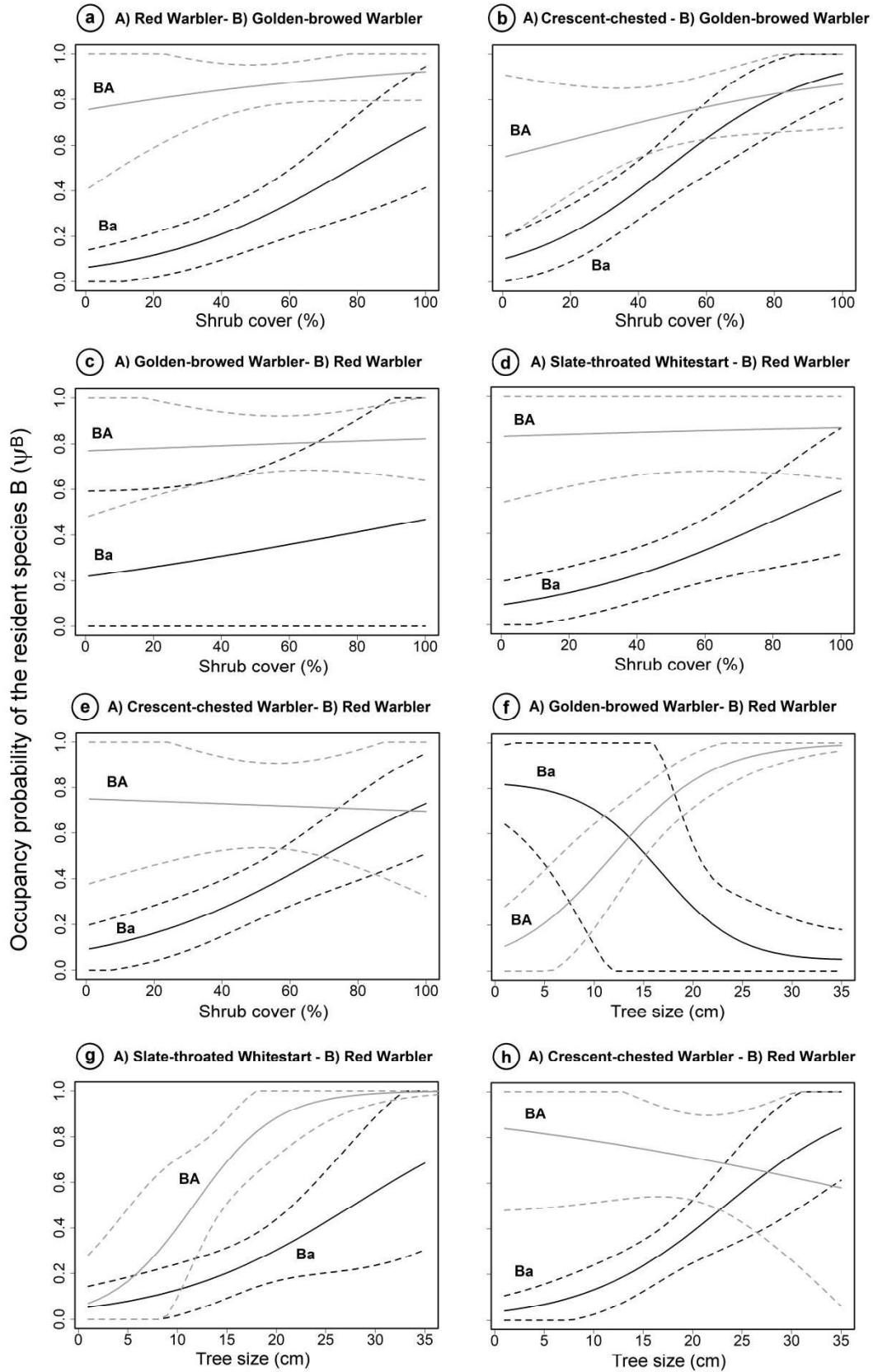
830

831

832

833

834



42



## **DISCUSIÓN GENERAL**

### **Evidencia a favor de las hipótesis de esta investigación**

De acuerdo con la hipótesis general planteada en la sección introductoria de esta investigación, pude constatar que, en términos absolutos, el manejo forestal selectivo favorece a las especies residentes dependientes de bosque. Las probabilidades de ocupación y colonización de este grupo de aves, así como la diversidad y la proporción de sus conductas críticas, fueron mayores en los sitios de manejo forestal selectivo, lo cual es muy similar a lo que acontece en los bosques de conservación. Esto podría sugerir que los sitios de manejo forestal selectivo están siendo exitosos en mantener la continuidad ecológica entre las áreas bajo aprovechamiento y los bosques de conservación (Fischer y Lindenmayer 2006, Yap et al. 2007).

Por otro lado, las prácticas de aprovechamiento forestal intensivo resultaron perjudiciales para las aves residentes dependientes del bosque. Esto es evidente dado que la ocupación, la colonización, la diversidad y la proporción de conductas críticas de este tipo de aves disminuyeron drásticamente ante los escenarios de hábitat producidos por los sitios de manejo forestal intensivo. Así, esta práctica promueve cambios drásticos de las características del bosque a nivel local que impiden que las aves puedan hacer uso de las áreas destinadas a este tipo de manejo (Ortega-Álvarez et al. 2018a). A pesar de esto, aún es necesario evaluar el impacto del manejo forestal intensivo considerando los planes de ordenamiento territorial de las comunidades a una escala regional, dado que la superficie impactada por este tipo de práctica de aprovechamiento forestal es reducida y no necesariamente podría representar una amenaza grave para la biodiversidad a una escala más pequeña.

Los sitios urbano-agrícolas fueron ampliamente utilizados por especies granívoras y migratorias. En particular, las especies granívoras pudieron verse favorecidas por estos tipos de uso del suelo principalmente porque generan una elevada cantidad de semillas, como producto de la presencia de hierbas efímeras y cultivos anuales (Calviño-Cancela 2006, Davis et al. 2015). La elevada ocupación y diversidad conductual exhibida por las especies migratorias en estos usos del suelo podría estar mayormente relacionada con su necesidad de obtener muchos recursos energéticos para realizar los movimientos migratorios que determinan su sobrevivencia (Moore y Simm 1985). Esto denota su marcada flexibilidad conductual durante el ciclo migratorio, ya que por el contrario en los sitios de reproducción prefieren hacer uso de sitios boscosos menos perturbados (Archer et al. 2019).

Con respecto a los análisis de interacciones ecológicas es importante señalar que, contrariamente a lo esperado, no observé patrones de competencia entre las especies analizadas. En mayor medida esto podría deberse a que las especies presentan diferencias de hábitos y preferencias de hábitat que disminuyen la probabilidad de que este tipo de interacciones ocurran, al menos para el grupo de especies de aves evaluadas. Por el contrario, la congregación de especies resultó ser sumamente relevante para los chipes, principalmente entre especies residentes. Así, la formación de parvadas de especies mixtas resulta clave para el uso de las áreas boscosas por parte de este grupo de aves (Powell 1985, Ewert y Askins 1991). A continuación desglosaré y discutiré con mayor detalle las particularidades de los resultados obtenidos para cada uno de los capítulos que integran este trabajo.

### **El paisaje multifuncional y la ocupación de las aves**

El propósito principal del Capítulo I fue analizar la relación entre las propiedades del hábitat y las probabilidades de ocupación de diversos grupos de aves de la región, con la finalidad de evaluar el impacto de los diferentes usos del suelo (i.e., prácticas productivas de extracción de madera) sobre las aves. Los resultados asociados a este apartado señalan que la cobertura arbustiva impactó positivamente la probabilidad de ocupación de múltiples especies de aves en el paisaje de estudio, seguida por el tamaño de los árboles, la riqueza arbórea y el tiempo desde el disturbio antropogénico. La marcada importancia de la cobertura arbustiva para las aves de la región podría estar relacionada con la gran cantidad de recursos de refugio, forrajeo y nidificación que las aves encuentran en los arbustos (Pons et al. 2003, Díaz 2006, McElhinny et al. 2006, Domínguez-López y Ortega-Álvarez 2014).

De acuerdo a lo esperado, la dirección de las relaciones (i.e., positiva vs. negativa) entre la probabilidad de ocupación y las características de hábitat estuvo asociada al estatus de residencia de las especies y su afinidad a las áreas urbano-agrícolas; no obstante, es importante destacar que la riqueza arbórea fue la única variable que influyó positivamente a todos los grupos de aves, por lo que debe ser considerada como una característica clave para la conservación de la avifauna de la región. El aumento en la variedad de tipos de árboles podría estar relacionado con un incremento en la heterogeneidad ecosistémica, lo cual favorece la variabilidad de recursos que pueden ser aprovechados por diversos grupos taxonómicos de aves (MacGregor-Fors et al. 2009). Dado que el bienestar económico y social de las comunidades locales depende ampliamente de las actividades forestales (Chapela 2008),

sugiero a los tomadores de decisiones de la comunidad que consideren preservar altos valores de riqueza arbórea en el paisaje, especialmente en aquellos sitios donde realizan actividades de aprovechamiento forestal. Esto podría lograrse a través de la diversificación de las especies vegetales arbóreas cultivadas en los viveros locales y su uso en las acciones de reforestación desarrolladas por las comunidades.

En general, las probabilidades de ocupación de las especies migratorias y dependientes de sitios urbano-agrícolas exhibieron relaciones negativas con las características de la vegetación evaluadas. Así, estos grupos de aves se vieron favorecidos principalmente por sitios que exhibieron valores de cobertura arbustiva bajos, árboles de tamaño reducido y frecuentes eventos de disturbio antropogénico, condiciones encontradas mayormente en sitios urbano-agrícolas. Posiblemente estos tipos de uso del suelo resulten benéficos para las especies migratorias debido a que proveen grandes cantidades de alimento en escenarios donde la presión de depredación se ha visto reducida (Dhindsa y Saini 1994, Chace y Walsh 2006). La accesibilidad a grandes cantidades de alimento resulta especialmente relevante para las especies migratorias ya que requieren de una alta inversión energética para realizar su travesía migratoria (Stillman y Goss-Custard 2002). Este patrón provee evidencia de que las especies migratorias cambian sus preferencias de hábitat en los sitios de migración invernal, dado que en los sitios de reproducción son menos tolerantes al disturbio antropogénico, adquieren hábitos más especializados y prefieren hacer uso de bosques conservados (Dunn y Garrett 1997, Archer et al. 2019).

Los resultados de este capítulo muestran que los bosques conservados y los sitios de manejo forestal selectivo presentan características de hábitat que promueven la ocupación de las aves residentes dependientes de bosque. De esta manera, el manejo forestal selectivo es una práctica productiva con tintes de sustentabilidad ecológica que debería ser promovida en la región ya que permite que se mantenga la estructura del bosque. Por el contrario, el manejo forestal intensivo resultó ser una actividad productiva perjudicial a escala local para la ocupación de las aves dependientes de bosque debido a que altera drásticamente las condiciones biofísicas de las áreas aprovechadas. Por ello, las comunidades locales deberán ser cautelosas al emplear este tipo de manejo forestal si desean mantener una alta ocupación de aves residentes en la zona. En lo particular, sería recomendable evaluar el efecto del número, de la superficie y de la distribución de las parcelas de manejo intensivo sobre las aves, para promover la creación de este tipo de parcelas en cantidades, tamaños y arreglos espaciales que simultáneamente minimicen el impacto sobre las aves y aporten beneficios económicos a las comunidades. Asimismo, es necesario poner atención especial en las

parcelas de reforestación puesto que, si bien presentaron altos valores de cobertura arbustiva, estos se dieron gracias a la propagación del helecho invasor *Pteridium* sp., mismo que debería ser controlado para promover el repoblamiento de especies arbustivas locales y preservar la estructura y composición de los bosques locales. Con el fin de promover la presencia de aves de bosque en el paisaje de estudio, es crucial mantener altos valores de cobertura arbustiva, así como árboles de gran tamaño, al interior de todos los usos del suelo.

### **Procesos de colonización y extinción local de especies focales**

En el Capítulo II identifiqué aquellas propiedades del hábitat que influyeron sobre la dinámica de la ocupación de especies de aves focales, caracterizadas por ser dependientes de bosque, presentar diversas preferencias ecológicas, distribuciones restringidas o altos valores de vulnerabilidad. Si bien los resultados fueron variables dependiendo de la especie en cuestión, la cobertura arbustiva, el tamaño de los árboles y la riqueza arbórea fueron determinantes en el incremento de sus probabilidades de colonización. De hecho, la probabilidad de colonización de la mayoría de las especies estudiadas exhibió una relación positiva con la cobertura arbustiva. La cobertura arbustiva podría estar jugando un papel relevante para la dinámica de la ocupación de este tipo de especies debido a que ofrece recursos clave para las aves (e.g., alimentación, refugio, nidificación) (Watson et al. 2011, Smith et al. 2013), pero que a su vez son cambiantes a lo largo y ancho del paisaje como producto de las alteraciones provocadas por las actividades antropogénicas y los procesos de sucesión ecológica que ocurren en la región (Amoros y Wade 1996, Ortega-Álvarez et al. 2018a). De esta manera, el manejo del componente arbustivo del paisaje es clave para promover los procesos de colonización de las poblaciones de aves en las que se tiene un interés especial por protegerlas.

El tamaño de los árboles fue importante para promover la probabilidad de colonización de especies de aves con alta afinidad arbórea. Esta característica de la vegetación podría fungir como factor clave durante el proceso de selección de hábitat para las especies de aves dependientes de árboles, ya que el incremento en el tamaño arbóreo suele resultar en una mayor complejidad de sus microhábitats (Manning et al. 2006, Regnery et al. 2013). La riqueza arbórea únicamente promovió la probabilidad de colonización de dos especies: *Myadestes occidentalis* y *Arremon brunneinucha*. De forma particular, *Myadestes occidentalis* es una especie frugívora que podría buscar la colonización de sitios donde la variedad de árboles es mayor para incrementar su oportunidad de encontrar frutos, los cuales

suelen ser efímeros y difíciles de conseguir en bosques templados (Hanya y Aiba 2010). Por otro lado, el proceso de colonización de nuevos sitios podría verse facilitado para *Arremon brunneinucha* ante la presencia de una riqueza arbórea alta, ya que la variedad de árboles promueve una mayor diversidad artrópodos, su principal fuente de alimento (Recher et al. 1996).

Ante las situaciones previamente expuestas, las especies estudiadas posiblemente colonizan hábitats más diversos ya que en ellos podrían incrementar la posibilidad de localizar una mayor cantidad y variedad de recursos, como alimento, refugios y sitios de percha (Brotons et al. 2005, Ferger et al. 2014). Así, el manejo forestal selectivo promueve la colonización de las especies de aves focales al mantener altos niveles de cobertura arbustiva, árboles de gran tamaño y valores de riqueza arbórea elevados. Sin embargo, la remoción total de la vegetación resultante a partir del manejo forestal intensivo reduce drásticamente la probabilidad de que las especies estudiadas utilicen de nueva cuenta los sitios manejados.

Si bien uno de los objetivos particulares de este capítulo era determinar las variables de hábitat que impactan las probabilidades de extinción local de las especies estudiadas, esto fue únicamente posible para el Zumbador Mexicano (*Atthis heloisa*), ya que ninguna de las covariables ambientales consideradas afectó las probabilidades de extinción local de las demás especies. Esto podría deberse a que el Zumbador Mexicano está íntimamente ligado a la cobertura arbustiva, pues depende de esta variable para obtener alimento (Ortega-Álvarez et al. 2018b). Para el resto de las especies será necesario explorar otro tipo de variables (e.g., presencia de especies competidoras, abundancia de recursos alimenticios, ocupación de depredadores), medidas a distintas escalas (e.g., micro-habitat, paisaje), para identificar los factores asociados a los diferentes usos del suelo que impactan sus probabilidades de extinción local.

### **Variación conductual de las aves entre usos del suelo**

En el tercer capítulo evalué el impacto de los diferentes usos del suelo que integran el paisaje multifuncional comunitario sobre las aves por medio del análisis de sus conductas. En general, observé que los diferentes grupos de aves evaluados desarrollan conductas distintas entre los diferentes tipos de usos del suelo muestreados. Esto sugiere que los usos del suelo impactan de manera diferencial a los distintos grupos aves, así como a la manera en que estos grupos utilizan el paisaje comunitario. Por ejemplo, los sitios de manejo selectivo fungieron como

hábitats complementarios a los bosques de conservación para las especies frugívoras, insectívoras y residentes dependientes de bosque. Por un lado, esto indica que los grupos de aves antes mencionados poseen la plasticidad conductual necesaria para adecuarse al uso de sitios forestales que se encuentran bajo niveles de disturbio antropogénico moderados (Sih 2013, Wong y Candolin 2015). Por otro lado, estos patrones también sugieren que las actividades de manejo selectivo podrían estar propiciando la continuidad ecológica existente entre los bosques de conservación y las áreas destinadas a este tipo de manejo (Fischer y Lindenmayer 2006, Yap et al. 2007).

Las especies dependientes de sitios urbano-agrícolas y las migratorias fueron poco capaces de aprovechar sitios boscosos. Esto podría estar relacionado con la dependencia de ambos grupos de utilizar grandes cantidades de recursos que son más fáciles de localizar en ambientes sumamente dinámicos y productivos como en el caso de los sitios urbano-agrícolas, aún a pesar de que en estos sitios los disturbios antropogénicos son frecuentes e intensos (Shochat 2004, Shochat et al. 2006, Lin et al. 2012). Cabe señalar que las especies migratorias muestran así su flexibilidad conductual entre temporadas al utilizar hábitats altamente perturbados durante su permanencia en los sitios de descanso invernal, mientras que prefieren utilizar hábitats conservados durante su estancia en los sitios de reproducción al norte del continente (Dunn y Garrett 1997).

Las aves granívoras y nectarívoras utilizaron en mayor medida los sitios urbano-agrícolas. Con respecto a las aves granívoras, esto era lo esperado dado que en los sitios urbano-agrícolas son muy exitosas las especies vegetales herbáceas y efímeras que sostienen con la abundancia de sus semillas a las aves que se alimentan de granos (Calviño-Cancela 2006, Davis et al. 2015). Por otro lado, es importante destacar la dependencia que las aves nectarívoras mostraron hacia los sitios urbano-agrícolas durante el verano. Esto posiblemente se deba a que los recursos alimenticios provistos por plantas ornamentales y cultivos en floración sean mayormente atractivos para las aves nectarívoras durante la temporada en que no dependen de los recursos que proveen los bosques para reproducirse (Binford 1989, Ortega-Álvarez et al. 2018b).

Con los análisis realizados en este capítulo pude demostrar que la actividad de manejo forestal selectivo es muy importante para las aves locales, dado que produce hábitats complementarios a los de los bosques de conservación. Su éxito podría deberse en mayor medida a que promueve la preservación de la estructura y composición de los bosques locales, mismos que son capaces de seguir proveyendo de recursos de alta calidad a las aves dependientes de bosque (Sallabanks y Arnett 2005, Ortega-Álvarez et al. 2018a). Así, es

deseable que el futuro desarrollo de las actividades de manejo forestal en la región contemple la importancia de generar hábitats que mantengan la continuidad ecológica con los bosques de conservación. No obstante, aún es necesario determinar la proporción del paisaje multifuncional que debería ser manejado como bosque de conservación, ya que este hábitat podría funcionar como “fuente” para las poblaciones de aves dependientes de bosque (Burke y Nol 2000).

### **La influencia de las interacciones espaciales sobre la ocupación de chipes**

El objetivo del cuarto capítulo de la tesis fue identificar los factores que determinan la ocupación de chipes residentes en el área de estudio, considerando tanto las propiedades del hábitat como la presencia de otras especies de chipes, residentes y migratorias. Los resultados sugieren que la respuesta de la ocupación ante la presencia de otros chipes y de las variables del hábitat varía entre especies. De manera general, observé que la presencia de otros chipes siempre ejerce un efecto positivo sobre la ocupación de los chipes residentes. Estos patrones de presencia conjunta podrían estar determinados por la agregación de las especies en parvadas mixtas. La asociación de diferentes especies de chipes en parvadas mixtas podría resultar benéfico para las especies congregadas al incrementar la eficiencia en la detección de recursos y depredadores (Powell 1985, Ewert y Askins 1991, O’Donnell et al. 2014). No obstante, los patrones de ocurrencia conjunta fueron más frecuentes entre especies residentes que con las especies migratorias. Esto podría deberse a las diferencias en hábitos y preferencias ecológicas que existen entre especies residentes y migratorias. Aunque los resultados sugieren la posibilidad de la presencia de interacciones ecológicas entre las especies analizadas, sería deseable realizar estudios experimentales para proveer mayor evidencia sobre la existencia de interacciones de tipo mutualista.

En algunos casos pude identificar las variables de hábitat que determinaron la ocupación conjunta entre especies de chipes. Los resultados de mi investigación muestran que el tamaño de los árboles puede influenciar los patrones de coocurrencia de los chipes. El incremento en el tamaño de los árboles incrementa la heterogeneidad y estructura vertical de los hábitats boscosos (Manning et al. 2006, Regnery et al. 2013), lo cual no solo beneficiaría a los chipes, sino también a posibles depredadores que se alimentan de estas aves (e.g., gavilanes, halcones; Anderson 2006, Carrete et al. 2009). Así, la asociación entre especies de chipes no sólo sería

favorable para la detección de recursos, sino también la de depredadores (Powell 1985, Ewert y Askins 1991).

En esta parte de la investigación fue evidente la dependencia de los chipes con respecto a las áreas boscosas. Así, los bosques de conservación y el manejo forestal selectivo resultan clave para la conservación de este grupo de aves. En cambio, el manejo forestal intensivo genera efectos negativos sobre la ocupación y las interacciones que ocurren entre especies de chipes, al menos a escala local, dado que esta práctica elimina aquellas características del hábitat que influyen positivamente sobre la ocupación y la coocurrencia de las especies.

### **Hacia una perspectiva integral sobre el impacto del manejo forestal sobre las aves y recomendaciones de manejo asociadas**

A lo largo de los capítulos que integran este estudio analicé desde diversos enfoques el efecto que tienen diferentes usos del suelo sobre las aves, poniendo especial atención sobre el impacto ejercido por las actividades forestales comunitarias. Sin embargo, si consideramos los resultados de los capítulos de manera conjunta, es posible identificar la relevancia de la cobertura arbustiva para las aves en la región de estudio, dado que fue clave de acuerdo con los resultados asociados a casi todos los capítulos (a excepción del Capítulo IV). La importancia del sustrato arbustivo para las aves ha sido ampliamente reconocida desde la perspectiva ecológica por investigaciones previas (Pons et al. 2003, Díaz 2006, McElhinny et al. 2006, Watson et al. 2011, Smith et al. 2013), por lo que este estudio suma evidencia favorable a dicho patrón. Sin embargo, su trascendencia debe ser mayormente remarcada dentro del quehacer productivo comunitario, dado que las acciones de manejo forestal han dejado a un lado al sustrato arbustivo y se han enfocado mayormente en el componente arbóreo de los bosques locales. Así, para encaminar las prácticas forestales locales hacia la sustentabilidad ecológica, se deberá poner un mayor interés en la preservación y el manejo del sustrato arbustivo de los bosques comunitarios que están bajo aprovechamiento, procurando mantener altos niveles de cobertura arbustiva y reduciendo la presencia de especies invasoras.

La riqueza arbórea también resultó ser clave para las aves de la región. En específico, su importancia debe ser considerada en las actividades que desarrollan las comunidades para restaurar las áreas destinadas al manejo forestal. Resulta necesario que se considere una mayor variedad de especies arbóreas para reforestar las parcelas manejadas, dado que los productores locales centran su atención en recuperar las poblaciones arbóreas de interés



comercial (i.e., *Pinus patula*, *P. pseudostrobus*). Así, de forma paralela es deseable que los viveros comunitarios contemplen la generación de plántulas de otras especies arbóreas nativas y no comerciales (e.g., *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*, *Persea americana*, *Symplocos coccinea*, *Arbutus xalapensis*) para su posterior uso en acciones de reforestación. De esta manera, las actividades de restauración de los sitios manejados deberán contemplar como meta final la generación de parcelas ricas en especies de árboles que se asemejen a los bosques de conservación, no sólo con el propósito de beneficiar a las aves, sino también para preservar la amplia disponibilidad de recursos naturales y los servicios ecosistémicos asociados a los bosques de la región.

Entre los resultados de los capítulos de este trabajo también destaca el efecto diferencial que cada tipo de uso del suelo ejerce sobre las aves. Esto denota la importancia de realizar evaluaciones ecológicas que consideren los distintos componentes de los paisajes multifuncionales, puesto que las diferencias registradas entre dichas unidades determinarán su impacto sobre la biodiversidad y las medidas de manejo necesarias para mitigarlo. En lo que respecta a las actividades productivas locales, observé que los resultados asociados a los cuatro capítulos son consistentes: el manejo forestal selectivo es una práctica que beneficia a las aves, mientras que el manejo forestal intensivo ejerce efectos adversos sobre este grupo animal, particularmente para las especies residentes. El manejo forestal selectivo podría ser compatible con la conservación de las aves dado que mantiene la estructura y composición de las áreas que impacta, procurando así su continuidad ecológica con los bosques de conservación. Así, el manejo selectivo podría ser considerado como sustentable desde la perspectiva ecológica. Si bien el manejo forestal intensivo ejerce impactos negativos sobre las aves, no podemos negar el papel tan importante que juega para la economía local, dado que los ingresos que genera son mayores que aquellos aportados por el manejo selectivo. De esta manera, es irreal pensar que las comunidades deban prescindir de esta actividad; no obstante, es necesario recomendar que este tipo de manejo debe ser desarrollado con cautela y moderación, buscando determinar en un futuro próximo la extensión, la distribución y las medidas de restauración necesarias que disminuyan el impacto de las parcelas de manejo forestal intensivo sobre las aves y otros grupos biológicos presentes en la zona. Así, resulta ampliamente deseable la evaluación del impacto del aprovechamiento forestal intensivo sobre la biodiversidad a una menor escala, considerando los planes de ordenamiento territorial de las comunidades.

## **Sobre el impacto de la integración comunitaria**

La inclusión de los intereses y actores comunitarios en el presente estudio ha resultado benéfica desde múltiples perspectivas. La participación activa de los actores comunitarios en los muestreos resultó en la generación de datos de alta calidad que posibilitaron la realización de análisis a gran escala espacio-temporal, lo cual suele ser complicado para estudios de porte ecológico. Por otro lado, las actividades y los resultados asociados a este proyecto han sido compartidos con distintos miembros de la comunidad (e.g., técnicos, trabajadores forestales, autoridades locales, niños, público en general) por medio de reuniones, ponencias, pláticas informales y entrevistas en radios locales. En lo particular, las reuniones y conversaciones mantenidas con los técnicos locales han propiciado que se considere en mayor medida las acciones de manejo forestal encaminadas a la manutención del componente arbustivo de las áreas manejadas, principalmente mediante la reducción del “aclareo” y el “chaponeo”. Asimismo, se ha designado a un técnico local para la realización de labores de monitoreo de aves como parte de las acciones de seguimiento que se le da a las actividades forestales en las comunidades participantes. Finalmente, se tuvo la oportunidad de participar en un libro sobre manejo forestal dirigido a técnicos forestales de Oaxaca, en el cual se plasmó parte de los resultados obtenidos en este estudio.

Las capacidades locales creadas por medio de este trabajo en materia de identificación de aves también han resultado en la capacitación de un guía local en materia de aviturismo. De hecho, en fechas recientes, la comunidad de Capulálpam de Méndez ha incluido como parte de sus paquetes de ecoturismo a la observación de aves, la cual representa una actividad económica importante y en crecimiento en distintas regiones tropicales del mundo (Sekercioglu 2002). Asimismo, se ha visto incrementado el interés local por las aves, lo cual se refleja en el desarrollo de festivales locales de aves, gestionados por los miembros de las comunidades para fomentar el conocimiento y el aprecio por las aves de la región, por medio de la realización de actividades culturales, recreativas y recorridos lúdicos de observación de aves dirigidos a todos los miembros de la comunidad.

Durante el presente estudio también se recabó material sonoro que ha sido utilizado en acciones de sensibilización ambiental en la región. Específicamente se desarrolló un disco que compila cantos y llamados de aves que fueron grabados durante la realización de los muestreos (Anexo I). Por medio de estas grabaciones, las comunidades locales han convenido generar cápsulas de radio para informar al público oyente sobre la variedad de aves que existe en la región y su importancia ecológica. Estas cápsulas pretenden cubrir 160 especies de aves

de la región y estarán siendo transmitidas por medio de la radio comunitaria a lo largo de un año.

## **CONCLUSIONES GENERALES**

Como lo demuestra este estudio, los bosques de conservación no son el único tipo de uso del suelo relevante para la conservación de la biodiversidad en los paisajes multifuncionales. Algunos tipos de uso del suelo productivos, como los sitios de manejo forestal selectivo, también proveen hábitats complementarios a los bosques de conservación que son vitales para las aves de la región. Así, es necesario identificar qué usos del suelo son importantes para diferentes grupos de vida silvestre al interior de otros paisajes multifuncionales con el fin de promover el desarrollo de actividades productivas sustentables. Los estudios de ocupación y de porte conductual resultan de especial interés y deberían recibir mayor atención para lograr con éxito esta última tarea.

La aproximación participativa empleada en este estudio para evaluar sistemas productivos comunitarios y emitir recomendaciones de manejo contextualizadas desde la perspectiva social y ecológica, muestra un amplio potencial para ser replicada en otras regiones y promover el desarrollo de paisajes productivos sustentables. Los científicos y conservacionistas suelen clamar por la modificación de las prácticas productivas para lograr la sustentabilidad (Yoccoz et al. 2001). Sin embargo, los productores y tomadores de decisiones suelen carecer de las herramientas necesarias para evaluar e identificar las actividades requeridas para promover la conservación de la biodiversidad. Además de identificar las características del hábitat que deberían ser consideradas para evaluar y manejar el paisaje de estudio con el propósito de incrementar la presencia de las aves, en este trabajo también presenté un marco metodológico y analítico para realizar este tipo de evaluaciones. Otros aspectos asociados a la construcción y desarrollo de esquemas participativos para construir lineamientos de manejo de sistemas productivos están puntualizados en el Anexo II de la presente tesis. El punto de inicio sería construir con las comunidades los objetivos del estudio, incluirlas en los muestreos e involucrarlas en la identificación de las variables de hábitat que podrían ser relevantes tanto ecológica como productivamente para el grupo biológico de estudio. Posteriormente será necesario modelar las respuestas de los grupos biológicos ante los impactos que generan las actividades productivas locales. Esto brinda herramientas prácticas y tangibles para los productores y tomadores de decisiones que podrían facilitarles la

identificación de los lineamientos de manejo del paisaje. La investigación futura en el ámbito local podría encaminarse a evaluar el resultado de las decisiones tomadas por los productores locales, con miras a establecer un plan de manejo del tipo adaptativo (Allen et al. 2011).

Considero que es fundamental desarrollar aproximaciones de porte local que consideren las condiciones políticas, biológicas, económicas, sociales, culturales y geográficas locales con miras a desarrollar recomendaciones y lineamientos de manejo que sean justos, adecuados y efectivos para las prácticas productivas comunitarias. Si bien la ciencia participativa está en auge (Booney et al. 2009, Miller-Rushing et al. 2012), aún hace falta desarrollar proyectos que realmente integren las necesidades, visiones y capacidades locales a los objetivos de este tipo de proyectos. Asimismo, es crítico utilizar los datos recabados a partir de proyectos de ciencia participativa para resolver preguntas científicas puntuales. Por medio de este estudio pude brindar resultados robustos y empíricos mediante el uso de datos de ciencia participativa para informar sobre la sustentabilidad de sistemas productivos comunitarios. Este tipo de aproximación podría ser adaptada a otras regiones del mundo en donde se realizan prácticas productivas diferentes a las forestales. Finalmente considero que es necesaria una mayor participación de las comunidades en las labores de investigación de los paisajes multifuncionales comunitarios, los cuales son el núcleo social y productivo de muchos países megadiversos y en desarrollo.

## REFERENCIAS

- Allen, C.R., Fontaine, J.J., Pope, K.L. y Garmestani, A.S. 2011. Adaptive management for a turbulent future. *Journal of Environmental Management* 92: 1339-1345.
- Amoros, C. y Wade, P.M. 1996. Ecological sucessions. En: Petts, G.E. y Amoros, C. *The fluvial hydrosystems*. Chapman and Hall, London. Pp: 211-241.
- Anderson, D.L. 2006. Landscape heterogeneity and diurnal raptor diversity in Honduras: the role of indigenous shifting cultivation. *Biotropica* 33: 511-519.
- Archer, J-M.J., Hostetler, M.E., Acomb, G. y Blair, R. 2019. A systematic review of forest bird occurrence in North American forest fragments and the built environment. *Landscape and Urban Planning* 185: 1-23.
- Binford, L. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican State of Oaxaca. *Ornithological Monographs*: 1-418.
- Bonney, R., Cooper, C.B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K.V. y Shirk, J. 2009. Citizen science: a developing tool for expanding science knowledge and scientific literacy. *BioScience* 59: 977-984.
- Brotons, L., Pons, P. y Herrando, S. 2005. Colonization of dynamic Mediterranean landscapes: where do birds come from after fire? *Journal of Biogeography* 32: 789-798.
- Burke, D.M. y Nol, E. 2000. Landscape and fragment size effects on reproductive success of forest-breeding birds in Ontario. *Ecological Applications* 10: 1749-1761.
- Calviño-Cancela, M. 2006. Time-activity budgets and behaviour of the *Amazilia* hummingbird, *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban environment. *Revista de Biología Tropical* 54: 873-878.
- Carrete, M., Tella, J.L., Blanco, G. y Bertellotti, M. 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation* 142: 2002-2011.
- Chace, J.F. y Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46-69.
- Chapela, F. 2008. Revisión retrospectiva del desarrollo de la UZACHI. *Estudios Rurales y Asesoría Campesina*, A. C., Unión de Comunidades Productoras Forestales y Agropecuarias Zapoteco-Chinanteca, Oaxaca, México.
- Davis, A. et al. 2015. The association between nectar availability and nectarivore density in urban and natural environments. *Urban Ecosystems* 18: 503-515.

- Dhindsa, M.S. y Saini, H.K. 1994. Agricultural ornithology: an Indian perspective. *Journal of Bioscience* 19: 391-402.
- Díaz, L. 2006. Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine woodlands in Spain. *Forest Ecology and Management* 223: 54-65.
- Domínguez-López, M.E. y Ortega-Álvarez, R. 2014. The importance of riparian habitats for avian communities in a highly human-modified Neotropical landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1217-1227.
- Dunn, J.L. y Garrett, K. 1997. *A field guide to warblers of North America*. Houghton Mifflin, New York.
- Ewert, D.N. y Askins, R.A. 1991. Flocking behavior of migratory warblers in winter in the Virgin Islands. *Condor* 93: 864-868.
- Ferger, S.W., Schleuning, M., Hemp, A., Howell, K.M. y Böhning-Gaese, K. 2014. Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography* 23: 541-549.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. L. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112: 473-480.
- Hanya, G. y Aiba, S. 2010. Fruit fall in tropical and temperate forests: implications for frugivore diversity. *Ecological Research* 25: 1081-1090.
- Lin, T. et al. 2012. Does avian flight initiation distance indicate tolerance towards urban disturbance? *Ecological Indicators* 15: 30-35.
- MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R. y Schondube, J.E. 2009. En: Graber, D.S. y Birmingham, K.A. (Eds.). *On the ecological quality of urban systems: an ornithological perspective*. Urban Planning in the 21st Century. Nova Science Publishers Inc., New York. Pp. 51-66.
- Manning, A.D., Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. 2006. Scattered trees are keystone structures: Implications for conservation. *Biological Conservation* 132: 311-321.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. y Bausch, J. 2006. Fauna-habitat relationships: a basis for identifying key stand structural attributes in temperate Australian eucalypt forests and woodlands. *Pacific Conservation Biology* 12: 89-110.
- Miller-Rushing, A., Primack, R. y Bonney, R. 2012. The history of public participation in ecological research. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 285-290.
- Moore, F.R. y Simm, P.A. 1985. Migratory disposition and choice of diet by the Yellow-rumped Warbler (*Dendroica coronata*). *Auk* 102: 820-826.

- O'Donnell, S., Kumar, A. y Logan, C.J. 2014. Do Nearctic migrant birds compete with residents at army ant raids? A geographic and seasonal analysis. *Wilson Journal of Ornithology* 126: 474-487.
- Ortega-Álvarez, R. et al. 2018a. Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: an application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines. *Forest Ecology and Management* 409: 56-66.
- Ortega-Álvarez, R. et al. 2018b. Notes on the breeding behavior of the Bumblebee Hummingbird (*Atthis heloisa*), an endemic species of Mexico: nest, courtship displays, and altitudinal movements. *Wilson Journal of Ornithology* 130: 800-805.
- Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E. y Prodon, R. 2003. The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation* 12: 1843-1860.
- Powell, G.V.N. 1985. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36: 713-732.
- Recher, H.F., Majer, J.D. y Ganesh, S. 1996. Eucalypts, arthropods and birds: on the relation between foliar nutrients and species richness. *Forest Ecology and Management* 85: 177-195.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F. y Kerbiriou, C. 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34: 221-230.
- Sallabanks, R. y Arnett, E.B. 2005. Accommodating birds in managed forests of North America: A review of bird-forestry relationships. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191, USA.
- Sekercioglu, C. 2002. Impacts of birdwatching on human and avian communities. *Environmental Conservation* 29: 282-289.
- Shochat, E. 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos* 106: 622-626.
- Shochat, E. et al. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 186-191.
- Sih, A. 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: A conceptual overview. *Animal Behavior* 85: 1077-1088.
- Smith, S.B., DeSando, S.A. y Pagano, T. 2013. The value of native and invasive fruit-bearing shrubs for migrating songbirds. *Northeastern Naturalist* 20: 171-184.

- Stillman, R.A. y Goss-Custard, J.D. 2002. Seasonal changes in the response of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* to human disturbance. *Journal of Avian Biology* 33: 358-365.
- Watson, D.M., McGregor, H.W. y Spooner, P.G. 2011. Hemiparasitic shrubs increase resource availability and multi-trophic diversity of eucalypt forest birds. *Functional Ecology* 150: 889-899.
- Wong, B.B.M. y Candolin, U. 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behavioural Ecology* 26: 665-673.
- Yap, C.A.-M. et al. 2007. Phenology of tropical birds in peninsular Malaysia: Effects of selective logging and food resources. *Auk* 124: 945-961.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. y Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 446-453.



# ANEXO I

**Anexo I.** Carátula del disco donde se recopilaron las grabaciones de 244 cantos y llamados correspondientes a 140 especies de aves que habitan los bosques templados de Sierra Norte, Oaxaca. Las grabaciones fueron realizadas a lo largo de la realización del trabajo de campo asociado a la presente tesis.



# **ANEXO II**

# Producir y conservar: nuevos horizontes en torno a los modelos de integración y separación territorial

## Producing and Conserving: New Horizons in the Land-Sharing vs. Land-Sparing Debate

Rubén Ortega-Álvarez<sup>I</sup>, Alejandro Casas<sup>II</sup>,  
Fernanda Figueroa<sup>III</sup> y Luis Antonio Sánchez-González<sup>IV</sup>

### Resumen

La alimentación y provisión de materias primas a la creciente población mundial imponen retos enormes para el bienestar humano y la conservación de la biodiversidad. Frente a estos retos, ha surgido un debate multidisciplinario en el que se confrontan dos modelos de configuración territorial para la producción de alimentos y la conservación. El modelo de separación territorial (*land-sparing*) propone intensificar la producción agrícola industrializada y ubicar en sitios distintos las zonas para la conservación. Contrariamente, el modelo de integración territorial (*land-sharing*) considera indeseables los modelos industrializados de producción y sostiene que las actividades productivas primarias y la conservación son compatibles. Este trabajo revisa las propuestas y críticas asociadas con ambos modelos y aborda temas analizados de forma insuficiente en el debate. Asimismo, propone un esquema participativo para construir lineamientos de manejo de sistemas productivos. Ningún modelo por sí mismo es suficiente para resolver los retos productivos y de conservación dada la complejidad de los sistemas socioecológicos; en su lugar, es deseable construir lineamientos de manejo desde el interior de las comunidades, tomando como base las necesidades, conocimientos y capacidades de los productores locales, y apoyando su definición mediante información científica sólida. Ello facilitará desarrollar actividades productivas a través de un enfoque de sustentabilidad.

---

<sup>I</sup> Candidato al Doctorado en Ciencias Biológicas por la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Líneas de interés: ecología de vertebrados, ornitología, ciencia participativa. Correo electrónico: rubenortega.al@gmail.com

<sup>II</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas por la Universidad de Reading, Inglaterra. Investigador en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Líneas de interés: manejo y evolución de recursos genéticos, botánica, ciencias ambientales, agroecología. Correo electrónico: acasas@iies.unam.mx

<sup>III</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas por la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Profesora en el Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Líneas de interés: ecología política, manejo de recursos naturales, áreas naturales protegidas. Correo electrónico: ffigueroa@ciencias.unam.mx

<sup>IV</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas por la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Investigador en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” del Departamento de Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, México. Líneas de interés: biología evolutiva, sistemática, biogeografía, ornitología. Correo electrónico: lasg@ciencias.unam.mx

**Palabras clave:** actividades productivas, agricultura, sustentabilidad, ciencia participativa, planeación territorial.

## **Abstract**

Providing food and raw materials for the growing human population raise enormous challenges for achieving wellbeing and conserving biodiversity. As a result, a multidisciplinary debate has arisen which compares two models of territorial configuration for food production and conservation. The land-sparing model seeks to intensify industrialized agricultural production, locating it in different places from those assigned for biodiversity conservation. Conversely, the land-sharing model regards industrialized production models as undesirable and holds that primary productive and conservation activities are compatible. We propose a participatory scheme for developing guidelines for managing productive systems. Neither of the models is sufficient in itself for meeting the productive and conservation challenges of the world, given the complexity of socioecological systems. Instead, management guidelines for productive activities should be drawn up within communities, based on the needs, knowledge, and capacities of local producers, and supporting their definition on robust scientific data. This will facilitate the undertaking of productive activities using a sustainability approach.

**Key words:** agriculture, land-sharing, land-sparing, sustainability, participatory science.

## **La producción agrícola y la conservación biológica: frentes de una controversia**

La agricultura es una de las actividades productivas de mayor relevancia para la humanidad (FAO, 2016). Desde hace más de 10 mil años, diversas culturas alrededor del mundo han procurado asegurar el acceso a materias primas y alimentos mediante su producción y distribución local, por medio de la actividad agrícola, pecuaria y forestal (Casas *et al.*, 2016). No obstante, tras la Segunda Guerra Mundial, emergió el interés por incrementar la producción alimentaria a escala global, propiciando el surgimiento de la llamada Revolución Verde (Jain, 2010). A través de este modelo, se impulsó el desarrollo de sistemas de riego, el mejoramiento genético de especies vegetales y animales domesticadas destinadas a sistemas de producción intensiva y el uso de insumos químicos, como plaguicidas, fertilizantes y herbicidas, para homogeneizar las condiciones ecológicas de los procesos productivos (Jain, 2010; Shiva, 2016). La Revolución Verde tuvo éxito al elevar la producción neta de alimentos y materias primas, mas no así su eficiencia energética, pues los insumos

energéticos requeridos fueron muy elevados en relación con la producción obtenida. Además, este modelo productivo dejó a su paso impactos socioeconómicos, culturales y ambientales negativos, los cuales prevalecen y se han exacerbado con el paso del tiempo (para mayor detalle sugerimos revisar Pimentel, 1996; Matson *et al.*, 1997; Tilman, 1999; Ceccon, 2008; Shiva, 2016).

La Revolución Verde fue ampliamente cuestionada por los ecólogos debido a sus perjuicios asociados. Esto propició la aparición de propuestas productivas alternativas a través de disciplinas híbridas como la agroecología, principalmente en América Latina (Hecht, 1999; Toledo, 2005; Altieri *et al.*, 2012). No obstante, en 1996, Paul E. Waggoner propuso retomar algunas de las prácticas asociadas con las premisas de la Revolución Verde y a la “hipótesis de Borlaug” para aumentar la producción agrícola, pecuaria y forestal, tomando como base el argumento del crecimiento demográfico mundial (Waggoner, 1996; Borlaug, 2007). Sin embargo, tal propuesta más bien favorecía el incremento de las ganancias de las empresas productoras de semillas e insumos para la agricultura y ganadería modernas, íntimamente relacionadas con la utilización de herbicidas y plaguicidas, los cuales crean una dependencia progresiva de los productores hacia estas tecnologías (Altieri, 2001; Damián y Ramírez, 2008). La propuesta de Waggoner fue retomada en el año 2005 por Green y colaboradores (2005), en gran parte debido a la inconformidad en torno al apoyo otorgado a los sistemas amigables para la vida silvestre en Europa (Balmford *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2005).

En tal contexto se concibió el modelo de ordenamiento territorial de “separación de tierras” (*land-sparing*, en inglés; también conocido como “divergente”), el cual propone dividir espacialmente las áreas destinadas a la producción de alimentos y materias primas de aquellas superficies relevantes para la conservación de la biodiversidad (Balmford *et al.*, 2005; Green *et al.*, 2005; Phalan *et al.*, 2014). De forma paralela, este modelo impulsa la intensificación industrializada de los sistemas agrícolas, pecuarios y forestales, con el fin de aumentar su productividad, suponiendo así la reducción de la superficie necesaria para la agricultura y manteniendo o incluso incrementando el área disponible para la conservación de la vida silvestre (Waggoner, 1996; Balmford *et al.*, 2005; Balmford *et al.*, 2012). Además, el modelo de separación territorial propone restringir el acceso humano a los territorios destinados a la conservación biológica por medio de estrictas regulaciones gubernamentales (Balmford *et al.*, 2012).

El planteamiento de separar el uso de suelo agrícola de las áreas de conservación biológica resultó en la aparición de una contrapropuesta: el modelo de “integración de tierras” (*land-sharing*, por su nombre en inglés; también conocido como “convergente”) (Fischer *et al.*, 2008; Perfecto y Vandermeer, 2010, 2012), el cual sostiene que los límites entre áreas en uso y conservadas son difusos, lo mismo que las interacciones entre los elementos componentes de ambos tipos de sistemas, las funciones, los procesos y los flujos de materia y energía. Consecuentemente, se ha propuesto

que el desarrollo de la agricultura, la ganadería y el aprovechamiento forestal son inseparables de las acciones destinadas a la conservación biológica, dado que los sistemas productivos orgánicos, agroecológicos tradicionales y la forma de vida rural de los pequeños productores son capaces de mantener altos niveles de biodiversidad, al mismo tiempo que producen altos rendimientos y cubren la mayor proporción de las áreas de producción en el mundo (Altieri, 2004; Vandermeer y Perfecto, 2005; Fischer *et al.*, 2011). El debate resultante entre ambos modelos ha sido polémico y álgido, manteniéndose vigente hasta la actualidad.

La revisión del estado del arte sobre el debate entre los modelos de separación e integración territorial, así como la valoración de ambos modelos desde diversos enfoques disciplinarios, han nutrido conceptualmente la polémica entre ambas propuestas. En el presente trabajo se revisan las principales premisas de los dos modelos y las críticas asociadas al debate, y se profundiza en el análisis de temas fundamentales que han sido abordados de manera superficial por trabajos previos, brindando nuevas perspectivas sobre tan controvertida dicotomía teórica y política. Finalmente, se sugieren herramientas potencialmente útiles para el diagnóstico, monitoreo y manejo de prácticas agrícolas, pecuarias y forestales, así como de otras actividades productivas que involucran el aprovechamiento de la biodiversidad y los procesos ecosistémicos. Se espera que este trabajo propicie la reflexión sobre el desarrollo de las prácticas productivas actuales y se fomente su desarrollo con una perspectiva sustentable, incluyendo tanto el bienestar social acorde con la diversidad biocultural, como la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas.

## **Entre producir y conservar: el debate entre separación e integración territorial**

El debate entre los modelos de separación e integración territorial parte del dilema de cómo incrementar sostenidamente la producción agrícola, pecuaria y forestal, a la par de conservar —e incluso recuperar— la biodiversidad y los ecosistemas deteriorados o perdidos en los últimos siglos de actividad humana. Este debate ha recibido mucha atención, particularmente en la última década. Existen trabajos excelentes que revisan desde la perspectiva ecológica (Grau *et al.*, 2013; Kremen, 2015; Goulart *et al.*, 2016), económica (Goulart *et al.*, 2016), política (Grau *et al.*, 2013; Kremen, 2015), social (Kremen, 2015) y de uso de suelo (von Wehrden *et al.*, 2014) las posibles ventajas y limitantes de ambos modelos. Tomando en cuenta las revisiones anteriores, así como los trabajos que han abordado el tema, en el Cuadro 1 se compilan las principales críticas que se consideran clave para comprender y abordar el debate.



**Cuadro 1. Principales críticas dirigidas hacia los modelos de separación e integración territorial**

Propuesta	Campo	Crítica principal	Referencia
Separación	General	Estrategia simplista para abordar el tema	(Fischer <i>et al.</i> , 2011; Wright <i>et al.</i> , 2012; Tscharnatke <i>et al.</i> , 2012; Herzog y Schüepp, 2013)
		Los modelos teóricos que la sustentan son poco realistas	(Harvey <i>et al.</i> , 2008; Fischer <i>et al.</i> , 2011; Perfecto y Vandermeer, 2010, 2012; Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		Faltan estudios empíricos para sustentar sus beneficios	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		Es incongruente con la mayoría de los estudios existentes	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
	Agronomía	No es necesario producir más, sino incrementar la eficiencia en la producción	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		Sistemas orgánicos, agroecológicos y tradicionales producen más que los industrializados	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		Los sistemas orgánicos, agroecológicos y tradicionales son más eficientes que los industrializados	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		Ignora la importancia de los servicios ecosistémicos para la producción agrícola	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		Mide la producción de monocultivos y no la de policultivos	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
	Alimentación	Olvida la importancia de la diversidad alimentaria, poniendo en riesgo la calidad nutricional ofrecida a la población	(Fischer <i>et al.</i> , 2008; Bassett, 2010)
		Los cultivos que considera no están destinados a cubrir la demanda local	(Kremen, 2015)
	Ambiental	La industrialización produce problemas ambientales mayores de los que resuelve	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		El impacto ambiental es regional, no local	(Herzog y Schüepp, 2013)



Propuesta	Campo	Crítica principal	Referencia
Separación (cont.)	Ecología	No considera la dinámica de las metapoblaciones	(Vandermeer y Perfecto, 2005)
		La industrialización afecta negativamente las interacciones ecológicas	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014)
		Las especies asociadas a la agricultura se verán afectadas por el abandono e industrialización de las tierras agrícolas	(Herzog y Schüepp, 2013)
		Las especies prioritarias para la conservación necesitan de la matriz agrícola, ya que no permanecerán confinadas a los espacios destinados a la conservación	(Ekroos <i>et al.</i> , 2016)
		La propuesta está fuera de contexto ecológico	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		La diversidad biológica y la complejidad estructural es mayor en los sistemas de producción orgánicos, agroecológicos y tradicionales que en los industriales	(Fischer <i>et al.</i> , 2008; Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		Propicia la vulnerabilidad de los sistemas agrícolas ante el cambio climático	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		Carece de evidencia clara de que promueva la conservación biológica	(Kremen, 2015)
	Economía	El incremento en la producción provocará la caída de precios y afectará en mayor medida a los productores locales	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		La industrialización promueve sistemas agrícolas poco adaptables a cambios económicos	(Fischer <i>et al.</i> , 2008)
		Afectaría al productor local y beneficiaría a empresas privadas y multinacionales	(Kremen, 2015)
		Ignora la injerencia de subsidios gubernamentales sobre la producción y el mercado	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		Podría generar oligopolios, desigualdad económica y acaparamiento de tierras	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		La mecanización productiva disminuirá el número de empleos locales	(Kremen, 2015)

Propuesta	Campo	Crítica principal	Referencia
Separación (cont.)	Historia	La industrialización no ha resuelto los problemas productivos mundiales y ha provocado conflictos sociales y ambientales de mayor envergadura	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
	Mercado	No repara en los efectos de la globalización sobre las pautas de mercado	(Grau <i>et al.</i> , 2013)
		Es ajena a cuestiones relacionadas con la dinámica de la oferta y la demanda	(Grau <i>et al.</i> , 2013)
		Promueve competencia desleal entre productores	(Kremen, 2015)
		Incrementar la producción provoca el aumento en la demanda, lo cual incentiva la presión para expandir la frontera agrícola y reduce la superficie destinada a la conservación – “Paradoja de Jevon”	(Fischer <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015; Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		No considera patrones de consumo	(Grau <i>et al.</i> , 2013)
	Política	Para acabar con el hambre se necesita redistribuir las tierras agrícolas, no industrializar la producción	(Perfecto y Vandermeer, 2010)
		Ignora las deficiencias de las políticas ambientales y productivas prevalecientes en los países en vías de desarrollo	(Kremen, 2015)
		No reflexiona sobre las políticas nacionales e internacionales	(Grau <i>et al.</i> , 2013)
		Sus efectos positivos locales podrían provocar efectos negativos de mayor envergadura sobre regiones distantes - “efecto de fuga”	(Goulart <i>et al.</i> , 2016)
		No valora cuestiones relacionadas con la tenencia de la tierra	(Scariot, 2013)
	Sociedad	No se enfoca en mejorar el bienestar humano de manera general	(Bennett, 2017)
		La propuesta no toma en cuenta los contextos sociales en los que se desarrolla	(Perfecto y Vandermeer, 2010; Ekroos <i>et al.</i> , 2016)

Propuesta	Campo	Crítica principal	Referencia
<i>Integración</i>	General	La efectividad de las prácticas agrícolas para preservar la biodiversidad o mitigar su impacto sobre el ambiente no ha sido evaluada con rigor	(Kremen, 2015)
	Agronomía	No se ha cuantificado con detalle la productividad de este tipo de sistemas	(Phalan <i>et al.</i> , 2011a)
		La intensidad de manejo evaluada por el modelo de integración es poco clara	(Phalan <i>et al.</i> , 2011b)
		Los sistemas industrializados son más productivos que los orgánicos	(Green <i>et al.</i> , 2005; Balmford <i>et al.</i> , 2012)
	Ecología	Faltan estudios empíricos para sustentar los beneficios de la propuesta	(Phalan <i>et al.</i> , 2011a)
		Los estudios que la respaldan no evalúan sistemas de referencia	(Phalan <i>et al.</i> , 2011a)
		Los parámetros biológicos evaluados por los estudios que la sustentan son inadecuados	(Phalan <i>et al.</i> , 2011a, 2011b)
		La biodiversidad es mayor en sistemas de producción intensivos que en orgánicos	(Phalan <i>et al.</i> , 2011b)
		Las superficies destinadas a la conservación son reducidas, por lo que no satisfacen los requerimientos biológicos de las especies	(Kremen, 2015)
	Economía	El apoyo económico brindado a los sistemas agrícolas amigables con la vida silvestre es alto, cuando su producción es baja y poco eficiente	(Balmford <i>et al.</i> , 2005; Green <i>et al.</i> , 2005)
	Sociedad	Sus beneficios sociales no han sido cuantificados con solidez	(Phalan <i>et al.</i> , 2011a)

Propuesta	Campo	Crítica principal	Referencia
Ambas	General	Ambas posturas abordan problemas complejos desde perspectivas simplistas	(Virapongse <i>et al.</i> , 2016)
		Existe ambigüedad en la terminología empleada	(Kremen, 2015)
		Ofrecen una discusión teórica que resulta poco práctica y que se basa en poca evidencia cuantitativa	(Garnett <i>et al.</i> , 2013; von Wehrden <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015)
	Agronomía	No consideran la gran diversidad de paisajes agrícolas que existen en el mundo	(Fischer <i>et al.</i> , 2008)
	Ecología	Faltan estudios para sustentar las propuestas	(Balmford <i>et al.</i> , 2012; Kremen, 2015)
		No consideran la heterogeneidad ambiental de forma adecuada	(Grau <i>et al.</i> , 2013)
		Las escalas espaciales y temporales que las sustentan son inadecuadas	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015)
		Sus sistemas de referencia son inadecuados o inexplorados	(Kremen, 2015)
		Los análisis empleados y las interpretaciones realizadas son deficientes	(Kremen, 2015)
		No han considerado a detalle la teoría de metapoblaciones	(Kremen, 2015)
		Los estudios se basan en unos cuantos grupos taxonómicos	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015)
		La investigación ha sido realizada en hábitats y ecosistemas particulares	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015)
		Los parámetros ecológicos evaluados son inadecuados o insuficientes	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014; Kremen, 2015)
		Los estudios no consideran historias de manejo, así como interacciones ecológicas o sociales	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014)
		Los muestreos presentan sesgos importantes	(von Wehrden <i>et al.</i> , 2014)
	Economía	La controversia es dicotómica, simplista y poco práctica	(Salles y Zanella, 2014)
	Mercado	No es necesario producir más, sino distribuir mejor	(Bennett, 2017)

Fuente: elaboración propia.

Nota: Se especifica la propuesta, el campo del conocimiento relacionado con la crítica señalada, la idea general que sustenta la crítica expuesta y las principales referencias que la sostienen. Si bien algunas críticas podrían recaer en más de uno de los campos incluidos, se optó por clasificar cada argumento en donde fue mencionado por primera vez o donde podría tener mayores implicaciones asociadas. La categoría "General" no se refiere a ningún campo del conocimiento en particular.

Existe una amplia discusión sobre la factibilidad de una y otra propuesta, y son relativamente numerosos los trabajos relacionados explícitamente con el tema (i.e., 109 artículos científicos encontrados). Sin embargo, son pocos los estudios que han evaluado específicamente y con evidencia experimental la viabilidad de estas propuestas (~30 trabajos; von Wehrden *et al.*, 2014; Kremen, 2015). Debido a lo anterior, el debate se ha considerado como un ejercicio teórico, apoyado por un limitado número de trabajos empíricos y con escasas aportaciones para la toma de decisiones en el mundo real (Fischer *et al.*, 2014; Bennett, 2017). Además, diversas fuentes de análisis indican que incrementar la producción de alimentos no resuelve el problema del hambre y la crisis global de los sistemas alimentarios, ya que en estos influyen de manera más contundente otros aspectos socioeconómicos y políticos (Charry y Contreras-Ibáñez, 2015).

Para la FAO y numerosos autores, el problema principal de la seguridad alimentaria no es la producción de alimentos, sino su adecuada distribución, la capacidad de la población para acceder a ellos en función del empleo, los factores asociados a la pobreza, el contexto de salud, educación, agua y la disponibilidad de otros recursos que se requieren junto con los alimentos para garantizarla (Grau *et al.*, 2013). Por otro lado, también resulta necesario evaluar la viabilidad y eficacia de implementación de cada modelo en contextos locales diversos (Phalan *et al.*, 2011b), lo cual sería de gran utilidad para nutrir la teoría asociada a cada modelo y determinar su viabilidad a escalas mayores.

Ante la disyuntiva vinculada a este conflicto teórico, la postura de la comunidad científica se ha dividido (Ramankutty y Rhemtulla, 2012; Phalan *et al.*, 2014; Edwards *et al.*, 2015), pero para algunos, el debate se ha estancado (Bennett, 2017) y recomiendan buscar alternativas holísticas con base en enfoques socioecológicos (Fischer *et al.*, 2014). Algunas propuestas intermedias sostienen que los modelos pueden ser complementarios entre sí (Fischer *et al.*, 2008; Scariot, 2013) y sugieren el desarrollo de modelos híbridos en los cuales se priorice la intensificación sustentable de las tierras de producción agrícola (Garnett *et al.*, 2013). No obstante, aún existen pocas alternativas para resolver los conflictos reales asociados al debate (Fischer *et al.*, 2014) y ciertos puntos importantes han sido poco explorados. A continuación, se exponen algunos elementos complementarios para la discusión que pueden resultar de utilidad para delinear estrategias de investigación y de acción para avanzar en el debate. Se abordan cuestiones socioculturales, éticas, históricas, socioecológicas, productivas, acerca del bienestar colectivo, la conservación biológica, la restauración ecológica y sobre la elaboración de pautas de manejo de sistemas productivos a través de una aproximación comunitaria participativa.

## Homogeneizando un mundo altamente heterogéneo

La controversia entre los modelos de integración y separación territorial se ha centrado en una cuestión clave: heterogeneidad *versus* homogeneidad. La disyuntiva está implícita en los resultados que se pretenden (e.g., policultivos o monocultivos, paisajes multifuncionales o paisajes mono-productivos, dietas variadas o uniformes, sistemas ricos o pobres en interacciones biológicas, entre otros aspectos). A pesar de que ambos modelos adolecen de la capacidad de considerar la amplia heterogeneidad de situaciones y necesidades que prevalecen en el mundo (Fischer *et al.*, 2011; Wright *et al.*, 2012), el modelo de separación territorial es más restrictivo y limitado al respecto. Posturas como esta última son entendibles, aunque no justificables, ante las presiones globalizadoras sobre naciones, comunidades e individuos (Lee y Vivarelli, 2006). No obstante, optar por posiciones, perspectivas y políticas que atentan contra la pluralidad de cualquier orden, podría resultar contraproducente para el bienestar social y ambiental de un mundo altamente heterogéneo (García, 2008; Hirsch *et al.*, 2011; Kymlicka, 2012).

## Ética y procesos sociopolíticos

Las disciplinas desde las que se analiza la factibilidad de la separación o la integración territorial han sido múltiples, pero insuficientes. Dados los diferentes ámbitos de la vida humana relacionados con el debate, es imprescindible contemplar sus bases filosóficas. En particular, resulta necesario analizar con detenimiento las implicaciones éticas y epistemológicas que tienen las transformaciones sociopolíticas favorecidas por ambas perspectivas en los contextos socioecológicos actuales y futuros. Por ejemplo, en términos éticos, bajo la perspectiva del modelo separatista, merecen un análisis profundo sus implicaciones sociales, pues su propuesta de conservación niega el acceso a los recursos a los dueños originales de las tierras, fomenta la coerción gubernamental y facilita la usurpación de terrenos (Balmford *et al.*, 2012). También es conveniente analizar detalladamente las implicaciones de anteponer la productividad agrícola al bienestar social y ambiental (Matson y Vitousek, 2006), y a las recomendaciones que favorecen intereses particulares por encima del bien común (Kremen, 2015).

Por otra parte, en el debate entre separación e integración territorial, se puede cuestionar el sentido de promover una discusión asociada con modelos teóricos que se ajustan pobremente a los contextos reales (Fischer *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2009; Perfecto y Vandermeer, 2010; Law y Wilson, 2015). También es dudosa la intención de solucionar problemáticas complejas abordándolas de manera simplista y con poca evidencia empírica sobre su viabilidad y funcionalidad (Cohn *et al.*, 2011; Ramankutty y Rhemtulla, 2012; Chandler *et al.*, 2013) por la formulación de recomendaciones descontextualizadas de las enormes implicaciones socioambientales que conlleva.

van (Singh y Narayanan, 2013), y la escasa consideración de aquellos mayormente implicados en la polémica: los productores.

## **Producción y bienestar colectivo: autonomía, soberanía alimentaria, gobernanza y capital social**

Uno de los principales argumentos a favor del modelo separatista es la seguridad alimentaria, pero entre las críticas destaca que el incremento en la productividad agrícola *per se* no resolverá el abasto de alimentos y materias primas en el mundo (Fischer *et al.*, 2011; Goulart *et al.*, 2016). Peor aún, se ha sugerido que las estrategias propuestas por este modelo atentan contra la autonomía y la soberanía alimentaria<sup>1</sup> de los pueblos y naciones (IPES-FOOD, 2016). El proceso de industrialización agrícola, pecuaria y forestal entra en conflicto con la producción de alimentos y materias primas que realizan las granjas familiares y los sistemas tradicionales de producción rural (Altieri, 2001), mismas que han alimentado y abastecido a la mayor parte de la población de los países tropicales, megadiversos y en vías de desarrollo (FAO, 2014; Graeub *et al.*, 2016). La necesidad de adquirir insumos para sostener a los sistemas industrializados (e.g., sistemas de riego, fertilizantes, herbicidas, semillas mejoradas) genera procesos de dependencia y debilita la autonomía de los agricultores (Altieri, 2001).

Los procesos de dependencia frecuentemente son parte de los principales mecanismos que activan el fenómeno migratorio para la obtención de recursos monetarios que permitan solventar los gastos asociados a tales insumos (Casas *et al.*, 1994). Además, el proceso industrial está dirigido hacia determinados cultivos de interés para los mercados mundiales o nacionales, pero no necesariamente para la satisfacción de requerimientos locales. Todo ello incide negativamente sobre la capacidad de decisión del productor acerca de los cultivos que prefiere y necesita (Hecht, 1999; Altieri, 2001). También se ha demostrado que la industrialización agrícola resulta en sistemas poco resilientes y adaptables a disturbios naturales, conflictos sociales y variaciones económicas (Fischer *et al.*, 2008; Altieri *et al.*, 2012), y son generalmente más vulnerables ante el cambio climático (Goulart *et al.*, 2016). Lo anterior provoca incertidumbre con respecto a la disponibilidad futura de alimentos y otros productos para quienes los producen (Altieri *et al.*, 2012). Por si fuera poco, la necesidad de realizar elevadas y continuas inversiones para mantener sistemas industrializados (Balmford *et al.*, 2005) resulta poco atractivo y paradójico para aquellas regiones en donde la carencia de alimentos es parte de su situación de pobreza. Como resultado, la industrialización podría terminar con las preocupaciones alimentarias de actores externos, más no con las de aquellos que padecen directa y drásticamente el problema del hambre.

<sup>1</sup> La soberanía alimentaria es el derecho de los pueblos a definir sus propias políticas agropecuarias, controlar sus sistemas alimentarios, incluyendo la protección de sus mercados, recursos naturales y modos de producción, en contraposición con la seguridad alimentaria que sólo se centra en que se produzcan alimentos suficientes, sin importar cómo ni dónde (Chapell *et al.*, 2013).



La cuestión de enfrentar la carencia de alimentos e incrementar la productividad agrícola va más allá del ámbito tecnológico o de los procesos de industrialización (Altieri *et al.*, 2012). Es necesario considerar los factores que influyen en las transformaciones sociales de los países en vías de desarrollo, por lo que resulta relevante impulsar no sólo la autonomía y la soberanía alimentaria a escala local, sino también la gobernanza participativa y el capital social. Cabe señalar que ninguno de estos factores de primera importancia es considerado por el modelo de separación territorial, mientras que todos ellos son reconocidos por el modelo de integración y son elementos centrales para el diseño, desde las comunidades rurales, de estrategias contextualizadas y coherentes con la propia realidad de los productores y de sus diversos socioecosistemas.

El modelo de separación territorial es pobre en su capacidad de inclusión social, mientras que el de integración contempla ampliamente la participación comunitaria. Esta diferencia entre modelos es clave, dado que, en gran parte de los países tropicales, megadiversos y en vías de desarrollo, las comunidades rurales e indígenas poseen o manejan las tierras destinadas a la agricultura, mismas que generalmente son relevantes por su biodiversidad (WWF, 2000; CONABIO, 2006; Boege, 2008; Pretty *et al.*, 2009). Por ello, es indispensable la participación de los productores y poseedores de la tierra para desarrollar estrategias de manejo del territorio que sean útiles en el mejoramiento de las pautas de producción agrícola y de conservación biológica (Little, 1994; Ortega-Álvarez *et al.*, 2018).

Asimismo, los esquemas de gobernanza ambiental incluyente y la existencia de capital social sólido resultan fundamentales para lograr el ordenamiento territorial y el manejo ambiental (Klooster, 2002; Merino y Martínez, 2014). De esta manera, es primordial vincular políticas públicas orientadas al fortalecimiento de la gobernanza ambiental participativa y del capital social de las comunidades, y simultáneamente construir estrategias políticas, administrativas y sociales enfocadas en mejorar las actividades agrícolas y de conservación de la biodiversidad (Charry y Contreras-Ibáñez, 2015). Como consecuencia, el debate entre la separación e integración territorial debería incorporar las perspectivas de todos los actores sociales involucrados, brindando atención especial a los productores y a las comunidades rurales.

## **Orbitando el Tercer mundo: el debate desde el enfoque de los países desarrollados**

El debate entre separación e integración territorial es de especial importancia para los países tropicales, megadiversos y en vías de desarrollo, dada la alta biodiversidad que alojan. No obstante, es relevante también para otras naciones del mundo, como para los países desarrollados que poseen grandes reservorios de agua a escala planetaria (por ejemplo, Canadá), o para regiones al



norte y sur de los trópicos que presentan una diversidad biocultural importante (por ejemplo, Estados Unidos de América, Rusia). La producción agrícola industrializada no es desconocida para los países en vías de desarrollo, como tampoco la producción agroforestal tradicional es ajena a los países industrializados. No obstante, el impulso del modelo de separación puede asociarse particularmente con intereses y visiones de los países desarrollados.

Por décadas, el avance de la agricultura industrializada a escala global y en las regiones con alta biodiversidad ha causado más estragos que beneficios, tanto en materia agrícola como en el ámbito nutricional, ecológico, social, económico y político (Mattison y Norris, 2005; Calle Collado *et al.*, 2013; Habel *et al.*, 2015; Goulart *et al.*, 2016). Parte de estos procesos se encuentran íntimamente ligados a la estrategia de satisfacer el confort y bienestar de los países desarrollados a costa de deteriorar los ecosistemas de los países en desarrollo, pasando por alto las perspectivas y necesidades regionales. La prevalencia de los intereses extranjeros sobre los locales no ha sido exclusiva de la producción agrícola, sino que se ha extendido a casi todas las actividades productivas, industriales y de expulsión de residuos tóxicos, remontándose incluso al pasado colonial (Galeano, 1972; Ceccon y Pérez, 2016).

La adopción de un modelo de separación territorial en los países en vías de desarrollo se torna controvertida debido a múltiples factores socioecológicos. Por un lado, implica descontextualizar y homogeneizar la agricultura en los países tropicales bajo un proceso industrial, con tintes colonizadores que podrían generar nuevos problemas y exacerbar los ya existentes en dichos países. En el caso de América Latina, la propuesta de separación territorial abrazaría los objetivos y necesidades de una sola visión del mundo, cuando la mayor parte de la región es marcadamente multicultural (Stavenhagen, 2002). Hasta cierto punto, el modelo de integración considera el contexto social asociado a las actividades agrícolas que se desarrollan en estos países (Fischer *et al.*, 2011), mientras que el modelo separatista pareciera ignorar la heterogeneidad cultural y biológica inherente a las naciones megadiversas, así como la complejidad de su historia y realidad contemporánea.

Como en otras regiones del mundo, la producción agrícola en América Latina es realizada principalmente por familias y comunidades, mismas que suelen verse afectadas por la industrialización (Altieri, 2001). La suplantación de policultivos por monocultivos haría necesario el gasto económico, la dependencia tecnológica y el incremento en la demanda de energéticos fósiles para adquirir y transportar los productos agrícolas que nutren a la población (Grau *et al.*, 2013). La superficie agrícola a escala regional es vasta, por lo que resultaría costosa su intensificación (se recomienda considerar los impedimentos para lograr la intensificación agrícola aún para una región menos heterogénea como Europa; Herzog y Schüepp, 2013). Este esquema de ordenamiento territorial, además, podría dirigir la producción hacia bienes agrícolas mayormente útiles para los

países desarrollados, así como promover oligopolios, competencia desleal entre productores y acaparamiento de tierras (Mattison y Norris, 2005; Habel *et al.*, 2015; Kremen, 2015; Goulart *et al.*, 2016).

Por otro lado, el capital humano, el desarrollo tecnológico y los mecanismos de regulación necesarios para revertir los daños ocasionados por las prácticas intensivas (Green *et al.*, 2005) serían insuficientes. La migración de la población rural hacia las ciudades como producto de la industrialización (Perfecto y Vandermeer, 2010) podría agudizar los problemas regionales relacionados con la expansión urbana (Hardoy *et al.*, 2006). La prevalencia de instituciones y políticas productivas y ambientales deficientes, aunadas a los altos niveles de corrupción, favorecerían a los monopolios, las empresas transnacionales, la disolución de los sistemas locales de organización social y la propia expansión de la frontera agrícola (Calle Collado *et al.*, 2013; Kremen, 2015).

La atención del debate se ha centrado en cómo aumentar la productividad agropecuaria y cómo mejorar los mecanismos de conservación de ecosistemas en los países en vías de desarrollo. Sin embargo, es fundamental analizar la influencia de los países desarrollados sobre esta misma problemática, tanto en los países en desarrollo como en los países industrializados. Por ejemplo, si bien el crecimiento de la superficie boscosa ha sido un logro importante en los países desarrollados, esto ha ocurrido a costa de la exportación de problemas hacia otras regiones del mundo (Goulart *et al.*, 2016). Por otro lado, las pautas de consumo, así como las políticas económicas y mercantiles que son esenciales en la producción de bienes y conservación de recursos naturales (Bassett, 2010; Altieri *et al.*, 2012), son impuestas por los países desarrollados. A pesar de ello, los análisis y aún las propuestas para modificarlas han sido limitados.

Considerando una perspectiva histórica, es necesario valorar si los modelos territoriales propuestos desde realidades e intereses externos son adecuados para los países en vías de desarrollo. De hecho, poco se ha mencionado sobre el derecho legítimo de estos países, o de los propios pueblos, para proponer, evaluar y decidir sobre la gestión de su territorio. La disputa entre la separación e integración territorial surgió y se ha desarrollado en gran medida desde el enfoque de los países desarrollados. Históricamente estos países han definido de forma autónoma sus pautas de manejo productivo y de conservación biológica, sin haber sido necesariamente eficaces. Aunque el interés por la conservación biológica a nivel mundial es legítimo, el respeto de la soberanía de cada pueblo para optar por aquello que considera más conveniente para su desarrollo es innegable.

Por ello, la premisa de la soberanía debe anteponerse como base de las regulaciones de uso y manejo territorial. Debido a la complejidad biológica y cultural del mundo subdesarrollado, posiblemente el modelo de separación territorial sea muy poco adecuado para la mayoría de sus escenarios. Si bien el modelo de integración territorial pareciera ser más conveniente para los países subdesarrollados con alta biodiversidad, aún es necesario ponerlo a prueba en los diferen-

tes entornos locales, puesto que no todas las condiciones biofísicas o socioculturales facilitarán su implementación. Como consecuencia, consideramos que sería más provechoso definir modelos contextualizados con base en esquemas participativos que resulten útiles de acuerdo con los objetivos, necesidades y capacidades locales.

## **Paisajes tradicionales... ¿qué estamos olvidando?**

Los sistemas tradicionales son aquellos desarrollados y perfeccionados a través del conocimiento local, indígena y campesino (Altieri, 2001). La producción agrícola no es el único objetivo que persiguen los sistemas tradicionales; representan paisajes multifuncionales en los que se llevan a cabo diferentes actividades culturales, extractivas, de recuperación ambiental y de conservación biológica (González-Cruz *et al.*, 2015). Culturalmente representan formas diversas de estar en el mundo y de interactuar con él (Ulloa, 2015). En términos de manejo, este tipo de sistemas desarrolla el uso de múltiples especies, por lo que se disminuye la presión de aprovechamiento monoespecífica y se incrementa la variedad de recursos disponibles (Altieri, 2001; Toledo, 2005). Asimismo, la compleja dinámica de manejo que los caracteriza favorece la heterogeneidad ambiental, taxonómica y sucesional, de forma que comúnmente propicia la presencia de mayor diversidad biológica que los sistemas naturales aledaños (González-Cruz *et al.*, 2015). Además, brindan autonomía y soberanía alimentaria, propiciando la complementariedad de recursos para el bienestar humano y la preservación de la biodiversidad (Altieri, 2001, 2004).

La prevalencia de este tipo de sistemas es fundamental para el mundo. Su existencia se relaciona estrechamente con la diversidad cultural y biológica característica de muchos países megadiversos, donde son incluso los principales abastecedores de alimentos y materias primas (Boege, 2008). Además, son fuente inagotable de conocimiento pragmático que podría ser adaptado a contextos locales variados (Altieri, 2004). La articulación de todos estos elementos (conocimiento, prácticas, biodiversidad) mediante los procesos culturales que definen una forma particular de estar en el mundo, constituye y mantiene el patrimonio biocultural (Boege, 2008; CEMDA, 2017). A pesar de su importancia, su preservación está en riesgo. Las políticas económicas, sociales y de mercado prevalecientes ponen en clara desventaja a los sistemas tradicionales con respecto a los industrializados, mientras que la expansión misma del desarrollo industrializado pone en riesgo la continuidad de los sistemas tradicionales (Altieri *et al.*, 2012; IPES-FOOD, 2016).

El desplazamiento de sistemas agrícolas, pecuarios y forestales tradicionales por los sistemas industrializados involucran un proceso de erosión de conocimientos y técnicas sumamente valiosos que, a diferencia de los recursos genéticos, no cuentan con bancos o almacenes de resguardo (Benz *et al.*, 2000). Como consecuencia, resulta urgente documentar, inventariar y sistematizar

los sistemas tradicionales para incrementar nuestro entendimiento sobre ellos (von Wehrden *et al.*, 2014), así como impulsar políticas y generar las condiciones socioeconómicas que fomenten su continuidad e innovación, con directrices que favorezcan la sustentabilidad de los sistemas productivos (Brown y Kothari, 2011). Parte importante de las exigencias actuales y futuras relacionadas con la alimentación, el bienestar social y la conservación de la biodiversidad podrían resolverse a través de los sistemas tradicionales, sin recurrir a la implementación de un modelo territorial descontextualizado y controversial, como el de separación territorial.

## La conservación de la biodiversidad, un desafío multifactorial

La conservación biológica es central en el debate entre los modelos de ordenamiento territorial; sin embargo, se ha dedicado una mayor atención a la producción agrícola. La mayor parte de la discusión concerniente a la conservación biológica sólo aborda cuestiones ecológicas relacionadas particularmente con la ecología de paisaje y la biogeografía de islas, lo que hace necesario profundizar en el tema.

El modelo de integración territorial postula que las actividades de conservación pueden realizarse sin excluir la actividad humana, siempre y cuando ésta promueva la conformación de matrices amigables para la biodiversidad (Perfecto y Vandermeer, 2010); mientras que el modelo de separación propone designar sitios de intervención intensiva y sitios de conservación restringidos a la interferencia humana, con base en mecanismos de coerción (Balmford *et al.*, 2012). Este último esquema de conservación emula el sistema de parques nacionales y el de reservas indígenas concebido en Estados Unidos de América, que se popularizó a nivel mundial (West *et al.*, 2006), pero cuya implementación en países tropicales ha originado serias consecuencias y conflictos sociales, afectando tanto a la biodiversidad como a la población local (West *et al.*, 2006; Wolff, 2015).

Los esquemas de conservación excluyentes son prácticos en ausencia de población local que dependa de los ecosistemas como base material de subsistencia, bajo una regulación gubernamental eficiente, o bien cuando las tierras pertenecen al Estado o son privadas. Sin embargo, esto no sucede en la mayoría de los países tropicales, donde los gobiernos suelen tener problemas para vigilar y administrar las áreas naturales protegidas, y donde la población rural, usualmente empobrecida, depende de los recursos naturales para su subsistencia (Wilshusen *et al.*, 2002; Ortega-Álvarez *et al.*, 2017). Además, los sitios altamente biodiversos son propiedad de comunidades rurales e indígenas (CONABIO, 2006); esto no es una coincidencia, pues las comunidades indígenas han sido altamente eficientes en la generación y protección de sitios biológicamente diversos, ricos en especies

de interés para la conservación y claves para la sucesión ecológica (González-Cruz *et al.*, 2015). En gran medida, esto ocurre gracias a un ordenamiento territorial eficaz, un conocimiento preciso del medio y el desarrollo de sistemas socioecológicos multifuncionales sumamente complejos (Boya Busquet, 2008; Casas y Parra, 2016). En estos sistemas, la importancia de las áreas destinadas para la conservación va más allá de la biodiversidad que alojan, pues representan espacios de interés político, cultural, económico, productivo y de regulación social, vitales para el bienestar local (Beltrán Costa *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2011). Por ende, en lugar de desplazar a la población local so pretexto de asegurar la conservación biológica, es necesario fortalecer y fomentar estos esquemas de conservación comunitaria.

Sin duda, es esencial proteger y conservar a las especies que están es riesgo de desaparecer. Sin embargo, hacerlo a través de la restricción del uso y acceso a los espacios naturales es una estrategia simplista y aplicable en pocos lugares del mundo (Stephens, 2015). Dado que el discurso ambientalista puede obedecer a intereses particulares de orden social, mercantil y político (Beltrán Costa *et al.*, 2008), es necesario evaluar detenidamente aquellos modelos conservacionistas previamente a su promoción y ejecución. La legitimidad de las propuestas de conservación debe basarse en las necesidades, beneficios, prácticas, creencias y visiones locales, ya que la imposición de áreas protegidas frecuentemente promueve la injusticia social y repercute negativamente sobre estos mismos espacios (Boya Busquet, 2008). La conservación biológica efectiva depende ampliamente de un conocimiento ecológico preciso, de la inclusión social, del fomento al desarrollo social y de políticas que consideren el contexto económico, cultural y social local (Boya Busquet, 2008; Crespin y García-Villalta, 2014).

## **Restauración ecológica: un gran dilema por resolver**

El tema de la restauración ecológica ha sido poco abordado por el modelo de integración territorial, mas es clave para el de separación (Balmford *et al.*, 2012; Phalan *et al.*, 2014). Sin embargo, su incorporación en el discurso separatista ha sido superficial y fundamentalmente teórica, sin considerar la complejidad y naturaleza práctica distintivas de esta disciplina (SER, 2004), así como las dificultades que enfrenta su implementación en los países en desarrollo. Por ejemplo, los costos económicos requeridos para desarrollarla suelen ser muy altos; el presupuesto para llevarla a cabo es escaso; su representación en la legislación ambiental es pobre, controversial o deficiente; la escala temporal necesaria para la consecución de resultados normalmente es amplia, mientras que las acciones de seguimiento, así como el apoyo administrativo, político y social, suelen ser breves; la cantidad de especialistas y practicantes es precaria; la investigación multidisciplinaria local, fuente y soporte teórico de las actividades de restauración, es insuficiente; y la escala espacial en

la cual se desarrolla es reducida (Carabias *et al.*, 2007; Aronson *et al.*, 2011; Murcia y Guariguata, 2014; Ceccon y Pérez, 2016).

Más allá de las dificultades regionales para llevar a cabo acciones de restauración ecológica, es imprescindible considerar que restaurar sitios supone conflictos prácticos y epistemológicos importantes. Como ejemplo, se puede mencionar que los sistemas en proceso de restauración no suelen seguir las trayectorias de restauración deseadas (Suding *et al.*, 2004), los sistemas de referencia no siempre son evidentes (SER, 2004) y los sistemas perturbados pueden verse inmersos en dinámicas de estados y transiciones, por lo que es necesaria la implementación de costosas y complicadas acciones de restauración (Suding *et al.*, 2004). Finalmente, el modelo de separación territorial ignora y suprime uno de los factores de mayor relevancia para la restauración ecológica: la participación social (Ceccon y Pérez, 2016). Antes que elucidar los medios necesarios para lograr restaurar los sistemas degradados, es prioritario invertir en la modificación de las actividades productivas para minimizar su impacto negativo sobre la sociedad y el ambiente.

### **Con los pies en la tierra: el caso mexicano**

La aplicabilidad de los modelos de integración y separación requiere de la reflexión e investigación tomando como base territorios concretos y sus condiciones. En México, la alta diversidad biológica y cultural deriva, en parte, de su compleja historia sociocultural y de la enorme heterogeneidad de sus condiciones ambientales. El reparto agrario en la etapa postrevolucionaria dio lugar a que más de la mitad del territorio esté bajo esquemas de control colectivo, a través de ejidos y comunidades agrarias. Actualmente en el país existe una gran diversidad de estrategias productivas que van desde sistemas agroindustriales altamente intensivos, orientados hacia la exportación, hasta sistemas campesinos de subsistencia con formas tradicionales de producción (Anta-Fonseca y Carabias, 2009; CEMDA, 2017). Entre estos polos, existe un abanico de sistemas que combinan diversos usos de técnicas tradicionales y diferentes grados de intensificación, dada la variación en las condiciones ambientales que permiten o no la intensificación, aunado esto al desarrollo histórico de las políticas públicas.

Los sistemas intensivos fueron incentivados desde la década de 1960 con los paquetes tecnológicos de la Revolución Verde y también, recientemente, se les impulsó con el fin de aumentar la capacidad competitiva con miras a la liberalización económica demandada por el Tratado de Libre Comercio de América del Norte. Simultáneamente, se dio un retiro abrupto del apoyo del Estado a la economía campesina de pequeña y mediana escala, dificultando enormemente su sobrevivencia, lo que ha favorecido la migración, particularmente la internacional. La economía campesina y los



sistemas tradicionales persisten en amplias regiones del país, aunque bajo condiciones de producción y comercialización sumamente adversas (Garduño, 2002; Quintana, 2007; Steffen y Tarrío, 2010).

Por su parte, el sector ambiental ha impulsado el aumento creciente de las áreas naturales protegidas del país, particularmente desde la década de 1990, como producto de compromisos internacionales (Bezaury-Creel y Gutiérrez, 2009). Ambos procesos —favorecer la intensificación productiva y conservar áreas extensas— parecerían responder a la lógica del modelo de separación. No obstante, la realidad es más compleja, pues las áreas protegidas están habitadas y, paulatinamente, se han ido favoreciendo categorías de manejo que permiten la producción sustentable en ciertas zonas. Además, se han impulsado diversas herramientas de conservación al interior de los núcleos agrarios, como los Programas de Pago por Servicios Ambientales, las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación, o las Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre. Todas estas herramientas han derivado en la formación de áreas conservadas de tamaño reducido, pero que en conjunto suman superficies considerables bajo algún esquema de conservación.

La evolución de las políticas públicas agrícolas y ambientales, y su interacción con la gran diversidad de contextos socioambientales, ha dado lugar a paisajes que, en los hechos, conforman mosaicos de conservación y diversas formas de uso de los recursos naturales y de intensificación productiva. En estos mosaicos, comunidades y organizaciones han logrado desarrollar estrategias de manejo adecuadas bajo esquemas tradicionales, así como iniciativas de reconversión tanto en términos productivos como de conservación, como los sistemas milperos de la zona maya de Yucatán, entre otras regiones del país, o los sistemas cafetaleros diversificados desarrollados en la Sierra Norte de Puebla, en alrededor de 410 cooperativas locales socias de la Unión de Cooperativas Tosepan Titataniske. Muchas de estas iniciativas se construyeron desde las propias comunidades, acompañadas por asesores académicos o de organizaciones civiles. Algunas de ellas también han logrado insertarse exitosamente en el mercado a través de alguno de sus múltiples productos, como el café orgánico o la miel (Toledo *et al.*, 2008; Toledo y Espejel, 2014; CEMDA, 2017).

Dada esta enorme diversidad y complejidad a lo largo y ancho del país, resulta más útil pensar en desarrollar esquemas de manejo específico que, por un lado, impulsen la continuidad, expansión y mejora de los sistemas tradicionales y su articulación exitosa con el mercado, y por otro lado, que favorezcan mecanismos para que los sistemas intensivos tengan un menor impacto, particularmente en zonas en las que las condiciones ambientales no permiten la producción sin cierto grado de intensificación. Hay sitios en los que ciertos perfiles productivos son viables y otros en los que no lo son. Por esta razón, resulta fundamental el trabajo conjunto de las instituciones gubernamentales, organizaciones no gubernamentales, académicos y productores en la construcción de lineamientos de manejo altamente contextualizados que permitan la conservación y la producción.

## Más allá de la productividad y la conservación: pautas de manejo contextualizadas e incluyentes para la sustentabilidad

El mejoramiento de las prácticas productivas para beneficio de la humanidad, sin dejar de lado la preservación de la biodiversidad, no es de interés único para la agricultura, por lo que es necesario trasladar el debate más allá del ámbito de la producción agrícola. De hecho, la polémica entre separación e integración territorial ha sido recientemente incorporada en argumentos relacionados con el manejo forestal (Griscom y Goodman, 2015), la pesca (Wolff, 2015) y la urbanización (Lin y Fuller, 2013; Stott *et al.*, 2015).

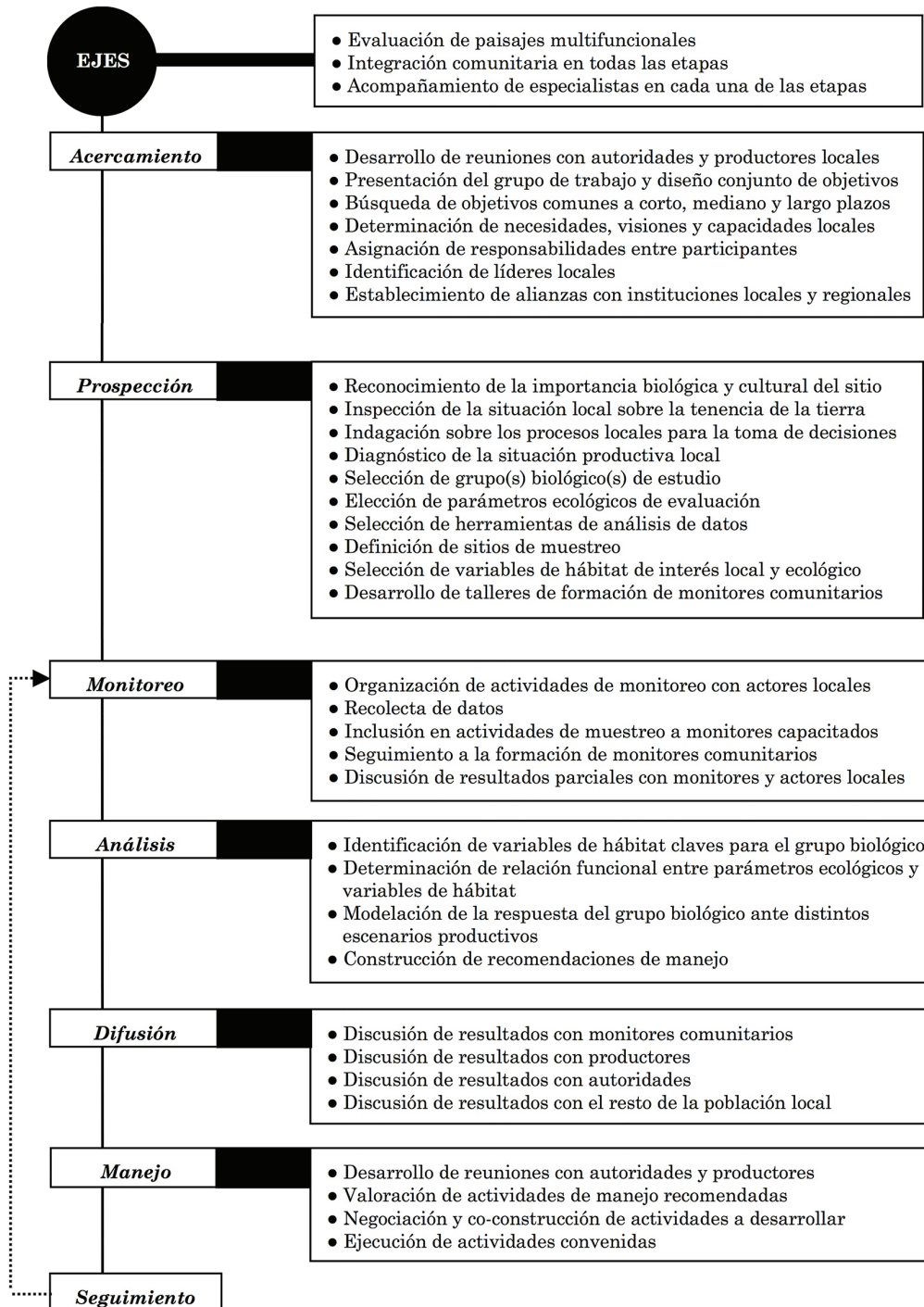
Los lineamientos de producción y manejo resultan fundamentales para desarrollar sistemas productivos que consideren el desarrollo social y la conservación de la biodiversidad. No obstante, su disponibilidad es escasa en países tropicales y en vías de desarrollo (European Union, 2011; United Nations, 2016). Si bien existen certificaciones productivas que pretenden fomentar el desarrollo sustentable, su eficacia es incierta, sus mecanismos de evaluación son inadecuados, su impacto local es mínimo y no reparan en las necesidades y visiones de los productores (van Kooten *et al.*, 2005; Vandergeest, 2007; Milder *et al.*, 2015).

Ante esta grave situación, resulta crítico desarrollar lineamientos de manejo de actividades productivas con bases metodológicas sólidas, ajustados a los contextos socioecológicos locales y que incluyan a los productores locales (Vandergeest, 2007; Ortega-Álvarez *et al.*, 2018). Los argumentos esgrimidos a lo largo de este trabajo sugieren que, en el contexto de países en desarrollo y con gran diversidad biológica y cultural, altamente heterogéneos, el modelo de integración ofrece múltiples ventajas. Sin embargo, el modelo debe ajustarse a las condiciones reales en las que se dan los procesos productivos, lo que probablemente llevará a la producción de modelos híbridos, en distintos grados, que conjunten elementos de la producción tradicional y la intensificación en paisajes multifuncionales.

Con base en la experiencia obtenida a través del trabajo con comunidades rurales e indígenas en México, en la Caja 1 se propone un esquema diseñado para impulsar la elaboración, en conjunto con las comunidades involucradas, de pautas de manejo de sistemas productivos desde una perspectiva ecológica, con énfasis en contextos comunitarios y paisajes multifuncionales. Por medio de este esquema buscamos ofrecer una alternativa a la dicotomía entre los modelos de separación e integración territorial, para permitir la construcción de lineamientos adecuados a cada contexto y encontrar así nuevos mecanismos para mejorar las prácticas productivas y conservar la biodiversidad. Aunque la información proporcionada en el esquema puede servir como una guía útil, su adecuación previa al contexto local es fundamental para su implementación.



## Caja 1. Esquema para la elaboración de pautas de manejo de sistemas productivos a través de la participación comunitaria desde una perspectiva ecológica



Tres ejes soportan el desarrollo del esquema, mismos que deberán ser considerados en todas sus etapas: su inserción en paisajes multifuncionales, la integración comunitaria y el acompañamiento de especialistas. La etapa de “Acercamiento” es crítica, pues sienta las bases sociales que sustentarán el desarrollo de pautas de manejo. Por su parte, durante la etapa de “Prospección” lo que se busca es definir el desarrollo de las evaluaciones ecológicas, para lo cual es deseable que la selección del grupo biológico a evaluar se realice considerando su facilidad de muestreo, su importancia ecológica y su relevancia cultural. La selección de variables de hábitat debe sujetarse al contexto local, de tal forma que se consideren aquellas características relevantes para las prácticas productivas analizadas, su factibilidad de manejo comunitario, su relevancia social y su importancia ecológica. La etapa de “Monitoreo” incluye la recopilación de datos.

La etapa de “Análisis” contempla la identificación de las variables que determinan los parámetros ecológicos evaluados. La modelación de la respuesta de los grupos biológicos ante distintos escenarios productivos representa una herramienta tangible y útil para la toma de decisiones. Se recomienda revisar los trabajos de Yoccoz *et al.* (2001), Stevens y Olsen (2004), Ortega-Álvarez *et al.* (2015) y Ortega-Álvarez *et al.* (2018), para profundizar en los puntos de las etapas de “Prospección”, “Monitoreo” y “Análisis”. La etapa de “Difusión” es importante no sólo para discutir localmente los resultados de las etapas anteriores, sino también para facilitar la colaboración y construcción conjunta de las pautas de manejo y promover la continuidad de los proyectos.

La comunicación de los resultados deberá ser concisa, clara, breve y adaptada al lenguaje local. La etapa de “Manejo” depende en mayor medida de los actores comunitarios, quienes podrán consensuar la pertinencia de modificar las actividades productivas, no sólo considerando la evidencia ecológica obtenida a través de las etapas de “Monitoreo” y “Análisis”, sino también su impacto social, productivo y económico. La etapa de “Seguimiento” incluye la evaluación de los resultados obtenidos tras la implementación de las pautas de manejo acordadas por las comunidades. A partir de esta etapa, se retoma el esquema desde la fase de “Monitoreo”, con la finalidad de identificar las oportunidades de optimización de las pautas de manejo aplicadas. El esquema busca así la instauración de un manejo adaptativo donde la participación comunitaria es siempre clave.

La viabilidad de estas pautas depende fuertemente de que los lineamientos de manejo de los sistemas productivos se construyan desde el interior de las comunidades y se tomen como base las necesidades, visiones y capacidades de los productores locales (Vandergeest, 2007; Casas *et al.*, 2017), de lo contrario, la modificación de las prácticas de producción será inviable, a pesar de la posible existencia de beneficios económicos, ambientales o productivos (Matson y Vitousek, 2006). Es necesario que la integración comunitaria sea activa, propiciando su participación en todas las etapas del proceso de definición de los lineamientos. Esto no sólo facilitará la aplicación futura de

las propuestas de manejo, sino que incentivará el entendimiento, el fortalecimiento y la optimización productiva de los sistemas tradicionales. No obstante, también es primordial reconocer que la producción va más allá del contexto comunitario. Por ello, hay que considerar los factores de naturaleza múltiple que influyen sobre las actividades productivas para poder elaborar lineamientos realistas de manejo.

## Reflexiones finales

La problemática socioambiental actual impone un gran reto al quehacer científico. Su complejidad hace necesaria la búsqueda de soluciones integrales, transdisciplinarias y novedosas. La dicotomía absoluta entre los modelos de separación e integración territorial resulta insuficiente para abordar el conflicto entre producir y conservar, mientras que la generación de políticas basadas en modelos simplistas resulta peligrosa. El modelo de separación territorial resulta controversial desde múltiples aristas y resulta poco adecuado para la mayoría de las situaciones que prevalecen en los países en desarrollo. Si bien la implementación del modelo de integración territorial podría resultar conveniente para estos países, su contextualización local aún es necesaria, dado que no todas las condiciones biofísicas y socioculturales promoverán su éxito. Debe tenerse en cuenta que los objetivos principales para el manejo de los sistemas productivos son hacer efectiva y redituable la productividad, sin poner en riesgo la conservación de la biodiversidad y el bienestar del ser humano; sin embargo, aún son pocas las alternativas ofrecidas para alcanzar estos objetivos y dejar atrás el debate entre separación e integración territorial (Fischer *et al.*, 2014). El esquema participativo para desarrollar pautas de manejo de sistemas productivos expuesto en este trabajo podría contribuir a la búsqueda de nuevos mecanismos para mejorar las prácticas productivas.

En las últimas décadas se ha propiciado el nacimiento de disciplinas híbridas para afrontar retos complejos (Toledo *et al.*, 2002; Casas *et al.*, 2016). La inclusión activa del conocimiento tradicional y de la participación social en todas las etapas del quehacer científico, desde la conformación de las preguntas de investigación hasta la implementación de los resultados obtenidos, podría resultar en una ciencia con mayor aplicabilidad, más justa, integral y capaz de generar soluciones viables a conflictos socioambientales. La búsqueda de estrategias y tecnologías para afrontar la problemática en materia productiva también podría verse beneficiada. Mucho puede aportar la ciencia para mejorar los procesos productivos y fomentar la conservación biológica, pero más aún puede contribuir la coproducción de conocimiento entre ciencia y conocimiento tradicional, incorporando a las comunidades indígenas, rurales y la sociedad en general.

La conformación de una base de conocimientos generalizables ha sido una de las características más distintivas de la ciencia occidental. Sin embargo, resulta deseable desarrollar conocimiento particular aplicable en contextos específicos, dada la heterogeneidad social y natural del mundo. Los países tropicales, megadiversos y en vías de desarrollo suelen poseer los elementos necesarios (e.g., conocimiento tradicional, recursos naturales, sistemas tradicionales) para guiar su propio desarrollo —en sinergia con el conocimiento científico— y encarar las problemáticas que los aquejan. Sin embargo, es imprescindible reconocer este potencial, protegerlo, fomentarlo y buscar integrarlo a los paradigmas de desarrollo contemporáneos.

## Agradecimientos

Nuestra más sincera gratitud a las comunidades que participan en el Programa de Monitoreo Comunitario de Aves de la CONABIO; a la UZACHI y a sus comunidades asociadas; a Dulce Paz, Esteban Berrones, Israel Medina, Laura Jiménez, Rafael Calderón, Leonel Valdez, Leonel Bautista, tío Toño, María del Coro Arizmendi, Jaime Zúñiga Vega y Viviana Ruíz Gutiérrez, por las reflexiones que han propiciado en torno al tema. A Katherine Renton y Verónica Farías, por sus comentarios que mejoraron la calidad del presente manuscrito. Al apoyo otorgado por Rubén Ortega Gaytán, Patricia Álvarez, Daniel Ocaña e Israel Solano Zavaleta. Agradecemos también a la CONABIO (proyecto Sistemas Productivos Sostenibles y Biodiversidad, SPSB) y a la Rufford Foundation por la asistencia brindada al proyecto asociado a este escrito; y al CONACYT por la beca No. 327503 otorgada a Rubén Ortega-Álvarez por ser estudiante del Doctorado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

## Referencias

- Altieri, Miguel (2001). “Biotecnología Agrícola: Mitos, Riesgos Ambientales y Alternativas”. *Biotecnología, Biopiratería* (21), pp. 15-59.
- Altieri, Miguel (2004). “Linking Ecologists and Traditional Farmers in the Search for Sustainable Agriculture”. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(1), pp. 35-42.
- Altieri, Miguel; Funes-Monzote, Fernando R., y Petersen, Paulo (2012). “Agroecologically Efficient Agricultural Systems for Smallholder Farmers: Contributions to Food Sovereignty”. *Agroecology for Sustainable Development* (32), pp. 1-13.
- Anta-Fonseca, Salvador y Carabias, Julia (2009). “Consecuencias de las políticas públicas en el uso de los ecosistemas y la biodiversidad”. En Julia Carabias, Alejandro Mohar, Salvador Anta y Javier de la Maza, *Capital Natural de México, Volúmen III. Políticas públicas y perspectivas de sustentabilidad*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 87-153.

- Aronson, James; Brancalion, Pedro H.S.; Durigan, Giselda; Rodrigues, Ricardo; Engel, Vera L.; Tabarelli, Marcelo; Torezan, José M. D.; Gandolfi, Sergius; de Melo, Antônio C. G.; Kageyama, Paulo Y.; Marques, Márcia C. M.; Nave, André G.; Martins, Sebastião V.; Gandara, Flávio B.; Reis, Ademir; Barbosa, Luiz M. y Fabio R. Scarano (2011). "What Role Should Government Regulation Play in Ecological Restoration? Ongoing Debate in São Paulo State, Brazil". *Restoration Ecology*, 19(6), pp. 690-695.
- Balmford, Andrew; Green, Rhys E. y Scharlemann, Jörn P. W. (2005). "Sparing Land for Nature: Exploring the Potential Impact of Changes in Agricultural Yield on the Area Needed for Crop Production". *Global Change Biology*, 11(10), pp. 1594-1605.
- Balmford, Andrew; Green, Rhys, y Phalan, Ben (2012). "What Conservationists Need to Know about Farming". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (279), pp. 2714-2724.
- Bassett, Thomas J. (2010). "Reducing Hunger Vulnerability through Sustainable Development". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(13), pp. 5697-5698.
- Beltrán Costa, Oriol; Pascual Fernández, José J. y Vaccaro, Ismael (2008). "Espacios protegidos, política y cultura". En Oriol Beltrán Costa, José J. Pascual Fernández e Ismael Vaccaro, *Patrimonialización de la naturaleza. El marco social de las políticas ambientales. Serie, XI Congreso de Antropología de La FAAEE*. Donostia, España: Ankulegi Antropologia Elkartea, pp. 11-22.
- Bennett, Elena M. (2017). "Changing the Agriculture and Environment Conversation". *Nature Ecology and Evolution*, 1 (January), pp. 1-2.
- Benz, Bruce; Cevallos, Judith; Santana, Francisco; Rosales, Jesús, y Graf, S. (2000). "Losing Knowledge about Plant Use in the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve, Mexico". *Economic Botany*, 54(2), pp. 183-191.
- Bezaury-Creel, Juan y David Gutiérrez (2009). "Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México". En Rodolfo Dirzo, Renée González e Ignacio March, *Capital Natural de México, Volumen II. Estado de conservación y tendencias de cambio*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 385-431.
- Boege, Eckart (2008). *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México*. Distrito Federal, México: Instituto Nacional de Antropología e Historia, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas.
- Borlaug, Norman (2007). "Feeding a Hungry World". *Science*, 318, pp. 359.
- Boya Busquet, Mirela (2008). "¿Integrar conservación y desarrollo? Usos y representaciones sociales de la naturaleza en el Parque Natural Obô de Sao Tomé y Príncipe". En Oriol Beltrán, José J. Pascual e Ismael Vaccaro, *Patrimonialización de la naturaleza. El marco social de las políticas ambientales. Serie, XI Congreso de Antropología de La FAAEE*. Donostia, España: Donostia, Ankulegi Antropologia Elkartea, pp. 97-113.
- Brown, Jessica y Kothari, Ashish (2011). "Traditional Agricultural Landscapes and Community Conserved Areas: An Overview". *Management of Environmental Quality: An International Journal*, 22(2), pp. 139-153.



- Calle Collado, Ángel; Gallar, David y Candón, José (2013). “Agroecología Política: La Transición Social Hacia Sistemas Agroalimentarios Sustentables”. *Revista de Economía Crítica*, 16, pp. 244-277.
- Carabias, Julia; Arriaga, Vicente, y Cervantes Gutiérrez, Virginia (2007). “Las Políticas Públicas de la Restauración Ambiental en México: Limitantes, Avances, Rezagos y Retos”. *Boletín de La Sociedad Botánica de México* (89), pp. 85-100.
- Casas, Alejandro y Parra, Fabiola (2016). “Manejo de recursos naturales y ecosistemas. Manejo sustentable de recursos genéticos”. En Alejandro Casas, Juan Torres-Guevara y Fabiola Parra, *Domesticación en el Continente Americano. Volumen 1. Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo*. México: UNAM-UNALM, pp. 24-49.
- Casas, Alejandro; Parra, Fabiola; Blancas, José; Rangel-Landa, Selene; Vallejo, Mariana; Figueroa, Carmen Julia y Moreno Calles, Ana Isabel (2016). “Origen de la domesticación y la agricultura: cómo y por qué”. En Alejandro Casas, Juan Torres-Guevara y Fabiola Parra, *Domesticación en el Continente Americano. Volumen 1. Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo*, México: UNAM-UNALM, pp. 189-224.
- Casas, Alejandro; Torres, Ignacio; Delgado-Lemus, América; Rangel-Landa, Selene; Ilsley, Catarina; Torres-Guevara, Juan; Cruz, Aldo; Parra, Fabiola; Moreno-Calles, Ana Isabel; Camou, Andrés; Castillo, Alicia; Ayala-Orozco, Bárbara; Blancas, José J.; Vallejo, Mariana; Solis, Leonor; Bullen, Atenea; Ortiz, Tamara y Berenice Farfán (2017). “Ciencia para la Sustentabilidad: Investigación, Educación y Procesos Participativos”. *Revista Mexicana de Biodiversidad* [doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.003].
- Casas, Alejandro; Viveros, Juan Luis, y Caballero, Javier (1994). *Etnobotánica mixteca*. México: INI, CONACULTA.
- Ceccon, Eliane (2008). “La Revolución Verde: Tragedia En Dos Actos”. *Ciencias*, 1(91), pp. 21-29.
- Ceccon, Eliane y Pérez, Daniel (2016). *Más allá de la ecología de la restauración: Perspectivas sociales en América Latina y el Caribe*. Buenos Aires: Vazquez Mazzini Editores.
- CEMDA [Centro Mexicano de Derecho ambiental] (2017). *Derechos Humanos y Patrimonio Biocultural. El Sistema Milpa como cimiento de una política de Estado cultural y ambientalmente sustentable*. México: Centro Mexicano de Derecho Ambiental, A.C. Recuperado de [http://www.cemda.org.mx/wp-content/uploads/2018/05/Informe-Milpa\\_4.pdf](http://www.cemda.org.mx/wp-content/uploads/2018/05/Informe-Milpa_4.pdf)
- Chandler, Richard; King, David; Raudales, Raul; Trubey, Richard; Chandler, Carlin, y Arce Chávez, Víctor (2013). “A Small-Scale Land-Sparing Approach to Conserving Biological Diversity in Tropical Agricultural Landscapes”. *Conservation Biology*, 27(4), pp. 785-795.
- Chapell, M. Jahi; Wittman, Hannah; Bacon, Christopher; Ferguson, Bruce; García Barrios, Luis; García Barrios, Raúl; Jaffee, Daniel; Lima, Jefferson; Méndez, Ernesto; Morales, Helda; Soto-Pinto, Lorena; Vandermeer, John, y Perfecto, Ivette (2013). “Food Sovereignty: an Alternative Paradigm for Poverty Reduction and Biodiversity Conservation”. *F1000Research* (2) [doi:10.12688/f1000research.2-235.v1].

- Charry, Clara Inés y Contreras-Ibáñez, Carlos (2015). *Capital social: Enfoques alternativos*. Madrid, España: Universidad Autónoma Metropolitana/Anthropos.
- Chazdon, Robin; Harvey, Celia; Komar, Oliver; Griffith, Daniel; Ferguson, Bruce; Martínez-Ramos, Miguel; Morales, Helda; Nigh, Ronald; Soto-Pinto, Lorena; van Breugel, Michiel, y Philpott, Stacy (2009). "Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-Modified Tropical Landscapes". *Biotropica*, 41(2), pp. 142-153.
- Cohn, Avery; Bowman, Maria; Zilberman, David, y O'Neill, Kate (2011). *The Viability of Cattle Ranching Intensification in Brazil as a Strategy to Spare Land and Mitigate Greenhouse Gas Emissions*. Copenhagen, Denmark: CCAFS Working Paper no. 11. CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS).
- CONABIO (2006). *Capital natural y bienestar social*. CONABIO. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Crespin, Silvio J. y García-Villalta, Jorge (2014). "Integration of Land-Sharing and Land-Sparing Conservation Strategies through Regional Networking: The Mesoamerican Biological Corridor as a Lifeline for Carnivores in El Salvador". *Ambio*, 43, pp. 820-824.
- Damián, Miguel Ángel y Ramírez, Benito (2008). "Dependencia científica y tecnologías campesinas. El caso de los productores de maíz del estado de Tlaxcala". *Economía y Sociedad*, 21, pp. 59-76.
- Edwards, David; Gilroy, James; Thomas, Gavin; Medina Uribe, Claudia A., y Haugaasen, Torbjørn (2015). "Land-Sparing Agriculture Best Protects Avian Phylogenetic Diversity". *Current Biology* (25), pp. 2384-2391.
- Ekroos, Johan; Ödman, Anja; Andersson, Georg; Birkhofer, Klaus; Herbertsson, Lina; Klatt, Björn K.; Olsson, Ola; Olsson, Pål Axel; Persson, Anna S.; Prentice, Honor C.; Rundlöf, Maj y Smith, Henrik G. (2016). "Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales". *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3 (January), pp. 1-11.
- European Union (2011). *Sustainable Food Consumption and Production in a Resource-Constrained World - The 3rd SCAR Foresight Exercise*. Luxembourg: European Union.
- FAO (2014). *Family Farmers: Feeding the World, Caring for the Earth*. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- FAO (2016). *El estado mundial de la agricultura y la alimentación*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
- Fischer, Joern; Batáry, Péter; Bawa, Kamaljit; Brussaard, Lijbert; Chappell, M. Jahi; Clough, Yann; Daily, Gretchen C.; Dorrough, Josh; Hartel, Tibor; Jackson, Louise E.; Klein, Alexandra M.; Kremen, Claire; Kuemmerle, Tobias; Lindenmayer, David B.; Mooney, Harold A.; Perfecto, Ivette; Philpott, Stacy M.; Tscharncke, Teja; Vandermeer, John; Wanger, Thomas Cherico y Von Wehrden, Henrik (2011). "Conservation: Limits of Land Sparing". *Science*, 334, pp. 593.
- Fischer, Joern; Abson, David J.; Butsic, Van; Chappell, M. Jahi; Ekroos, Johan; Hanspach, Jan; Kuemmerle, Tobias; Smith, Henrik G. y von Wehrden, Henrik (2014). "Land Sparing versus Land Sharing: Moving Forward". *Conservation Letters*, 7(3), pp. 149-157.

- Fischer, Joern; Brosi, Berry; Daily, Gretchen C.; Ehrlich, Paul R.; Goldman, Rebecca; Goldstein, Joshua; Lindenmayer, David B.; Manning, Adrian D.; Mooney, Harold A.; Pejchar, Liba; Ranganathan, Jai y Tallis, Heather (2008). "Should Agricultural Policies Encourage Land Sparing or Wildlife-Friendly Farming?". *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), pp. 380-385.
- Galeano, Eduardo (1972). *Las venas abiertas de América Latina*. México: Siglo XXI.
- García, Fernando (2008). "Los Retos del Pluralismo Jurídico". *Íconos: Revista de Ciencias Sociales*, 12(2), pp. 11-13.
- Garduño, Roberto (2002). "El aparato de apoyo al campo, desmantelado por tres gobiernos", en *La Jornada*, 26 de diciembre de 2002. Recuperado de <http://www.jornada.unam.mx/2002/12/26/003n1pol.php?printver=0> . Consultado el 11 de julio de 2018.
- Garnett, Tara; Appleby, M. C.; Balmford, Andrew; Bateman, Ian J.; Benton, Tim G.; Bloomer, P.; Burlingame, Barbara; Dawkins, Marian; Dolan, Liam; Fraser, D.; Herrero, Mario; Hoffmann, Irene; Smith, P.; Thornton, Philip K.; Toulmin, Camilla; Vermeulen, Sonja J. y Godfray, H. C. J. (2013). "Sustainable Intensification in Agriculture: Premises and Policies". *Science*, 341(6141), pp. 33-34.
- González-Cruz, Gabriela; García-Frapolli, Eduardo; Casas, Alejandro, y Dupuy, Juan Manuel (2015). "Responding to Disturbances: Lessons from a Mayan Social-Ecological System". *International Journal of the Commons*, 9(2), pp. 831-850.
- Goulart, Fernando F.; Carvalho-Ribeiro, Sonia y Soares-Filho, Britaldo (2016). "Farming-Biodiversity Segregation or Integration? Revisiting Land Sparing versus Land Sharing Debate". *Journal of Environmental Protection*, 7, pp. 1016-1032.
- Graeub, Benjamin E.; Chappell, M. Jahi; Wittman, Hannah; Ledermann, Samuel; Bezner Kerr, Rachel y Gemmill-Herren, Barbara (2016). "The State of Family Farms in the World". *World Development*, 87, pp. 1-15.
- Grau, Ricardo; Kuemmerle, Tobias, y Macchi, Leandro (2013). "Beyond 'Land Sparing versus Land Sharing': Environmental Heterogeneity, Globalization and the Balance between Agricultural Production and Nature Conservation". *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, pp. 477-483.
- Green, Rhys E.; Cornell, Stephen J.; Scharlemann, Jörn P. W., y Balmford, Andrew (2005). "Farming and the Fate of Wild Nature". *Science*, 307, pp. 550-555.
- Griscom, B. W. y Goodman, R. C. (2015). "Reframing the Sharing vs Sparing Debate for Tropical Forestry Landscapes". *Journal of Tropical Forest Science*, 27(2), pp. 145-147.
- Habel, Jan Christian; Teucher, Mike; Hornetz, Berthold; Jaetzold, Ralph; Kimatu, Josphert N.; Kasili, Sichangi; Mairura, Zachariah; Mulwa, Ronald K.; Eggermont, Hilde; Weisser, Wolfgang W. y Lens, Luc (2015). "Real-World Complexity of Food Security and Biodiversity Conservation". *Biodiversity and Conservation*, 24(6), pp. 1531-1539.
- Hardoy, Jorge E.; Mitlin, Diana, y Satterthwaite, David (2006). *Environmental Problems in an Urbanizing World. Finding Solutions for Cities in Africa, Asia and Latin America*. Washington, DC: Earthscan Publications Ltd.



- Harvey, Celia; Komar, Oliver; Chazdon, Robin; Ferguson, Bruce; Finegan, Bryan; Griffith, Daniel; Martínez-Ramos, Miguel; Morales, Helda; Nigh, Ronald; Soto-Pinto, Lorena; van Breugel, Michiel, y Wishnie, Mark (2008). "Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot". *Conservation Biology*, 22(1), pp. 8-15.
- Hecht, Susana (1999). "La evolución del pensamiento agroecológico". En Miguel A. Altieri, *Agroecología. Bases científicas para una agricultura sustentable*. Montevideo: Nordan Comunidad, pp. 15-30.
- Herzog, F. y Schüepp, C. (2013). "Are Land Sparing and Land Sharing Real Alternatives for European Agricultural Landscapes?". *Aspects of Applied Biology*, 121, pp. 109-116.
- Hirsch, Paul D.; Adams, William M.; Brosius, J. Peter; Zia, Asim; Bariola, Nino, y Dammert, Juan Luis (2011). "Acknowledging Conservation Trade-Offs and Embracing Complexity". *Conservation Biology*, 25(2), pp. 259-264.
- IPES-FOOD (2016). *From Uniformity to Diversity: A Paradigm Shift from Industrial Agriculture to Diversified Agroecological Systems*. International Panel of Experts on Sustainable Food Systems.
- Jain, H. K. (2010). *The Green Revolution: History, Impact, and Future*. Houston, USA: Studium Press LLC.
- Klooster, Daniel James (2002). "Toward Adaptive Community Forest Management: Integrating Local Forest Knowledge with Scientific Forestry". *Economic Geography*, 78(1), pp. 43-70.
- Kremen, Claire (2015). "Reframing the Land-Sparing/Land-Sharing Debate for Biodiversity Conservation". *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355(1), pp. 52-76.
- Kymlicka, Will (2012). *Multiculturalism: Success, Failure, and the Future*. Washington, DC: Transatlantic Council on Migration, Migration Policy Institute.
- Larson, Anne M. y Soto, Fernanda (2008). "Decentralization of Natural Resource Governance Regimes". *Annual Review of Environment and Resources*, 33(1), pp. 213-239.
- Law, Elizabeth A. y Wilson, Kerrie A. (2015). "Providing Context for the Land-Sharing and Land-Sparing Debate". *Conservation Letters*, 8(6), pp. 404-413.
- Lee, Eddy y Vivarelli, Marco (2006). "The Social Impact of Globalization in the Developing Countries". *International Labour Review*, 145(3), pp. 167-184.
- Lemos, Maria Carmen y Agrawal, Arun (2006). "Environmental Governance". *Annual Review of Environment and Resources*, 31, pp. 297-325.
- Lin, Brenda B. y Fuller, Richard A. (2013). "Sharing or Sparing? How Should We Grow the World's Cities?". *Journal of Applied Ecology*, 50, pp. 1161-1168.
- Little, Peter (1994). "The Link between Local Participation and Improved Conservation: A Review Of Issues And Experiences". En D. Western, R. M. Wright y S. C. Strum, *Natural Connections. Perspectives in Community-Based Conservation*. Washington, DC: Island Press, pp. 347-372.

- Martin, Gary J.; Camacho Benavides, Claudia I.; del Campo García, Carlos A.; Anta Fonseca, Salvador; Chapela, Francisco y González Ortíz, Marco Antonio (2011). "Indigenous and Community Conserved Areas in Oaxaca, Mexico". *Management of Environmental Quality: An International Journal*, 22(2), pp. 250-266.
- Matson, Pamela A., Parton, W., Power, A., y Swift, M. (1997). "Agricultural intensification and ecosystem properties". *Science*, 277, pp. 504-509.
- Matson, Pamela A. y Vitousek, Peter M. (2006). "Agricultural Intensification: Will Land Spared from Farming Be Land Spared for Nature?". *Conservation Biology*, 20(3), pp. 709-710.
- Mattison, Elizabeth H. A. y Norris, Ken (2005). "Bridging the Gaps between Agricultural Policy, Land-Use and Biodiversity". *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11), pp. 610-616.
- Mazzotti Pabello, Giovanna (2011). *Indicadores de capital social: Organizaciones y desarrollo comunitario en México*. Xalapa, México: Universidad Veracruzana.
- Merino, Leticia y Martínez, Ana Eugenia (2014). *A vuelo de pájaro. Las condiciones de las comunidades con bosques templados en México*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Milder, Jeffrey C.; Arbutnot, Margaret; Blackman, Allen; Brooks, Sharon E.; Giovannucci, Daniele; Gross, Lee; Kennedy, Elizabeth T.; Komives, Kristin; Lambin, Eric F.; Lee, Audrey; Meyer, Daniel; Newton, Peter; Phalan, Ben; Schroth, Götz; Semroc, Bambi; van Rikxoort, Henk y Zrust, Michal (2015). "An Agenda for Assessing and Improving Conservation Impacts of Sustainability Standards in Tropical Agriculture". *Conservation Biology*, 29(2), pp. 309-320.
- Murcia, Carolina y Guariguata, Manuel (2014). *La restauración ecológica en Colombia: Tendencias, necesidades y oportunidades*. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Ortega-Álvarez, Rubén; Sánchez-González, Luis A., y Berlanga, Humberto (2015). *Plumas de multitudes: Integración comunitaria en el estudio y monitoreo de aves en México*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Ortega-Álvarez, Rubén; Sánchez-González, Luis A.; Valera-Bermejo, Adriana y Berlanga-García, Humberto (2017). "Community-Based Monitoring and Protected Areas: Towards an inclusive model". *Sustainable Development*, 25(3), pp. 200-212.
- Ortega-Álvarez, Rubén; Zúñiga-Vega, J. Jaime; Ruiz-Gutiérrez, Viviana; Berrones Benítez, Estéban; Medina Mena, Israel, y Ramírez Felipe, Francisco (2018). "Improving the Sustainability of Working Landscapes in Latin America: An Application of Community-Based Monitoring Data on Bird Populations to Inform Management Guidelines". *Forest Ecology and Management*, 409, pp. 56-66.
- Perfecto, Ivette y Vandermeer, John (2010). "The Agroecological Matrix as Alternative to the Land-Sparing/Agriculture Intensification Model". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(13), pp. 5786-5791.
- Perfecto, Ivette y Vandermeer, John (2012). "Separación o Integración para la Conservación de Biodiversidad: La Ideología detrás del Debate 'Land-Sharing' frente a 'Land-Sparing'". *Ecossistemas*, 21(1-2), pp. 180-191.

- Pimentel, David (1996). "Green Revolution Agriculture And Chemical Hazards". *The Science of the Total Environment*, 188, pp. 86-98.
- Phalan, Ben; Onial, Malvika; Balmford, Andrew y Green, Rhys (2011a). "Response to Fisher *et al.* - Conservation: Limits of Land Sparing". *Science*, 334, pp. 594-595.
- Phalan, Ben; Onial, Malvika; Balmford, Andrew, y Green, Rhys (2011b). "Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared". *Science*, 333(6047), pp. 1289-1291.
- Phalan, Ben; Green, Rhys E., y Balmford, Andrew (2014). "Closing Yield Gaps: Perils and Possibilities for Biodiversity Conservation". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369, pp. 0285.
- Pretty, Jules y Smith, David (2004). "Social Capital in Biodiversity Conservation and Management". *Conservation Biology*, 18(3), pp. 631-638.
- Pretty, Jules; Adams, Bill; Berkes, Fikret; de Athayde, Simone Ferreira; Dudley, Nigel; Hunn, Nigel; Maffi, Luisa; Milton, Kay; Rapport, David; Robbins, Paul; Sterling, Eleanor; Stolton, Sue; Tsing, Anna; Vintinnerk, Erin y Pilgrim, Sarah (2009). "The Intersections of Biological Diversity and Cultural Diversity: Towards Integration". *Conservation and Society*, 7(2), pp. 100.
- Quintana, Víctor (2007). "Año 13: el impacto del TLCAN en la agricultura mexicana". Recuperado de <https://viacampesina.org/es/?s=A%C3%B1o+13%3A+el+impacto+del+TLCAN+en+la+agricultura+mexicana>. Consultado el 12 de julio de 2018.
- Ramankutty, Navin y Rhemtulla, Jeanine (2012). "Can Intensive Farming Save Nature?". *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(9), pp. 455.
- Salles, Jean-Michel y Zanella, Maiko (2014). "Land Sparing vs Land Sharing: Where Do We Stand? An Economist Perspective." En *Biodiversity and Food Security – From Trade-Offs to Synergies*. France: 3rd International Conference on Biodiversity and the UN Millennium Development Goals.
- Scariot, Aldicir (2013). "Land Sparing or Land Sharing: The Missing Link". *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(4), pp. 177-178.
- SER [Society for Ecological Restoration] (2004). *The SER International Primer on Ecological Restoration*. Tucson: Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group.
- Shiva, Vandana (2016). *The Violence of the Green Revolution: Third World Agriculture, Ecology, and Politics*. USA: The University Press of Kentucky.
- Singh, Amarendra Pratap y Narayanan, Krishnan (2013). "Did Technological Intervention Help to Spare Land from Agriculture: Evidence from Post Liberalisation India". *Studies in Agricultural Economics*, 115, pp. 166-171.
- Stavenhagen, Rodolfo (2002). "Identidad Indígena y Multiculturalidad en América Latina". *Araucaria. Revista Iberoamericana de Filosofía, Política y Humanidades*, 4(7), pp. 1-6.

- Steffen, María Cristina y Tarrío, María (2010). “Neoliberalismo y crisis agroalimentaria: adaptación y resistencia de los ejidatarios mexicanos”. *Revista de Análisis del Medio Rural Latinoamericano* (56), pp. 11-46.
- Stephens, Philip A. (2015). “Land Sparing, Land Sharing, and the Fate of Africa’s Lions”. *PNAS*, 112(48), pp. 14753-14754.
- Stevens, Don L. y Olsen, Anthony R. (2004). “Spatially Balanced Sampling of Natural Resources”. *Journal of the American Statistical Association*, 99(465), pp. 262-278.
- Stott, Iain; Soga, Masashi; Inger, Richard y Gaston, Kevin (2015). “Land Sparing is Crucial for Urban Ecosystem Services”. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(7), pp. 387-393.
- Suding, Katharine; Gross, Katherine, y Houseman, Gregory (2004). “Alternative States and Positive Feedbacks in Restoration Ecology”. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1), pp. 46-53.
- Tilman, David (1999). “Global Environmental Impacts of Agricultural Expansion: the Need for Sustainable and Efficient Practices”. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, pp. 5995-6000.
- Toledo, Víctor; Alarcón-Chaires, Pablo, y Barón, Lourdes (2002). “Revisualizar lo Rural: Un Enfoque Socioecológico”. *Gaceta Ecológica*, 62, pp. 7-20.
- Toledo, Victor (2005). “La Memoria Tradicional: La Importancia Agroecológica de los Saberes Locales”. *LEISA Revista de Agroecología*, Abril, pp. 16-19.
- Toledo, Víctor M.; Barrera-Bassols, Narciso; García-Frapolli, Eduardo y Alarcón-Chaires, Pablo (2008). “Uso múltiple y biodiversidad entre los Mayas Yucatecos (México)”. *Interciencia*, 33(5), pp. 345-352.
- Toledo, Víctor M. y Espejel, Benjamín (2014). *México, Regiones que caminan hacia la sustentabilidad: Una geopolítica de las resistencias bioculturales*. Puebla: Universidad Iberoamericana Puebla.
- Tscharntke, Teja; Clough, Yann; Wanger, Thomas; Jackson, Louise; Motzke, Iris; Perfecto, Ivette; Vandermeer, John, y Whitbread, Anthony (2012). “Global Food Security, Biodiversity Conservation and the Future of Agricultural Intensification”. *Biological Conservation*, 151(1), pp. 53-59.
- Ulloa, Astrid (2015). “Environment and Development. Reflections from Latin America”. En Raymond Bryant, *The International Handbook of Political Ecology*. Cheltenham, UK: Edward Elgar Publishing, pp. 320-321.
- United Nations (2016). *Global Sustainable Development Report*. New York: Department of Economic and Social Affairs.
- van Kooten, G. Cornelis; Nelson, Harry, y Vertinsky, Ilan (2005). “Certification of Sustainable Forest Management Practices: A Global Perspective on Why Countries Certify”. *Forest Policy and Economics*, 7, 857-867.
- Vandergeest, Peter (2007). “Certification and Communities: Alternatives for Regulating the Environmental and Social Impacts of Shrimp Farming”. *World Development*, 35(7), pp. 1152-1171.

- Vandermeer, John y Perfecto, Ivette (2005). "The Future of Farming and Conservation". *Science*, 308(5726), pp. 1257-1258.
- Virapongse, Arika; Brooks, Samantha; Covelli Metcalf, Elizabeth; Zedalis, Morgan; Gosz, Jim; Kliskey, Andrew, y Alessa, Lilian (2016). "A Social-Ecological Systems Approach for Environmental Management". *Journal of Environmental Management*, 178, pp. 83-91.
- von Wehrden, Henrik; Abson, David; Beckmann, Michael; Cord, Anna; Klotz, Stefan y Seppelt, Ralf (2014). "Realigning the Land-Sharing/Land-Sparing Debate to Match Conservation Needs: Considering Diversity Scales and Land-Use History". *Landscape Ecology*, 29, pp. 941-948.
- Waggoner, Paul (1996). "How Much Land Can 10 Billion People Spare for Nature?". *Daedalus*, 125(3), pp. 73-93.
- West, Paige; Igoe, James y Brockington, Dan (2006). "Parks and People: The Social Impact of Protected Areas". *Annual Review of Anthropology*, 35, pp. 251-277.
- Wilshusen, Peter R.; Brechin, Steven; Fortwangler, Crystal, y West, Patrick (2002). "Reinventing a Square Wheel: Critique of a Resurgent 'Protection Paradigm' in International Biodiversity Conservation". *Society and Natural Resources*, 15(1), pp. 17-40.
- Wolff, Matthias (2015). "From Sea Sharing to Sea Sparing - Is There a Paradigm Shift in Ocean Management?". *Ocean and Coastal Management*, 116, pp. 58-63.
- Wright, Hugh; Lake, Iain y Dolman, Paul (2012). "Low-Impact Agriculture Requires Urgent Attention not Greater Caution: Response to Phalan and Colleagues". *Conservation Letters*, 5(4), pp. 325-326.
- WWF (2000). *Indigenous and Traditional Peoples of the World and Ecoregion Conservation: An Integrated Approach to Conserving the World's Biological and Cultural Diversity*. Gland, Switzerland: World Wide Fund for Nature, Terralingua.
- Yoccoz, Nigel; Nichols, James, y Boulinier, Thierry (2001). "Monitoring of Biological Diversity in Space and Time". *Trends in Ecology and Evolution*, 16(8), pp. 446-453.

Recibido: 12 diciembre 2017

Aceptado: 21 agosto 2018