



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

PERCEPCIÓN DEL RIESGO DE DEPREDACIÓN  
Y COMPORTAMIENTO DE EVITACIÓN EN AVES  
URBANAS

Tesis presentada para obtener el grado de:  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:  
VERA LAURA SPINDLER DÍAZ

DIRECTOR: JOSÉ ANTONIO GONZÁLEZ OREJA

Mayo, 2021



*A Laura Díaz.*

*A veces un pequeño movimiento puede indicarte si [...] va a intentar atacarte o no,  
y es bueno poder desentrañarlo antes de que salte sobre ti.*

Laura Gallego, 2018.

*El bestiario de Axlin*

*En el bosque, incluso las aves canoras han de ser unas supervivientes.*

Leigh Bardugo, 2018.

*El lenguaje de las espinas*

## **Agradecimientos**

Agradezco a la Secretaría de Educación Pública (SEP) que a través de la Subsecretaría de Educación Superior (SES) me otorgó la *Beca para iniciar la Titulación* que fue parte del Programa Nacional de Becas 2019.

Extiendo mi agradecimiento a la Facultad de Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, que proporcionó el material técnico para medir las distancias de evitación; y al Dr. Salvador Galicia Isasmendi, director de la facultad, quien emitió un oficio para respaldar mi presencia en las localidades donde realicé los muestreos.

Particularmente agradezco al Dr. José Antonio González Oreja por la asesoría que ha dedicado a esta investigación y darle una dirección con sus conocimientos, así como su paciencia desde el inicio hasta que logramos ver *la luz al final del túnel*. Además, reconozco la disposición y el tiempo de los revisores de mi tesis, para leer y realizar comentarios guía sobre este trabajo.

También le doy gracias a la Mtra. María Laura del Carmen Díaz Rivera, mi mamá, por las sugerencias de estructura sintáctica, la paciencia triplicada y su acompañamiento; con su apoyo obtuve datos que analizar.

Por último, agradezco a miembros de mi familia (Octavio Díaz Rivera, Abraham Díaz Rivera, Rodrigo Alejandro Díaz Moreno y Aldo Abraham Díaz Rodríguez) que fueron conmigo a hacer las exploraciones previas antes de la colecta de datos.

## ÍNDICE

Resumen .....	9
Introducción .....	11
Antecedentes.....	15
Justificación .....	25
Hipótesis.....	27
Objetivos.....	27
Métodos.....	29
Resultados.....	39
1. Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID .....	39
1.1 Efecto de la exposición. ....	39
1.2 Efecto del sexo.....	44
1.3 Efecto del gregarismo .....	46
1.4 Efecto de la urbanización. ....	55
2. Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente .....	60
2.1 Patrones en el gregarismo (respecto a la modalidad de huida). ....	63
2.3 Patrones a través del gradiente de urbanización (respecto a la modalidad de huida).....	63
2.4 Patrones en las especies (respecto a la modalidad de huida). ....	63
2.5 Patrones en las distancias de evitación a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida). ....	64
2.6 Patrones en el gregarismo a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida).....	65
3. Análisis de la ubicación del refugio tras la huida.....	69
3.1 Asociación entre especie y ubicación del refugio .....	70
3.2 Distancias de evitación y la ubicación del refugio.....	71
Discusión .....	72
1. Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID .....	72
1.1 Efecto de la exposición .....	72
1.2 Efecto del sexo.....	76
1.3 Efecto del gregarismo. ....	77

1.4 Efecto de la urbanización. ....	85
2. Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente .....	89
2.1 Patrones en el gregarismo (respecto a la modalidad de huida .....	90
2.2 Patrones en las distancias de evitación (respecto a la modalidad de huida).....	90
2.3 Patrones a través del gradiente de urbanización (respecto a la modalidad de huida).....	91
2.4 Patrones en las especies (respecto a la modalidad de huida .....	91
2.5 Patrones en las distancias de evitación a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida). ....	92
2.6 Patrones en el gregarismo a través del gradiente (respecto la modalidad de huida).....	93
3. Análisis de la ubicación del refugio tras la huida.....	96
3.1 Asociación entre especie y ubicación del refugio. ....	96
3.2 Distancias de evitación y la ubicación del refugio.....	98
4. Sugerencias para futuras investigaciones .....	99
Conclusión.....	104
Referencias.....	106
Apéndices .....	117

## Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> <i>Investigaciones sobre distancias de evitación en aves.....</i>	16
<b>Cuadro 2.</b> <i>Investigaciones sobre distancias de evitación en otros animales.....</i>	23
<b>Cuadro 3.</b> <i>Factores y los niveles correspondientes que se usaron para tomar datos de las aves.....</i>	31
<b>Cuadro 4.</b> <i>Lista de especies de aves urbanas que se incluyen en este estudio.....</i>	32
<b>Cuadro 5.</b> <i>Especies incluidas en los análisis de cada variable de respuesta (AD y FID), según las combinaciones de factores.....</i>	37
<b>Cuadro 6.</b> <i>Factores de carga de las variables que describen el comportamiento de las aves en los tres primeros ejes (Axes) del PCA realizado sobre la matriz de correlaciones.....</i>	61
<b>Cuadro 7.</b> <i>Distancias de evitación de las especies (m) y frecuencia de registros del gregarismo (%) y de cada modalidad de huida (%) a través del gradiente de urbanización.....</i>	64

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> <i>Ubicación de las localidades de estudio</i> .....	30
<b>Figura 2.</b> <i>Ubicación de los itinerarios en cada localidad</i> .....	34
<b>Figura 3.</b> <i>Distancia de alerta de las aves según la exposición y el sexo</i> .....	41
<b>Figura 4.</b> <i>Distancia de inicio de huida de las aves según la exposición y el sexo</i> .....	43
<b>Figura 5.</b> <i>Distancia de alerta en hembras y machos de <i>P. domesticus</i> a lo largo del gradiente de urbanización</i> .....	44
<b>Figura 6.</b> <i>Distancia inicio de huida en hembras y machos de <i>P. domesticus</i> a lo largo del gradiente de urbanización</i> .....	45
<b>Figura 7.</b> <i>Efecto del gregarismo en la AD de las aves a través del gradiente de urbanización</i> .....	47
<b>Figura 8.</b> <i>Efecto del gregarismo en la FID de las aves a través del gradiente de urbanización</i> .....	51
<b>Figura 9.</b> <i>Distancia de alerta en las aves a lo largo del gradiente de urbanización</i> ...	56
<b>Figura 10.</b> <i>Distancia de inicio de huida en las aves a lo largo del gradiente de urbanización</i> .....	58
<b>Figura 11.</b> <i>Proyección de las variables (vectores) que describen el comportamiento de las aves en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado sobre la matriz de correlaciones</i> .....	62
<b>Figura 12.</b> <i>Proyección de las poblaciones de cada especie en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA)</i> .....	65
<b>Figura 13.</b> <i>Proyección de las poblaciones de cada especie en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA)</i> .....	68
<b>Figura 14.</b> <i>Ubicación del refugio al que acudieron las aves</i> .....	70

## Resumen

La evitación es uno de los rasgos que forma parte del comportamiento antidepredador, y se define como el escape de la presa tras su interacción con el depredador. La distancia de alerta (AD), la distancia de inicio de huida (FID), la modalidad de huida y el refugio son elementos de dicho comportamiento que varían según la percepción del riesgo antidepredador y que influyen en la probabilidad de sobrevivir. Según mi revisión documental, en México no se ha realizado ninguna investigación que considere estas cuatro respuestas conductuales en aves. En este trabajo estudié cómo cambian la AD, la FID, la modalidad de huida y la ubicación del refugio al que acuden las aves en función de diferentes factores biológicos y ecológicos. Entre marzo y julio de 2019 realicé itinerarios de muestreo en tres localidades con distinto grado de urbanización: Ixtenco, Tlax. (urbanización menor), Huamantla, Tlax. (urbanización intermedia) y Puebla, Pue. (urbanización mayor). Medí la AD y la FID de ocho especies de aves (Paloma Doméstica (*Columba livia*), Tortolita Cola Larga (*Columbina inca*), Pinzón Mexicano (*Haemorhous mexicanus*), Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*), Zanate Mayor (*Quiscalus mexicanus*), Paloma de Collar Turca (*Streptopelia decaocto*), Cuicacoche Pico Curvo (*Toxostoma curvirostre*) y Paloma Alas Blancas (*Zenaida asiatica*)) ante un humano que se les aproxima. También registré la modalidad de huida y la ubicación del refugio de la Paloma Doméstica, la Tortolita Cola Larga, el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor en las tres localidades de muestreo. Los resultados muestran que, para algunas especies, la AD y la FID variaron según la exposición (v. g., la AD y la FID se redujeron cuando el ave no estaba en el suelo), el sexo (v. g., las hembras presentaron FID más cortas), el gregarismo (v. g., la AD y la FID aumentaron o disminuyeron en aves gregarias) y la urbanización (en general, estas distancias fueron mayores en el extremo menos urbano del gradiente que en el extremo más urbanizado). También, la modalidad de huida varió según el gregarismo, la urbanización, las distancias de evitación y la especie (en general, al aumentar la urbanización se redujo la frecuencia de aves solitarias y escapes volando). Además, la ubicación del refugio varió según la especie (el refugio al que acudió la mayoría de las aves se encontró a nivel de suelo) y las distancias de evitación (cuando la AD y la FID fueron más cortas, las aves se refugiaron preferentemente en el suelo). En conclusión,

este estudio muestra que las aves ajustan sus respuestas de evitación según la percepción del riesgo ante un depredador, y que las especies más comunes de los entornos urbanos toleran mejor la presencia humana, disminuyendo su AD, su FID, la frecuencia de vuelo y la frecuencia de refugios ubicados en lo alto.

## **Percepción del Riesgo de Depredación y Comportamiento de Evitación en Aves Urbanas**

### **Introducción**

Una de las preguntas que se formulan en etología es: ¿cómo beneficia al animal su comportamiento? Pues el comportamiento se relaciona con la supervivencia de los seres vivos (Estrada, 2002). El enfoque ecológico del análisis del comportamiento se refiere al “estudio del sistema de interacciones entre un organismo y los elementos de un ambiente biótico y abiótico” (Estrada, 2002) e involucra las respuestas individuales y del grupo a dicho ambiente.

Dentro de la ecología del comportamiento, en el área de “fear ecology” (ecología del miedo, por traducción del inglés) se estudian los efectos en las poblaciones, comunidades y ecosistemas provocados por las respuestas del miedo a la depredación. Se aborda cómo el miedo y el comportamiento antidepredador de las presas influyen en las interacciones depredador-presa, la dinámica de población, la coexistencia de especies y la dinámica evolutiva; puesto que las respuestas al miedo (*i.e.* vigilancia) efectuadas por los animales reducen la probabilidad de que los depreden (Brown, 2019).

Los animales disminuyen el riesgo de depredación mediante un conjunto de acciones que conforman el comportamiento antidepredador (Caro, 2005). Estas conductas defensivas que han desarrollado los organismos frente a sus depredadores aumentan la probabilidad de subsistir (Estrada, 2002). Dichas defensas para evitar la depredación constituyen unos de los factores ecológicos que más ha intervenido en las adaptaciones de ciertos animales (Estrada, 2002).

El comportamiento antidepredador incluye rasgos fenotípicos (Blumstein, 2014), adaptaciones para detectar depredadores oportunamente y evadirlos, al vigilar e identificarlos; para escapar de ellos, al huir o refugiarse; o para comunicar sobre su presencia (Lima y Dill, 1990).

Entre esas adaptaciones, la percepción del riesgo de depredación es la detección de la posibilidad de que ocurra el ataque de un depredador (Ydenberg y Prins, 2012). Los animales perciben los estímulos del ambiente; si uno de esos estímulos lo relacionan con peligro, entonces los animales reaccionan (Blumstein, 2014). Pero esas reacciones

varían, porque en ciertas circunstancias algún estímulo implica más riesgo (Stankowich y Blumstein, 2005). El grado de riesgo evaluado es base para la toma de decisión que induce el escape de los animales (Blumstein y Bouskila, 1996).

Según Ghalambor *et al.* (2010), la variación en la intensidad de las reacciones se relaciona con la flexibilidad del comportamiento, y a su vez, con la plasticidad fenotípica. Es fácil entender que algunas especies toleran mejor las condiciones provocadas por la perturbación humana.

Los análisis sobre la tolerancia a la perturbación humana en los que se compara al ser humano con un depredador han implicado la observación de dos elementos del comportamiento antidepredador (Caro, 2005) que son la distancia de alerta (AD, por sus siglas en inglés) y la distancia de inicio de huida (FID, por sus siglas en inglés). El primer elemento se refiere a la distancia en la que un animal exhibe un comportamiento de alerta; el segundo, a la distancia en la que un animal empieza el comportamiento de escape (Fernández Juricic *et al.*, 2001a; 2001b).

La AD y la FID son respuestas de evitación. La evitación es un rasgo del comportamiento antidepredador que incluye la interrupción de una actividad por parte de la presa para no ser detectada por un depredador, además de la huida de la presa como resultado de la interacción entre depredador-presa (Caro, 2005).

Falta una comprensión general del efecto de distintos factores que influyen en la huida de los animales (Stankowich y Blumstein, 2005), porque entre especies difieren las reacciones de huida según la exposición (Swarthout y Steidl, 2001), el sexo (Guay *et al.*, 2013; Møller *et al.*, 2019) o el gregarismo (Greig-Smith, 1981; Ydenberg y Dill, 1986), por ejemplo.

Además, no todas las especies prosperan en entornos sumamente perturbados por los humanos. Los ajustes en el comportamiento permiten que una especie sea capaz de afrontar el proceso de urbanización (González-Lagos y Quesada, 2017). Varias investigaciones han demostrado que, en distintas especies, las poblaciones de aves urbanas son más audaces que poblaciones de entornos menos urbanizados (Cooke, 1980; Evans *et al.*, 2010; Clucas y Marzluff, 2012; Matsyura *et al.*, 2015; Mikula *et al.*, 2018a).

Las personalidades animales implican comportamientos repetitivos en los organismos (Flanagan, 2019). La audacia es uno de los rasgos de la personalidad, o ejes principales de la personalidad, que varían entre individuos (Flanagan, 2019; Hamilton, 2019; Ingley, 2019), y, a menudo, varían de manera predecible en numerosos taxones (Ingley, 2019).

Según Ingley (2019), la audacia se refiere a la voluntad (variable entre situaciones) que demuestra un individuo de examinar objetos y entornos novedosos o de recuperarse de un sobresalto. Algunos animales asumen más riesgos, otros evitan arriesgarse (Briffa y Lane, 2019).

Evans *et al.* (2010) puntualizan que sólo los animales con personalidades intrépidas se establecen con éxito en un área de alta perturbación humana y demuestran un nivel apropiado de audacia en un entorno urbano, en lugar de perder tiempo y energía escondiéndose de cada humano que pase por delante (Diamond, 1986; Partecke *et al.*, 2004).

La adaptación a entornos urbanos da como resultado reducciones adicionales en las distancias de evitación (Fernández-Juricic *et al.*, 2001a), debido a que la presencia de humanos en áreas urbanas es un factor que selecciona la invasión de animales con cortas distancias de inicio de huida (Møller, 2012). Sin embargo, otra posibilidad en la variación del comportamiento es una sensibilización a la presencia humana que provocaría un aumento de las distancias de evitación (Blumstein, 2014).

Los organismos audaces proporcionan información valiosa acerca de la calidad actual de un hábitat. Uno de los indicadores de que una población está en un hábitat degradado es que hay animales que muestran menos respuestas de miedo a los depredadores (Brown, 2019).

Además de la vigilancia antidepredatoria, la modalidad de escape y la llegada al refugio son aspectos destacados del comportamiento de evitación (Cooper *et al.*, 2009). Las aves voladoras deciden el momento de huir y la forma en la que se van, por vía terrestre o aérea (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008). Y cuando huyen, se dirigen a sitios en los que reducen o eliminan el riesgo de depredación de forma temporal o permanente; en otras palabras, a algún refugio (Caro, 2005).

A partir de la comparación de respuestas de evitación de las aves se podrá determinar si la flexibilidad en el comportamiento, por variaciones en la percepción del riesgo antidepredador, es un elemento clave por el que ciertas especies tienen mayor éxito que otras en ambientes perturbados, al responder mejor a las condiciones que se presentan en zonas urbanas.

Con base en los aspectos mencionados, planteo las siguientes preguntas:

- ¿Cuáles son las variables por las que las respuestas de evitación se modifican?
- ¿La evitación varía entre especies de aves?

## Antecedentes

Desde el siglo pasado, en varios países, se han realizado distintas investigaciones sobre comportamiento antidepredador que analizan distancias de evitación en aves (Cuadro 1); también, en otros animales (Cuadro 2). Hasta donde se pudo rastrear, Hediger (1934) ocupó el término "flight distance" (distancia de huida, por traducción del inglés) para estudiar, por primera vez, este elemento del comportamiento antidepredador.

Desde entonces, se han utilizado distintos términos para nombrar este mismo rasgo, como distancia de tolerancia ("tolerance distance"; Cooke, 1980), distancia de huida ("flush distance"; Burger y Gochfeld, 1991) y, más recientemente, distancia de inicio de huida ("flight initiation distance"; Blumstein *et al.*, 2003).

Con el paso del tiempo, en las investigaciones sobre percepción de riesgo de depredación se ha incorporado el análisis de otras distancias de evitación (Cuadro 1). Por ejemplo, la distancia de alerta (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b). La AD y la FID son base para calcular la "buffer distance" (Fernández-Juricic *et al.*, 2002) o "relative tolerance" (Uchida *et al.*, 2019); es decir, la distancia de amortiguamiento o tolerancia relativa, por traducción del inglés, respectivamente.

Se han publicado varias revisiones, incluso metanálisis sobre la percepción del riesgo de depredación y comportamiento antidepredador. Primero, sobre las distancias de huida en aves acuáticas (Madsen y Fox, 1985); así como sobre la perturbación humana en aves de este grupo (Carney y Sydeman, 1999). También, sobre la huida de otros organismos (Ydenberg y Dill, 1986), y con enfoques recreacionistas (Knight y Cole, 1995); así como de la clase Aves (Møller, 2015).

Además, se publicó un metanálisis que incorporó las respuestas de evitación de varios grupos de animales, incluyendo aves. Se encontró que el aumento de la percepción de riesgo, y por consiguiente de las FID, se debe principalmente a rasgos de los depredadores, como su velocidad de aproximación y tamaño corporal; la distancia de las presas al refugio; y la experiencia previa de las presas con los depredadores (Stankowich y Blumstein, 2005).

**Cuadro 1.** *Investigaciones sobre distancias de evitación en aves*

<b>Enfoque</b>	<b>Grupo de estudio</b>	<b>Resultado</b>	<b>País</b>	<b>Autores</b>
Flight distance (Distancia de huida, en español) y gregarismo	Gorrión doméstico ( <i>Passer domesticus</i> )	Menor distancia ante gran densidad de alimento	Reino Unido	Barnard, 1980
Tolerance distance (distancia de tolerancia, por traducción del inglés) según urbanización y tamaño corporal	17 especies de passeriformes	Menor FID en áreas suburbana	Reino Unido	Cooke, 1980
Distancia de huida entre especies y según agrupación así como peso corporal	11 especies de aves	Distancia de huida interespecífica entre especies, mayor en especies con mayor peso corporal y en grandes agrupaciones de <i>Alectoris rufa</i>	España	Álvarez <i>et al.</i> , 1984
Flush distance (distancia de huida, por traducción del inglés)	138 especies de aves	Menor distancia ante muchas personas	India	Burger y Gochfeld, 1991
Flush distance por tipo de aproximación	6 especies de rapaces	Más huidas ante aproximación de humanos andando	EUA	Holmes <i>et al.</i> , 1993

Flush distance y recreación	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	Mayor FID ante vehículos acuáticos lentos	EUA	Anthony <i>et al.</i> , 1995
Flush distance según exposición y edad	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	Menor distancia de huida a mayor altura de la percha y en juveniles	EUA	Steidl y Anthony, 1996
Flush distance según masa corporal y afluencia humana	<i>Columba palumbus</i> , <i>P. domesticus</i> , <i>Pica pica</i> y <i>Turdus merula</i>	Mayor FID en aves más grandes y parques con menor afluencia	España	Fernández-Juricic <i>et al.</i> , 2001a
AD y perturbación humana	<i>C. palumbus</i> , <i>P. domesticus</i> , <i>P. pica</i> y <i>T. merula</i>	Mayor FID en aves más grandes	España	Fernández-Juricic <i>et al.</i> , 2001b
Distancia de respuesta y distancia de huida según altura de percha y edad	<i>Strix occidentalis lucida</i>	Mayores distancias de evitación en perchas bajas	EUA	Swarthout y Steidl, 2001
Buffer distance (distancia de amortiguamiento, en español) según gregarismo y masa corporal	<i>C. palumbus</i> , <i>P. domesticus</i> , <i>P. pica</i> y <i>T. merula</i>	Menor distancia de evitación en aves solas y menos masa corporal	España	Fernández-Juricic <i>et al.</i> , 2002
FID y distancia de inicio	69 especies de aves	Mayor FID a mayor distancia de inicio	Australia	Blumstein, 2003
FID y perturbación humana	8 especies de aves limícolas	FID más alto en zonas de menor perturbación y en ciertas especies	Australia	Blumstein <i>et al.</i> , 2003

FID y habituación	10 especies de aves limícolas	Mayor FID en zona menos perturbada	EUA	Ikuta y Blumstein, 2003
FID y exposición; AD y tamaño de los ojos	34 y 23 especies de aves, respectivamente	Especies con FID mayores y menores en perchas altas; no relación entre AD y tamaño de los ojos	Australia, EUA y España	Blumstein <i>et al.</i> , 2004a
FID y habituación	<i>Larus occidentalis</i>	Mayor FID en área con menor perturbación	EUA	Webb y Blumstein, 2005
FID y masa corporal	150 especies de aves	Mayor variación en la FID se explica por tamaño corporal	Australia, EUA	Blumstein, 2006
FID según masa corporal y morfología	83 especies de aves	Mayor variación en la FID se explica por la masa corporal y forma puntiaguda de las alas	EUA, Australia y España	Fernández-Juricic <i>et al.</i> , 2006
FID y urbanización	44 especies de aves	FID menores en poblaciones rurales	Francia y Dinamarca	Møller, 2008
Efecto de FID y Fled distance (FD) en tipo de huida	<i>T. merula</i>	Menor FID y mayor FD en vuelo como tipo de huida y juveniles	España	Rodriguez-Prieto <i>et al.</i> , 2008
FID y tasa metabólica basal (BMR por siglas en inglés)	76 especies de aves	Mayor FID en especies con mayor BMR	Dinamarca y Francia	Møller, 2009a

FID y urbanización	39 especies de aves	Menor FID en aves urbanas	Francia y Dinamarca	Møller, 2009b
FID entre individuos	<i>Athene cunicularia</i>	FID consistente individualmente	Argentina	Carrete y Tella, 2009
FID en poblaciones rurales y urbana	<i>Melospiza melodia</i>	Menor FID en población urbana	EUA	Evans <i>et al.</i> , 2010
FID y urbanización	133 especies de aves	Mayor variación del FID en población urbanas	Dinamarca y Francia	Møller, 2010
FID según urbanización	<i>Grallina cyanoleuca</i>	Mayor FID en en encuentros alejados de la urbanización	Australia	Kitchen <i>et al.</i> , 2010
AD y FID según forma de forrajeo	<i>Anas platyrhynchos</i> y <i>Himantopus himantopus</i>	Mayor AD y FID en <i>A. platyrhynchos</i>	China	Li <i>et al.</i> , 2011
FID, urbanización y comportamiento hacia aves	<i>Corvus brachyrhynchos</i> , <i>C. cornix</i> , <i>P. domesticus</i> , <i>Sturnus vulgaris</i> y <i>Turdus migratorius</i>	Mayor FID en sitios rurales y en especies cuya presencia es desalentada por los humanos	Alemania y EUA	Clucas y Marzluff, 2012
FID según urbanización	71 especies de aves	Mayor FID en zonas rurales	Francia	Møller, 2012
Variabilidad de la FID e historia de vida	133 especies de aves	Varía FID entre individuos. Mayor variación de la FID en especies con FID relativamente cortos para su tamaño corporal	Dinamarca y Francia	Møller y Garamszegi, 2012

FID según urbanización	<i>A. cunicularia</i>	Mayor FID en zonas rurales	Argentina	Carrete y Tella, 2013
FID según sexo y dirección de aproximación	<i>Cygnus atratus</i>	Mayor FID en hembras con aproximaciones paralelas a la orilla	Australia	Guay <i>et al.</i> , 2013
FID y agente de aproximación	39 especies de aves acuáticas	Menor FID ante la aproximación de vehículos que a la de humanos en algún-as especies	Australia	McLeod <i>et al.</i> , 2013
FID y perturbación humana	14 especies de aves	FID mayor en algunas especies de áreas con mayor perturbación	EUA	Blumstein, 2014
FID y densidad de transeúntes	20 especies de córvidos	Mayor FID cuando hay baja densidad de transeúntes	República Checa	Mikula, 2014
FID según vividez del plumaje	136 especies de aves	Sin efecto de la vividez del plumaje en el FID	Australia, EUA	Hensley <i>et al.</i> , 2015
FID y urbanización	<i>Corvus frugilegus</i> , <i>C. monedula</i> y <i>C. cornix</i>	Menor FID al aumentar la urbanización	Ucrania	Matsyura <i>et al.</i> , 2015
FID y urbanización	9 especies de aves	Mayor FID en zonas rurales	Barbados	Ducatez <i>et al.</i> , 2016
FID según habituación y urbanización	<i>P. domesticus</i>	Menor FID en aves de zona urbana tras múltiples acercamientos	Hungría	Vincze <i>et al.</i> , 2016

FID según masa corporal y sexo	19 especies de aves acuáticas	La distancia de inicio entre sexos explica la variación de la FID entre sexos	Australia	Guay <i>et al.</i> , 2017
FID con habilidad de escape	<i>Ficedula albicollis</i>	Menor FID en aves de un año ante mayor tiempo de captura	Hungría	Jablonszky <i>et al.</i> , 2017
AD y FID según gregarismo	<i>Nipponia nippon</i>	Mayor AD y FID en aves solitarias	China	Ye <i>et al.</i> , 2017
FID y FD, habituación o sensibilización	<i>Junco hyemalis</i>	Menor FID en áreas urbanas y varía la FID entre individuos	EUA	Stansell, 2018
FID y urbanización	<i>P. domesticus</i> y <i>Parus major</i>	Menos FID en aves urbanas	Hungría	Vincze, 2018
FID, habituación y urbanización	<i>A. cunicularia</i>	Menor FID tras varias aproximaciones al día	Argentina	Cavalli <i>et al.</i> , 2018
FID y migración	20 especies de aves zancudas	Menor FID al incrementar la masa corporal durante época reproductiva	Alemania, Dinamarca, Finlandia, Suecia, Noruega, Israel, Kenia y Uganda	Mikula <i>et al.</i> , 2018a
FID y urbanización	11 especies de aves	Menor FID en zona rural	Brasil	Piratelli <i>et al.</i> , 2015
FID y agente de aproximación	57 especies de aves	Menor FID ante la aproximación de una bicicleta en 12 especies	Australia	Bernard <i>et al.</i> , 2018

FID entre especies	<i>Icterus pustulatus</i> , <i>Centurus chrysogenys</i> y <i>Columbina inca</i>	FID menor en <i>C. chrysogenys</i> en comparación con las otras dos especies	México	Osorio-Beristain <i>et al.</i> , 2018
FID según urbanización	17 especies de aves	Mayor FID en zonas rurales y aves con mayor masa corporal	Estonia	Tätte <i>et al.</i> , 2018
FID y altura huida según sexo y edad	<i>Phoenicurus ochruros</i>	Menor FID en machos y juveniles, menor altura en juveniles	-	Kalb <i>et al.</i> , 2019
AD según sexo, edad entre ciudades	<i>P. domesticus</i>	Menor FID en México, y mayor en machos de España	México, España y EUA	MacGregor-Fors <i>et al.</i> , 2019
FID según gregarismo y tipo de cuerpo de agua	10 especies de aves acuáticas	Mayor FID en lagos y aves gregarias	Noruega	Mayer <i>et al.</i> , 2019
FID según camuflaje	93 especies	Menos FID en especies con plumaje críptico	Dinamarca, Francia y China	Møller <i>et al.</i> , 2019
AD y FID según sexo y gregarismo	<i>P. domesticus</i> y <i>Passerina leclancherii</i>	Menor AD y FID en machos de <i>P. domesticus</i> y mayores en aves gregarias de esa especie	México	García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020

---

Por último, con fines conservacionistas se publicó una base de datos en la que se consideró el efecto de distintos tipos de aproximación en distancias de evitación de distintas aves para delimitar áreas de amortiguación en 650 especies (Livezey *et al.*, 2016).

Han pasado 19 años desde que se sugirió la realización de investigaciones para ampliar el conocimiento acerca del comportamiento de las aves ante la creciente urbanización en zonas que no sólo incluyan a Estados Unidos de América (EUA) y Europa (Marzluff *et al.*, 2001). Se han desarrollado investigaciones con este enfoque en varios sitios de Latinoamérica (Cuadro 1).

Sin embargo, tras la revisión bibliográfica que realicé, sólo en dos trabajos de México se analizó la AD en aves (MacGregor-Fors *et al.*, 2019; García-Arroyo y Macgregor-Fors, 2020) y en dos trabajos, la FID (Osorio-Beristain *et al.*, 2018; García-Arroyo y Macgregor-Fors, 2020). Sólo García-Arroyo y Macgregor-Fors (2020) examinaron tanto la AD como la FID. Estas investigaciones publicadas en los últimos cuatro años han analizado las distancias de evitación de cinco especies de aves en total.

**Cuadro 2.** *Investigaciones sobre distancias de evitación en otros animales*

<b>Enfoque</b>	<b>Grupo de estudio</b>	<b>Resultado</b>	<b>País</b>	<b>Autores</b>
Flight distance en caza	Mamíferos ( <i>Alces alces</i> y <i>Cervus canadensis</i> )	Mayor FID en temporada de caza	EUA	Altmann, 1958
Reaction distance y gregarismo	Peces ( <i>Notropis hudsonius</i> )	Distancias menores en grupos	Canadá	Seghers, 1981
Flight distance según gregarismo	Mamíferos ( <i>Ovis orientalis</i> )	Mayor distancia de huida en individuos solitarios	Australia	Hutson, 1982
FID, DF y presión de depredación	Reptiles ( <i>Podarcis lilfordi</i> )	Menor FID y FD en zona con menos presión de depredación	España	Cooper <i>et al.</i> , 2009
FID y movilidad	Mamíferos ( <i>Marmota flaviventris</i> )	Menor FID en vegetación alta	EUA	Blumstein <i>et al.</i> , 2004b

AD, FID y perturbación humana	Mamíferos ( <i>Marmota flaviventris</i> )	Mayor FID en juveniles ante mayor perturbación	EUA	Petelle <i>et al.</i> , 2013
FID y perturbación humana	Reptiles ( <i>Emoia impar</i> )	Mayor FID en áreas con menor perturbación	Polinesia francesa, Francia	McGowan <i>et al.</i> , 2014
AD, FID y gregarismo	Mamíferos ( <i>Equus quagga</i> y <i>E. grevyi</i> )	Mayores AD y FID en grupos de sólo <i>E. quagga</i>	Kenya y Tanzania	Brubaker <i>et al.</i> , 2016
FID y urbanización	Mamíferos ( <i>Chlorocebus pygerythrus</i> )	Mayor FID en zonas rurales	Uganda	Mikula <i>et al.</i> , 2018b
FID y urbanización	Reptiles ( <i>Anolis cristatellus</i> )	Menor FID en árboles de zona urbana	EUA	Avilés-Rodríguez y Kolbe, 2019
AD y FID, urbanización agente de aproximación	Mamíferos ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	Menores AD y FID en sitios rurales. Misma AD entre agentes de aproximación, menor FID ante humanos	Japón	Uchida <i>et al.</i> , 2019
FID y gregarismo	Mamíferos ( <i>Lepus capensis</i> )	Menor FID en individuos gregarios	Pakistán	Zaman <i>et al.</i> , 2020

---

## Justificación

Aparte de las investigaciones realizadas en EUA sobre distancias de evitación en aves (15 publicaciones citadas en Cuadro 1), existen trabajos en otros países de América en los que se evaluó el efecto de la urbanización en estos organismos, mediante el análisis de sus comportamientos de evitación. Por ejemplo, en Argentina (Carrete y Tella, 2009, 2013; Cavalli *et al.*, 2018), Barbados (Ducatez *et al.*, 2016) y Brasil (Piratelli *et al.*, 2015).

No obstante, sólo en tres trabajos, con datos obtenidos en México, se han analizado distancias de evitación en aves. En uno, se examinó exclusivamente la AD, en una zona altamente urbanizada (MacGregor-Fors *et al.*, 2019). En otro, se analizó exclusivamente la FID, en zonas poco perturbadas con vegetación secundaria de una reserva de la biosfera (Osorio-Beristain *et al.*, 2018). Y en el tercero, se realizó un análisis de la AD y la FID, en zonas rurales (García-Arroyo y Macgregor-Fors, 2020). Así pues, queda claro que faltan más investigaciones sobre aves de México en las que se analicen ambas distancias de evitación. En conjunto, estas dos variables proveen mayor información sobre la audacia de las aves ante los humanos (Uchida *et al.*, 2019). Con el objetivo de comprender mejor las respuestas de evitación de las aves, en esta investigación estudié cómo en respuesta a la aproximación humana cambia el comportamiento de huida (se midió la AD y la FID) de aves que habitan en el país, cuyo comportamiento no se ha evaluado.

Además, no hay publicaciones sobre estudios realizados en México que analicen la percepción del riesgo de depredación de las aves a través de un gradiente de urbanización. Este enfoque fue la base en la que asenté la presente investigación. Para evaluar el efecto de la perturbación humana en las aves, determiné los distintos niveles de urbanización en las localidades donde obtuve los datos.

En fin, en México se han estudiado las distancias de evitación de sólo cinco especies de aves, con un máximo de tres especies por estudio (Osorio-Beristain *et al.*, 2018). En la presente investigación evalué el comportamiento de evitación de más especies de aves. De las 8 especies cuyo comportamiento de evitación estudié en el presente trabajo, en México sólo se han registrado las AD y las FID de una de ellas (Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*), MacGregor-Fors *et al.*, 2019; García-Arroyo y

Macgregor-Fors, 2020), y las FID de otra (Tortolita Cola Larga (*Columbina inca*), Osorio-Beristain *et al.*, 2018).

Por un lado, en la presente investigación evalué el comportamiento de evitación en especies de aves que habitan en México y que no se habían incluido en las especies focales de trabajos anteriores realizados con datos obtenidos en este país, como Paloma Doméstica (*Columba livia*), Pinzón Mexicano (*Haemorhous mexicanus*), Zanate Mayor (*Quiscalus mexicanus*), Paloma de Collar Turca (*Streptopelia decaocto*), Cuicacoche Pico Curvo (*Toxostoma curvirostre*) y Paloma Alas Blancas (*Zenaida asiatica*) (Berlanga *et al.*, 2017).

Por otro, en la presente investigación evalué el efecto de factores que no se habían considerado en las especies focales de trabajos anteriores con datos obtenidos en México. Por ejemplo, el gregarismo y la urbanización, en la Tortolita Cola Larga; o la exposición y la urbanización, en el Gorrión Doméstico.

En otros estudios se han señalado distintas modalidades de huida en animales (Lukanov *et al.*, 2014), como las aves (Lewis y Hurnik, 1990; Bizeray *et al.*, 2000; Blumstein *et al.*, 2004a; Rodriguez-Prieto *et al.*, 2008), incluidos columbiformes (Erichsen *et al.*, 1989) y el Gorrión Doméstico (Clucas y Marluff, 2012). Y sólo en un estudio se reportaron diferencias en la modalidad de huida de aves entre localidades con distinta urbanización (Kitchen *et al.*, 2010). No obstante, en el país no se han descrito modalidades de huida de las especies de aves cuyo comportamiento evalué. En otras investigaciones se han descrito distintos refugios al estudiar conductas de evitación en animales (Cooper *et al.*, 2009), como algunas especies de aves (Rodriguez-Prieto *et al.*, 2008; Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020), entre ellas la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico (Tätte *et al.*, 2018) y se ha comparado la frecuencia entre refugios ubicados en lo alto y en el suelo en distintas especies de aves (Tätte *et al.*, 2018, 2020). Sin embargo, no se han hecho trabajos similares en México o que incluyan el análisis de esta variable en la Tortolita Cola Larga o el Zanate Mayor. En conclusión, este trabajo amplía la evidencia sobre la variación en el riesgo de depredación percibido por distintas especies de aves que habitan en México.

## **Hipótesis**

Bajo las premisas de que (a) hay variación interindividual tanto en la percepción del riesgo de depredación como en el comportamiento antidepredador, y (b) el comportamiento de escape puede describirse con base en la distancia de alerta, la distancia de inicio de huida, la modalidad de huida y el destino de escape, planteé las siguientes hipótesis de trabajo: (1) la distancia de alerta y la distancia de inicio de huida de las especies variarán según la exposición, el sexo, el gregarismo y la urbanización; (2) la modalidad de huida variará según el gregarismo, la urbanización, las distancias de evitación y la especie; y (3) la ubicación del refugio variará según la especie y las distancias de evitación.

## **Predicciones**

Con base en las hipótesis planteadas, mis predicciones fueron las siguientes:

1. Las AD y las FID serían menores en aves que estaban en lo alto, en hembras, en aves solitarias y al aumentar la urbanización; además de variar entre especies.
2. La frecuencia de los escapes volando sería menos común en aves gregarias, con cortas distancias de evitación y al aumentar la urbanización, además de variar entre especies.
3. La ubicación del refugio al que acudieran las aves variaría entre especies; además, la AD y la FID serían mayores cuando las aves acudieran a refugios ubicados en lo alto.

## **Objetivos**

A partir de las hipótesis, establecí los objetivos generales de la investigación: Identificar el efecto de distintos factores (la exposición, el sexo, el gregarismo y la urbanización) en las distancias de evitación (AD y FID) que presentan las aves de distintas especies, identificar el efecto de varios factores (el gregarismo, la urbanización, las distancias de evitación y la especie) en la modalidad de huida de esas aves, así como caracterizar un rasgo de la evitación (ubicación del refugio) efectuada por esas aves cuando huyeron.

Y se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Comparar las AD y las FID entre aves que estaban en el suelo o en lo alto.
- Comparar las AD y las FID entre machos y hembras, en tres localidades con distinta urbanización.

- Comparar las AD y las FID entre aves solitarias o gregarias de cada especie, en tres localidades con distinta urbanización.
- Comparar las AD y las FID de cada especie a través del gradiente de urbanización.
- Evaluar la flexibilidad de la modalidad de huida de las especies de aves a través del gradiente de urbanización, así como según el gregarismo y las distancias de evitación.
- Determinar la asociación entre la frecuencia del refugio y las especies de aves.
- Comparar las AD y las FID entre las aves que acudieron a refugios localizados a nivel de suelo o las aves que acudieron a refugios localizados en lo alto.

## **Métodos**

### **Áreas de estudio**

**Ixtenco.** Es una localidad del estado de Tlaxcala (Fig. 1), forma parte del municipio de Ixtenco (Secretaría de Desarrollo Social, 2013a), que se encuentra entre 19° 14' y 19° 17' de latitud N, entre 97° 51' y 97°59' de longitud O, y entre 2, 500 y 3, 000 m s.n.m de altitud. El clima es templado o semifrío subhúmedo con lluvias en verano (entre los meses de junio, julio, agosto y septiembre); el intervalo de temperatura es 8 –16°C; y el intervalo de precipitación es 600 – 1, 100 mm (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009a).

En el municipio, el uso del suelo y vegetación (Fig. A1) está conformado por 84% de agricultura, 9% de zona urbana, 6% de pastizal y 1% de bosque (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009). En el municipio de Ixtenco se han registrado 7, 080 habitantes (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2016a); 6, 741 habitantes formaban parte de la localidad de Ixtenco, en 2010 (Secretaría de Desarrollo Social, 2013a).

**Huamantla.** Es una localidad del estado de Tlaxcala (Fig. 1), forma parte del municipio de Huamantla (Secretaría de Desarrollo Social, 2013b), que se encuentra entre 19° 11' y 19° 27' de latitud N, entre 97° 47' y 98°02' de longitud O, y entre 2, 400 y 4, 400 m s.n.m. de altitud. El clima es templado, semifrío o frío subhúmedo con lluvias en verano (entre los meses de junio, julio, agosto y septiembre); el intervalo de temperatura es 2 – 16°C; y el intervalo de precipitación es 500 – 1, 100 mm (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009b).

En el municipio, el uso del suelo y vegetación (Fig. A2) se conforma por 70% de agricultura, 8% de zona urbana, 12% de bosque, 7% matorral, 2% de pastizal y 1% de pradera de alta montaña (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009). La población del municipio de Huamantla es 92,887 habitantes (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2016b); 51,996 habitantes formaban parte de la localidad de Huamantla, en 2010 (Secretaría de Desarrollo Social, 2013b).

**Puebla.** La capital del estado de Puebla es Heroica Puebla de Zaragoza (Fig. 1), esta localidad forma parte del municipio de Puebla (Secretaría de Desarrollo Social, 2013c), que se encuentra entre 18° 50' y 19° 14' de latitud N, entre 98° 01' y 98° 18' de

longitud O, y entre 1, 980 y 4, 500 m s.n.m. de altitud. El clima es templado o semifrío subhúmedo con lluvias en verano (entre los meses de junio, julio, agosto y septiembre); el intervalo de temperatura es 2 – 16°C; y el intervalo de precipitación es 500 – 1, 100 mm (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009c).

En el municipio, el uso del suelo y vegetación (Fig. A3) se conforma por 42% de zona urbana, 25% de agricultura, 15% de pastizal, 12% de bosque de encino y el 1% fue no aplicable (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2009c). El municipio de Puebla cuenta con 1' 576, 259 habitantes (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2016b); 1' 434, 062 habitantes formaban parte de Heroica Puebla de Zaragoza, en 2010 (Secretaría de Desarrollo Social, 2013c).



**Figura 1.** *Ubicación de las localidades de estudio*

La letra “I” corresponde a Ixtenco; la “H”, a Huamantla; y la “P”, a Puebla).

## Diseño del estudio

En mi investigación, consideré distintas variables independientes (i.e. factores, Cuadro 3) que se explicarán en los siguientes apartados.

**Cuadro 3. Factores y los niveles correspondientes que se usaron para tomar datos de las aves**

<b>Factor</b>	<b>Niveles</b>		
<b>Urbanización</b>	Urbanización menor	Urbanización intermedia	Urbanización mayor
<b>Especie</b>	<i>Columba livia</i> <i>Columbina inca</i>	<i>Haemorrhous mexicanus</i> <i>Passer domesticus</i>	<i>Streptopelia decaocto</i> <i>Toxostoma curvirostre asiatica</i>
<b>Exposición</b>	Ave en el suelo		Ave en lo alto
<b>Sexo</b>	Hembra		Macho
<b>Gregarismo</b>	Ave gregaria (En grupos conespecificos heteroespecificos)	(En grupos mixtos)	Ave solitaria
<b>Modalidad de huida</b>	Escapes andando	Escapes corriendo	Escapes volando
<b>Accesibilidad de refugio</b>	Refugio en el suelo		Refugio en lo alto

**Urbanización.** Los niveles que conforman el factor urbanización forman un gradiente de urbanización. En este gradiente se incluyeron tres localidades: Ixtenco, Huamantla y Puebla (Ver *Áreas de Estudio*). Con base en la población de cada sitio que conformó el gradiente de urbanización (Cervera Flores y Rangel González, 2015), para nombrar los niveles del factor urbanización, en esta investigación utilicé los siguientes términos: urbanización menor, urbanización intermedia y urbanización mayor. Éstos corresponden a: Ixtenco, Huamantla y Puebla, respectivamente.

El Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) considera como localidades urbanas a “todas las Cabeceras Municipales y las que cuentan con una población de 2,500 o más habitantes” (INEGI, 2005). Las tres localidades que conformaron el gradiente son urbanas pero difieren en urbanización, porque varía el total de población entre ellas (Cervera Flores y Rangel González, 2015; INEGI, 2016a, 2016b).

**Especies.** Estudié el comportamiento de 8 especies de aves (Cuadro 4), 4 del orden Passeriformes y 4 de Columbiformes. Dichas passerinas forman parte de las 35 especies de ese orden más comunes en sitios urbanos de México (González-Oreja, 2011).

**Cuadro 4.** *Lista de especies de aves urbanas que se incluyen en este estudio*

<b>Especie</b>	<b>Orden</b>
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Passeriformes
<i>Passer domesticus</i>	Passeriformes
<i>Haemorhous mexicanus</i>	Passeriformes
<i>Toxostoma curvirostre</i>	Passeriformes
<i>Streptopelia decaocto</i>	Columbiformes
<i>Zenaida asiática</i>	Columbiformes
<i>Columba livia</i>	Columbiformes
<i>Columbina inca</i>	Columbiformes

**Exposición.** Este factor hace referencia a la posición en la que estaban las aves respecto al suelo. La aproximación que los humanos llegan a tener hacia las aves cotidianamente, ocurre cuando aquéllos caminan. Por tanto, cuando las aves también están en el suelo están más expuestas a la aproximación humana que cuando perchan en lo alto (i. e. en un árbol, cable, muro). Como Blumstein *et al.* (2004a), registré si las aves estaban en el suelo o no.

**Sexo.** Indiqué si las aves eran hembras o machos únicamente en las especies con dimorfismo sexual; es decir: Pinzón Mexicano, Gorrión Doméstico y Zanate Mayor. Pues, en general, el sexo puede influir en las diferencias en comportamiento de evitación (Møller *et al.*, 2019).

**Gregarismo.** Para evaluar el gregarismo, registré si cada ave, cuyo comportamiento se analizó, estaba solitaria o gregaria, en un radio menor a 10 m, aconsejado por Fernández-Juricic *et al.* (2001b). Si el ave estaba en un grupo, anoté si era un grupo conespecífico, heteroespecífico, o mixto (conformado por individuos de la especie focal y de otras especies). En síntesis, consideré 4 niveles: ave solitaria (UNO), ave en grupo conespecífico (CON), ave en grupo heteroespecífico (HET), y ave en grupo mixto (MIX).

**Modalidad de huida.** Como Rodríguez-Prieto *et al.* (2008), registré la modalidad de huida de las aves: Escapes caminando (WALK), corriendo (RUN) o volando (FLY); porque las aves terrestres pueden presentar esas modalidades de huida.

**Ubicación del refugio.** Además, siempre que me fue posible observar la ubicación del refugio, registré si estaba en el suelo o no; pues difiere la frecuencia de refugios a los que acuden las aves entre especies (Fernandez-Juricic *et al.*, 2002). Consideré como refugio alto si estaba a más de 2 m de altura (i. e. árbol, muro, luminaria, cable eléctrico, etc); y como refugio a nivel de suelo, los que se encontraban a menos de 2 m de altura.

### ***Diseño de muestreo***

En el centro más urbano de cada localidad hice itinerarios, que constaban de 6 segmentos de 500 m: 3 E-O y 3 N-S (Fig. 2). Los segmentos de cada grupo eran paralelos, y se encontraban separados por un mínimo de 250 m.

### ***Medición de distancias de evitación***

En las tres localidades, realicé las observaciones entre las 07:00 y las 11:00 horas, durante la temporada de reproducción, de marzo a junio de 2019. En cada localidad, inicié el itinerario en diferente orden; y usaba ropa oscura.



**Figura 2.** *Ubicación de los itinerarios en cada localidad*  
a. Puebla, b. Huamantla, y c. Ixtenco.

Durante el itinerario, al identificar un ave que perteneciera a las especies consideradas en este estudio (Cuadro 4), registraba la especie, su posición respecto al

suelo (en el suelo o en lo alto) y su sexo, si era posible. Como propusieron Fernández-Juricic *et al.* (2001a), cuando me encontraba con un grupo de aves, seleccionaba un individuo antes de comenzar el acercamiento para centrarme en el comportamiento de éste. Finalmente, me acercaba al ave, si no había personas ni vehículos cerca (Fernández-Juricic *et al.*, 2001a), que se movieran o se desplazaran alterándola.

Utilicé un telémetro láser (Scout™ 1000 ARC™, marca Bushnell®) y un flexómetro de 8 m, para calcular:

- 1) La *distancia de alerta* (AD, por sus siglas en inglés), distancia en la que el ave examina su entorno ante un sujeto que se aproxima (Fernández Juricic *et al.*, 2001b; Blumstein, 2014).
- 2) La *distancia de inicio de huida* (FID, por sus siglas en inglés), distancia en la que escapa el ave ante lo que considera como una amenaza que se aproxima (Blumstein, 2003).

Caminé linealmente hacia el ave focal a una velocidad constante (1 paso/s); en cuanto el ave alzó la cabeza o manifestó movimientos de su cabeza que indicaran que examinaba su entorno (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b), registré los valores para la *distancia de alerta*; por último, los valores de *FID*, cuando el ave escapó.

Excluí de la muestra cualquier ave que se inquietase por algún ruido (Fernández-Juricic *et al.*, 2001a), o que volase por motivos ajenos a mi acercamiento.

Por último, registré la modalidad de escape efectuada por el ave y la ubicación del refugio al que acudió, si fue posible de observar.

### **Análisis estadísticos**

Transformé logarítmicamente las dos variables de respuesta AD y FID antes de realizar los análisis estadísticos en los programas: R 3.6.2 (R Core Team, 2019), mediante el paquete Rcmdr (Fox, 2005), y RStudio 1.2.5033 (RStudio Team, 2019). Además de esto, exploré gráficamente si los análisis cumplían con las premisas de los análisis paramétricos y no hubo violaciones notables de las premisas de los modelos.

**Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID.** Para determinar si había efecto de los factores en las distancias de evitación de las aves: Primero, efectué análisis de cada una de las cuatro combinaciones de dos factores (Punto 1) para ambas variables de respuesta. Luego, llevé a cabo algunos análisis con

un sólo factor (Puntos 2 y 3), para ambas variables de respuesta.

A continuación enlisto las combinaciones de dos factores:

1. Exposición x Sexo (a partir de ahora: Expo x Sexo)
2. Sexo x Urbanización (a partir de ahora: Sexo x Urb)
3. Gregarismo x Urbanización (a partir de ahora: Greg x Urb) - Consideraré sólo dos niveles en la variable gregarismo: ave solitaria y ave gregaria.
4. Urbanización x Especie (a partir de ahora: Urb x Especie)

**Punto 1.** En las especies que registré en los tres sitios del gradiente de urbanización (Cuadro 5), analicé por separado las dos variables de respuesta (AD y FID) para evaluar si había efecto de cada combinación de factores en éstas, de la siguiente manera:

**1)** Puse a prueba la hipótesis 1, mediante un análisis de varianza (ANOVA, por iniciales en inglés) de dos factores, por medio de un modelo con interacción (factor 1 x factor 2) (Logan, 2010).

1a) Si encontré un efecto estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ) en la interacción, entonces analicé los efectos principales simples de uno de esos factores en cada nivel del otro factor (Logan, 2010): Tras realizar un ANOVA de un factor en cada subconjunto de datos, llevé a cabo comparaciones múltiples Post-hoc tipo Tukey (Logan, 2010) y finalicé el análisis.

1b) Si no hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción, entonces proseguí al *paso 2*).

**2)** Determiné si en el ANOVA de dos factores hubo efecto de alguno de los factores:

2a) Si encontré diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) en el efecto de uno o ambos factores, seguí al *paso 3*).

2b) Si no encontré diferencias estadísticamente significativas en ningún factor, entonces terminé el análisis.

**3)** Identifiqué en qué factores del ANOVA de 2 factores del *paso 1*) hubo un efecto estadísticamente significativo:

**Cuadro 5.** Especies incluidas en los análisis de cada variable de respuesta (AD y FID), según las combinaciones de factores

Especie	Expo x Sexo	Sexo x Urb	Greg x Urb	Urb x Especie
<i>C. livia</i>			+	*
<i>C. inca</i>			+	*
<i>H. mexicanus</i>	+			
<i>P. domesticus</i>	+	+	+	*
<i>Q. mexicanus</i>	+		+	*
<i>S. decaocto</i>			+	-
<i>T. curvirostre</i>			.	
<i>Z. asiática</i>			.	

Sólo dos niveles se usaron en el factor gregarismo: ave solitaria y gregaria. El signo más (+) simboliza que en esa especie el análisis se realizó individualmente. El asterisco (\*) simboliza que esas especies se agrupan en un solo análisis; mientras que el guión (-) simboliza que en esa especie, la urbanización fue el único factor que se analizó, al realizarse el análisis individualmente. El punto (.) simboliza que, al sólo tener muestras de un sitio, el gregarismo fue el único factor que se analizó.

3a) Si existieron diferencias estadísticamente significativas en dos factores, continué con el procedimiento de análisis a partir del paso 4), primero para un factor y después para el otro.

3b) Si encontré diferencias estadísticamente significativas en un factor, entonces proseguí al *paso 4)*.

**4)** Dependiendo del número de niveles que formaban parte del factor en el análisis que se había realizado:

4a) Cuando el factor estaba conformado por dos niveles, terminé el análisis.

4b) Si ese factor tenía 3 o más niveles, realicé comparaciones múltiples Post-hoc tipo Tukey (Logan, 2010) y concluí el análisis.

**Punto 2.** Después, analicé por separado las dos variables de respuesta para evaluar si había efecto de la urbanización en la AD y la FID, mediante una prueba T de

Welch (Logan, 2010), en la especie que registré únicamente en dos sitios del gradiente de urbanización (Paloma de Collar Turca).

**Punto 3.** Posteriormente, analicé por separado las dos variables de respuesta (la AD y la FID) para evaluar si había un efecto del gregarismo en cada especie, mediante una prueba T de Welch (Logan, 2010), en las especies para las que sólo obtuve datos en un sitio (Paloma Alas Blancas y Cuicacoche Pico Curvo).

**Diferencia de medias en términos relativos.** Hubo pares de medias que no cotejé mediante comparaciones múltiples Post-hoc tipo Tukey, porque fueron medias de algún factor con dos niveles. En esos casos, expresé el valor de la diferencia de medias de cada distancia de evitación como diferencia relativa (%), de tal manera que:

$$\text{Diferencia relativa} = \left( \frac{\text{valor en el nivel 1} - \text{valor en el nivel 2}}{\text{valor en el nivel 1}} \right) (100)$$

**Magnitud de efectos.** Después de efectuar comparaciones múltiples Post-hoc tipo Tukey, tanto la magnitud de los efectos sobre cada distancia de evitación como los intervalos de confianza al 95% (95%IC) los expresé como cambios relativos, en porcentaje (Nakagawa y Cuthill, 2007).

#### **Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente.**

Analicé las frecuencias de las modalidades de huida (WALK, RUN y FLY) entre especies a lo largo del gradiente de urbanización, al incorporar las distancias de evitación y el gregarismo (con los 4 niveles de este factor: UNO, CON, HET y MIX), mediante un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), que se llevó a cabo en el software CANOCO 5.0 (ter Braak y Smilauer, 2012; Šmilauer y Lepš, 2014).

Antes de realizar el PCA, para hacer que los datos medidos en escalas diferentes fueran comparables más fácilmente, se aplicó a las variables de distancia (AD y FID) una transformación logaritmo [ $y' = \log(y + 0.1)$ ]; y una transformación arco seno [ $y' = \text{asin}\left(\frac{y}{100}\right)$ ] a las variables de gregarismo y modalidad de huida.

**Análisis de ubicación del refugio tras la huida.** Hice una prueba de  $X^2$  (Logan, 2010) para analizar posibles asociaciones en las frecuencias de los refugios. Además, realicé pruebas T de Welch (Logan, 2010) para comparar la AD y la FID que habían presentado las aves al refugiarse en el suelo y en lo alto. Expresé las medias como diferencias relativas (ver *Diferencia de medias en términos relativos*).

## Resultados

Con base en las hipótesis, expongo los resultados en tres secciones:

1. *Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID*
2. *Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente*
3. *Análisis de la ubicación del refugio tras la huida*

En todos los sitios que conforman el gradiente de urbanización, registré distancias de evitación de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor. Sin embargo, sólo obtuve registros de la Paloma de Collar Turca en los sitios de urbanización menor e intermedia; y de la Paloma Alas Blancas, sólo en el sitio de urbanización mayor.

Aunque registré distancias de evitación del Cuicacoche Pico Curvo en los sitios de urbanización menor y mayor, así como del Pinzón Mexicano en los tres sitios del gradiente, sólo las muestras del sitio de urbanización menor fueron susceptibles a ser analizadas debido a su tamaño (Cuicacoche Pico Curvo (n=29) y Pinzón Mexicano (n=40)).

### **1. Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID**

**1.1 Efecto de la exposición.** Para analizar esta variable utilicé los datos obtenidos en el sitio de urbanización menor. Véase Apéndice B para consultar resúmenes numéricos de la AD y la FID de estas especies y de cada combinación de los niveles de ambos factores: Exposición y sexo.

En el tramo de urbanización menor registré siete de las ocho especies estudiadas. Entre ellas, no estaba la Paloma Alas Blancas.

Luego, con base en los resultados que muestro en este apartado *Efecto de la exposición*, sólo consideré los registros de aves que se encontraban en el suelo para los análisis de otros factores: Sexo, gregarismo, urbanización, modalidad de huida y ubicación del refugio.

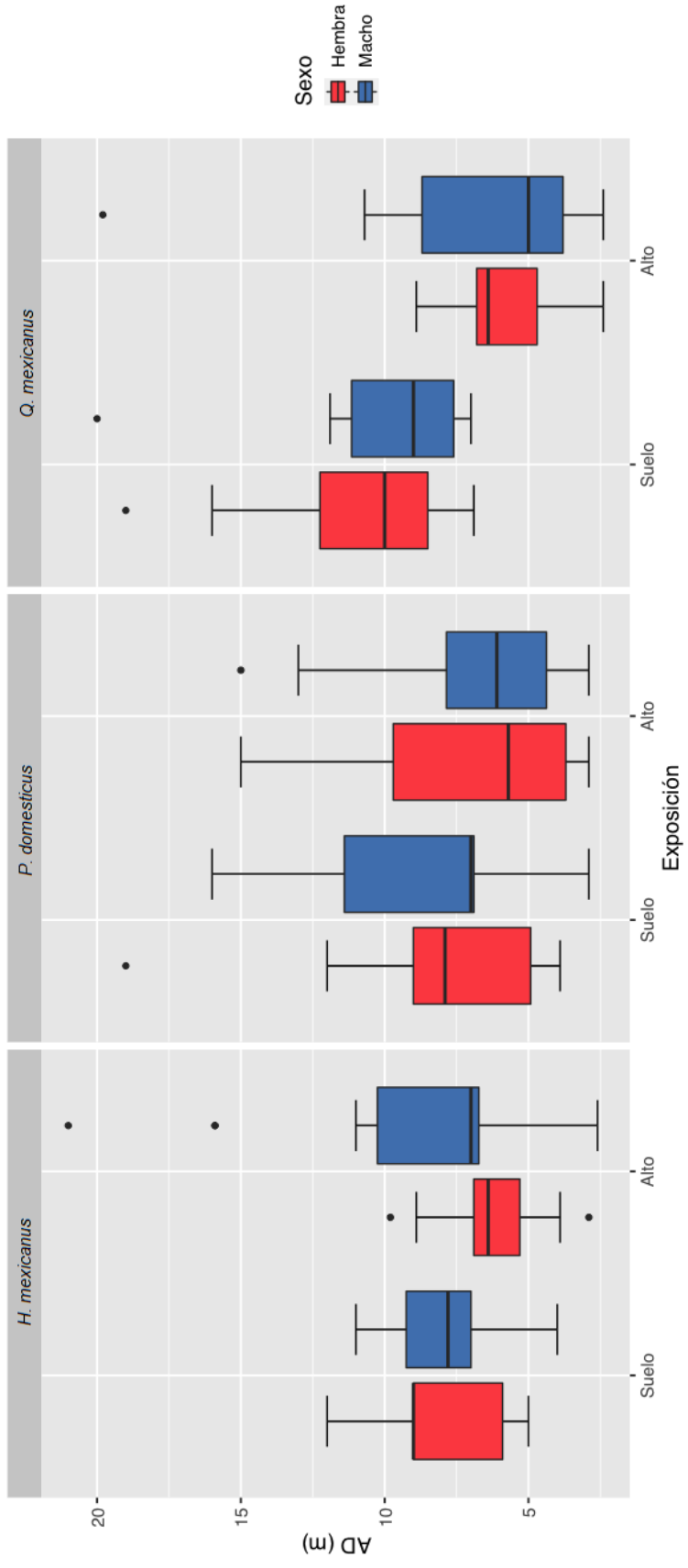
#### **1.1.1 Distancia de alerta.**

1.1.1.1 Especie cuyo resultado no apoya la hipótesis. No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre la exposición y el sexo del Pinzón Mexicano en la AD ( $p>0.05$ ); tampoco de la exposición ( $p>0.05$ ); ni del sexo ( $p>0.05$ )

(Fig. 3). En resumen, la media de la AD del Pinzón Mexicano fue 7.2 m (sd= 1.5; n= 40).

1.1.1.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. No encontré que la interacción entre la exposición y el sexo de Gorrión Doméstico tuviera un efecto estadísticamente significativo sobre la AD ( $p>0.05$ ). Sí hubo efecto de la exposición ( $F_{1,84}= 5.034$ ;  $p<0.01$ ) (Fig. 3); no del sexo ( $p>0.05$ ). La media de la AD del Gorrión Doméstico cuando los individuos se encontraban en el suelo fue 7.4 m (sd= 1.5; n= 41); mientras que cuando estaban en lo alto, 6.0 m (sd= 1.6; n= 47). En promedio, la AD de esta especie se redujo casi 19% de individuos en el suelo a aquéllos que se encontraban en lo alto (Fig. 3).

Tampoco hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción entre la exposición y el sexo del Zanate Mayor en la AD ( $p>0.05$ ). Sí hubo efecto de la exposición ( $F_{1,34}= 15.875$ ;  $p<0.001$ ) (Fig. 3); no del sexo ( $p>0.05$ ). La media de la AD del Zanate Mayor cuando los individuos se encontraban en el suelo fue 10.1 m (sd= 1.4; n= 20); mientras que cuando estaban en lo alto, 5.6 m (sd= 1.7; n= 18). En promedio, la AD se redujo cerca del 45% de individuos en el suelo a individuos que se encontraban en lo alto (Fig. 3).



**Figura 3.** Distancia de alerta de las aves según la exposición y el sexo

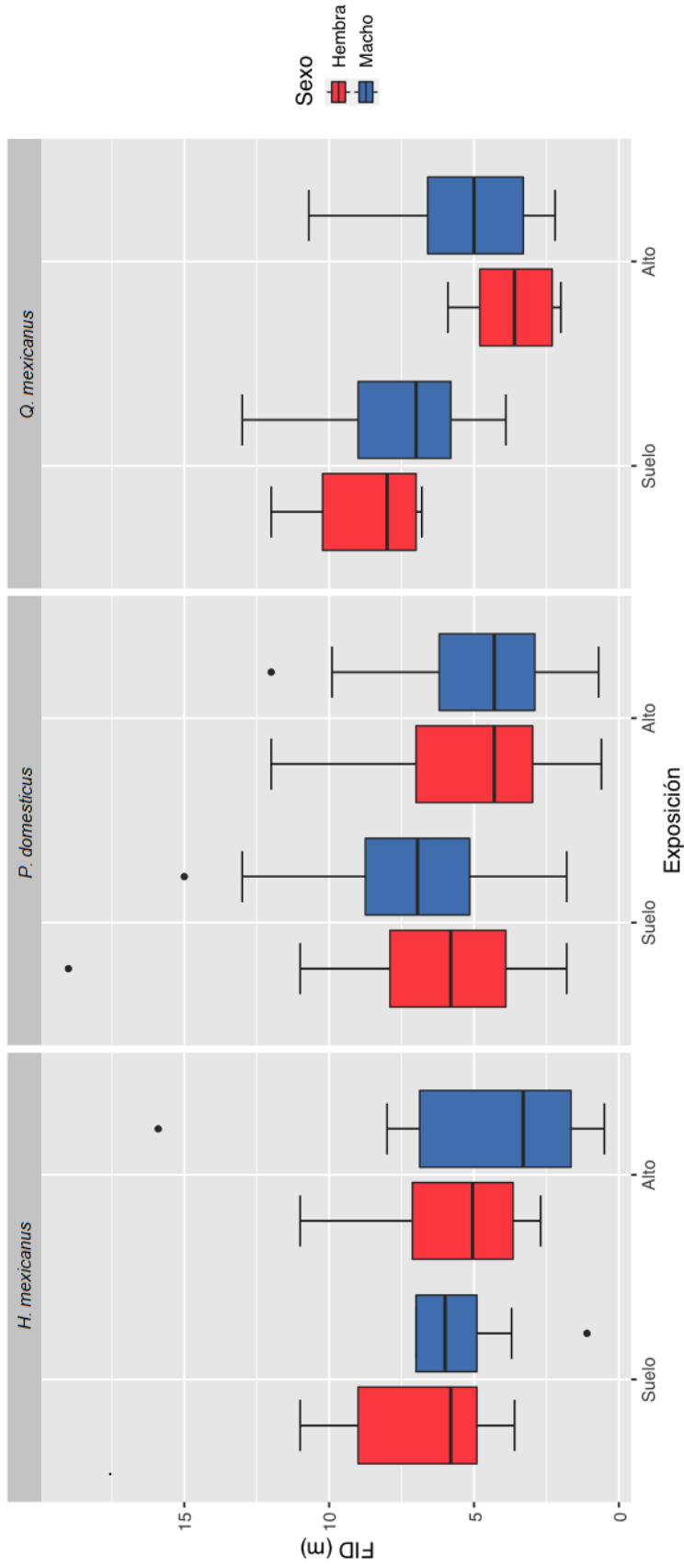
### **1.1.2 Distancia de inicio de huida.**

1.1.2.1 Especie cuyo resultado no apoya la hipótesis. No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre la exposición y el sexo del Pinzón Mexicano sobre la FID de esta especie ( $p>0.05$ ); tampoco efecto de la exposición ( $p>0.05$ ); ni del sexo ( $p>0.05$ ). En resumen, la media de la FID del Pinzón Mexicano fue 4.3 m (sd= 2.1; n= 40) (Fig. 4).

1.1.2.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. Aunque no encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre la exposición y el sexo del Gorrión Doméstico sobre la FID de esta especie ( $p>0.05$ ), sí hubo efecto de la exposición ( $F_{1,112}= 10.810$ ;  $p<0.01$ ) (Fig. 4), pero no del sexo ( $p>0.05$ ). La media del Gorrión Doméstico cuando los individuos se encontraban en el suelo fue 5.8 m (sd= 1.6; n= 51); mientras que cuando estaban en lo alto, 4.1 m (sd= 1.9; n= 61). En promedio, la FID de esta especie se redujo prácticamente el 29% de individuos en el suelo a aquéllos que se encontraban en lo alto (Fig. 4).

Tampoco resultó estadísticamente significativo el efecto de la interacción entre la exposición y el sexo del Zanate Mayor sobre la FID de esta especie ( $p>0.05$ ); sí hubo efecto de la exposición ( $F_{1,35} = 33.170$ ;  $p<0.001$ ) (Fig. 4); aunque no del sexo ( $p>0.05$ ). La media del Zanate Mayor cuando los individuos se encontraban en el suelo fue 8.0 m (sd= 1.3; n= 21); cuando estaban en lo alto, 3.9 m (sd= 1.6; n= 18). En promedio, la FID de esta especie se redujo cerca del 51% de individuos en el suelo a aquéllos que se encontraban en lo alto (Fig. 4).

Con base en los resultados que muestro en este apartado “*Efecto de la exposición*”, sólo consideraré los registros de aves que se encontraban en el suelo para los análisis de otros factores: Sexo, gregarismo, urbanización, modalidad de huida y ubicación del refugio.



**Figura 4.** Distancia de inicio de huida de las aves según la exposición y el sexo

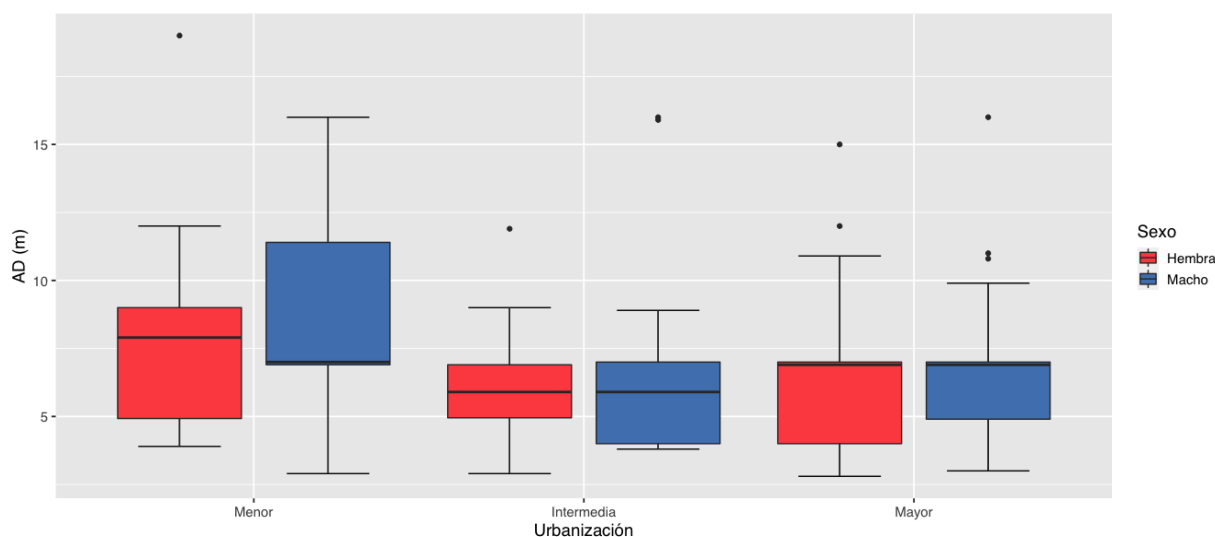
**1.2 Efecto del sexo.** Para analizar el sexo, usé los datos obtenidos del Gorrión Doméstico. Esta especie estuvo presente en los tres sitios del gradiente de urbanización. Véase Apéndice C para consultar resúmenes numéricos de la AD y la FID de esta especie y de cada combinación de los niveles de ambos factores: Sexo y urbanización.

En las otras especies sexadas a distancia, el Zanate Mayor y el Pinzón Mexicano, no obtuve tal muestra equilibrada. Por ello, no analicé el efecto del sexo sobre las distancias de evitación en ambas especies.

**1.2.1 Distancia de alerta.** No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el sexo y la urbanización en la AD del Gorrión Doméstico ( $p > 0.05$ ); tampoco del sexo ( $p > 0.05$ ); pero sí de la urbanización ( $F_{2,141} = 4.603$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 5).

La media antitransformada de la AD del Gorrión Doméstico en el sitio de urbanización menor fue 7.4 m (sd= 1.5; n= 41); en el sitio de urbanización intermedia, 5.9 m (sd= 1.4; n= 52); y en el sitio de urbanización mayor, 6.11 m (sd= 1.5; n= 52).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la AD del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.05$ ); también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.05$ ); pero no entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 5).



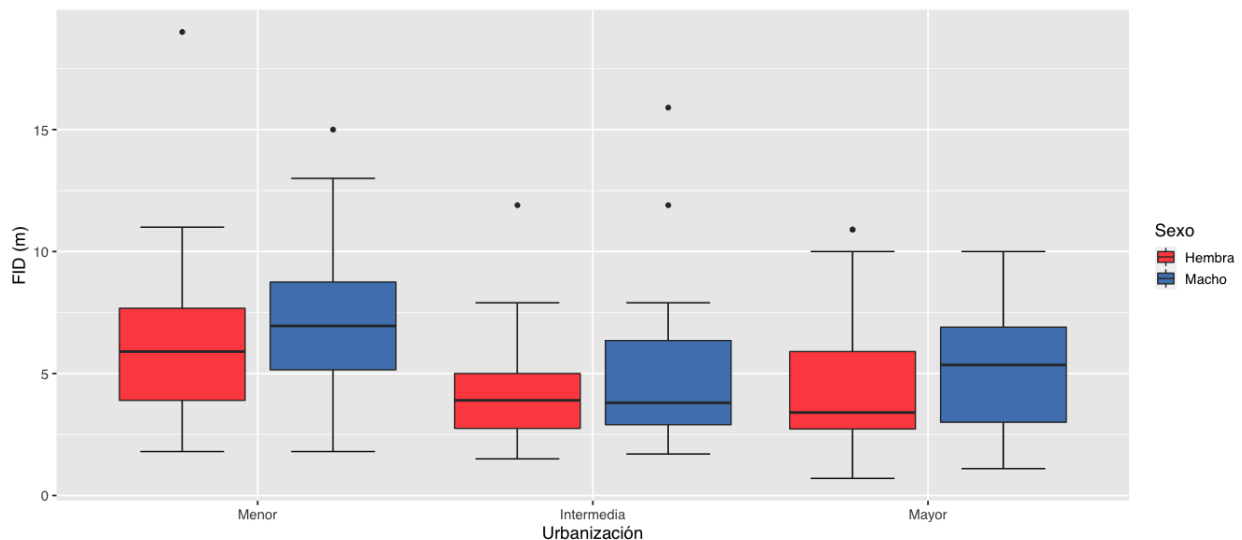
**Figura 5.** Distancia de alerta en hembras y machos de *P. domesticus* a lo largo del gradiente de urbanización

En promedio, la AD se redujo prácticamente 22% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un intervalo de confianza al 95% (95%CI, por su abreviatura en inglés) que va de casi 5% a casi 37%; también, 20% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi 2% a prácticamente el 34% (Fig. 5).

**1.2.2 Distancia de inicio de huida.** No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el sexo y la urbanización en la FID del Gorrión Doméstico ( $p > 0.05$ ); sí, del sexo ( $F_{1,181} = 5.613$ ;  $p < 0.05$ ); también, de la urbanización ( $F_{2,181} = 9.867$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 6).

La media en hembras de Gorrión Doméstico fue 4.2 m (sd= 1.8; n= 106); es decir, más corta que la media en los machos, que fue 4.9 m (sd= 1.7; n= 81). En promedio, la FID varió casi un -17% de hembras a machos de esta especie con un 95%CI que va de casi el -2% a prácticamente el -40% (Fig. 6).

La media del Gorrión Doméstico en el sitio de urbanización menor fue 5.8 m (sd= 1.6; n= 56); en el sitio de urbanización intermedia fue 4.0 m (sd= 1.6; n= 65); y en el sitio de urbanización mayor fue 4.1 m (sd= 1.8; n= 66).



**Figura 6.** Distancia inicio de huida en hembras y machos de *P. domesticus* a lo largo del gradiente de urbanización

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la FID del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.001$ ); también, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ); pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 6).

En promedio, la FID se redujo cerca del 33% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi el 15% a prácticamente 47%; también se redujo casi 32% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi el 14% a casi 46% (Fig. 6).

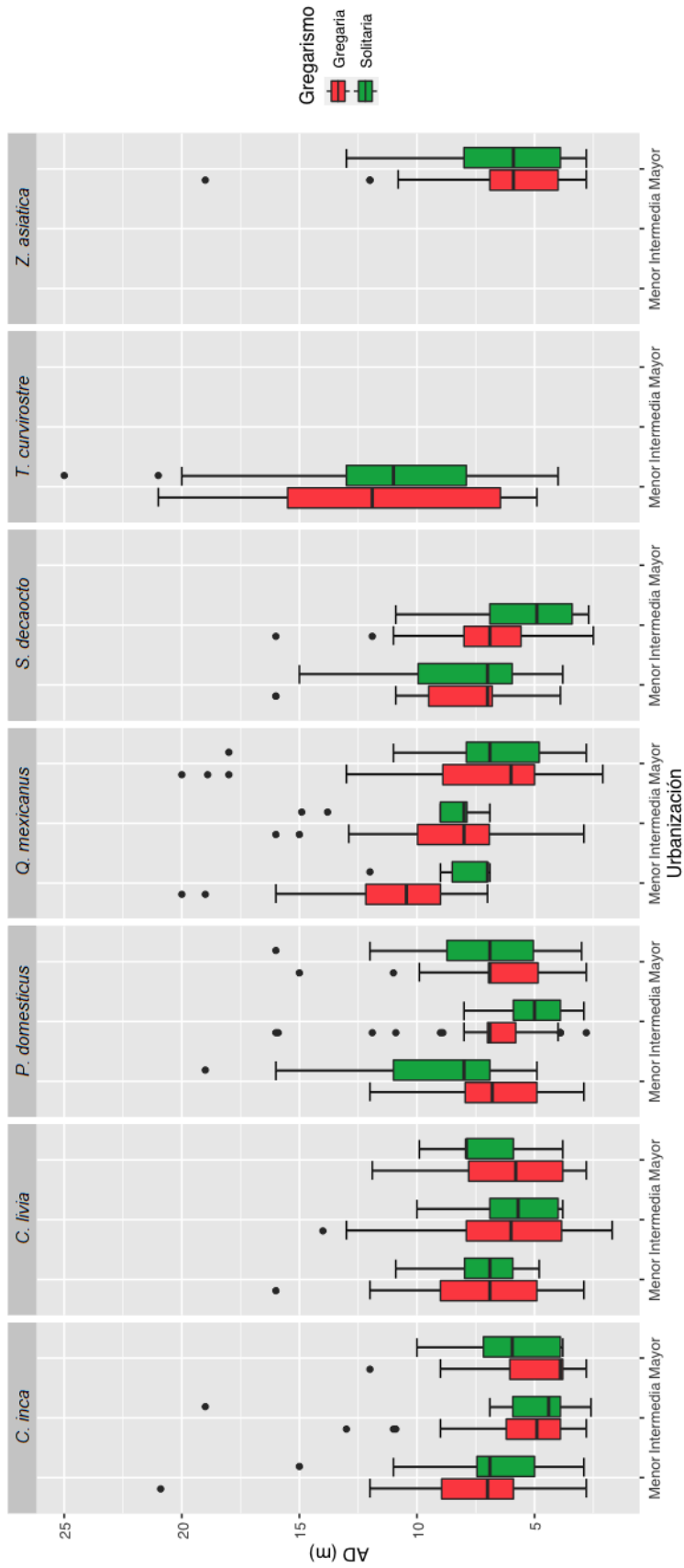
**1.3 Efecto del gregarismo.** En esta sección, para evaluar el efecto de esta variable en las distancias de evitación usé dos niveles de gregarismo: ave solitaria o gregaria. Véase Apéndice D para consultar resúmenes numéricos de la AD y la FID de estas siete especies y de cada combinación de los niveles de ambos factores: gregarismo y exposición.

#### **1.3.1 Distancia de alerta.**

1.3.1.1 Especies cuyos resultados no apoyan la hipótesis. No hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la AD de la Tortolita Cola Larga ( $p > 0.05$ ); tampoco, del gregarismo ( $p > 0.05$ ), pero sí, de la urbanización ( $F_{2,111} = 6.823$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 7). La media de esta especie en el sitio de urbanización menor fue 6.8 m (sd= 1.5; n= 38) en el sitio de urbanización intermedia fue 5.1 m (sd= 1.5; n= 44) y en el sitio de urbanización mayor fue 5.0 m (sd= 1.5; n= 35).

Hubo diferencias estadísticamente significativas entre las medias de la AD de la Tortolita Cola Larga en el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.001$ ); también, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ); pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 7).

En promedio, la AD se redujo cerca del 27% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi 8% a prácticamente 42%; también se redujo cerca del 24% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi el 3% a prácticamente 41% (Fig. 7).



**Figura 7. Efecto del gregarismo en la AD de las aves a través del gradiente de urbanización**

No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la AD de la Paloma Doméstica ( $p>0.05$ ); tampoco, del gregarismo ( $p>0.05$ ) (Fig. 7), pero sí, de la urbanización ( $F_{2,138}= 3.114$ ;  $p<0.05$ ). La media de esta especie en el sitio de urbanización menor fue 6.9 m (sd= 1.5; n= 48); en el sitio de urbanización intermedia, 5.6 m (sd= 1.6; n= 56); y en el sitio de urbanización mayor, 5.9 m (sd= 1.5; n= 40).

No hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la AD de la Paloma Doméstica en el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p= 0.0507$ ); tampoco, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p>0.05$ ), ni entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p>0.05$ ) (Fig. 7).

No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la AD del Zanate Mayor ( $p>0.05$ ); tampoco del gregarismo ( $p>0.05$ ) (Fig. 7), pero sí, de la urbanización ( $F_{2,112} = 7.464$ ;  $p<0.001$ ). La media de esta especie en el sitio de urbanización menor fue 10.0 m (sd= 1.4; n= 22); en el sitio de urbanización intermedia, 8.3 m (sd= 1.4; n= 46); y en el sitio de urbanización mayor, 6.8 m (sd= 1.6; n= 50).

No hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la AD del Zanate Mayor entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p>0.05$ ); pero sí, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p<0.05$ ); también, el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p<0.05$ ) (Fig. 7).

En promedio, la AD se varió cerca del -36%, del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de prácticamente -78% a casi -5%; pero se redujo cerca del 21% del sitio de urbanización intermedia al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de casi 3% a 36% (Fig. 7).

No encontré efecto estadísticamente significativo del gregarismo en la AD del Cuicacoche Pico Curvo ( $p>0.05$ ) (Fig. 7). En resumen, la media en esta especie fue 10.4 m (sd= 1.6; n= 26).

Tampoco hubo efecto estadísticamente significativo del gregarismo en la AD de la Paloma Alas Blancas ( $p > 0.05$ ) (Fig. 7). En resumen, la media de esta especie fue 5.8 m (sd= 1.6; n= 45).

1.3.1.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. Sí encontré un efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la AD del Gorrión Doméstico ( $F_{2,151} = 7.721$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 7).

El efecto principal del gregarismo en la AD de esta especie al considerar cada nivel de urbanización fue el siguiente: Hubo efecto en el sitio de menor urbanización menor ( $F_{1,151} = 9.277$ ;  $p < 0.05$ ); también, en el sitio de urbanización intermedia ( $F_{1,151} = 5.868$ ;  $p < 0.05$ ); pero no, en el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 7).

Al tomar en cuenta únicamente el sitio de urbanización menor, la media en aves gregarias fue 6.1 m (sd= 1.5; n= 19); es decir, fue menor a la de aves solitarias, cuya media fue 8.6 m (sd= 1.4; n= 25). La AD se redujo cerca del 30% de aves solitarias a gregarias con un 95%CI que va de prácticamente el 13% a casi el 45% (Fig. 7).

En contraste, al tomar en cuenta únicamente el sitio de urbanización intermedia, la media de aves gregarias fue 6.6 m (sd= 1.5; n= 31); es decir, mayor a la de aves solitarias, que fue 5.1 m (sd= 1.3; n= 25). La AD varió casi el -27% de aves solitarias a gregarias con un 95%CI que va de prácticamente el -6% a casi el -53% (Fig. 7).

Sin embargo, en el sitio de urbanización mayor, la media de aves gregarias no difirió de la obtenida en aves solitarias (Fig. 7). En resumen, la media de la AD del Gorrión Doméstico el sitio de urbanización mayor fue 6.2 m (sd= 1.5; n= 57).

El efecto de la urbanización en la AD del Gorrión Doméstico al considerar cada nivel de gregarismo fue el siguiente: En aves gregarias no hay efecto de la urbanización sobre la variable respuesta ( $p > 0.05$ ); pero en aves solitarias sí ( $F_{2,151} = 05.885$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 7).

La media en aves gregarias del Gorrión Doméstico no difirió a lo largo del gradiente de urbanización (Fig. 7). En resumen, la media de la AD en aves gregarias de esta especie fue 6.2 m (sd= 1.5; n= 81).

Por otro lado, la media de la AD en aves solitarias de esta especie en el tramo de menor urbanización fue 8.6 m (sd= 1.4; n= 25); en el sitio de urbanización

intermedia, 5.1 m (sd= 1.3; n= 25), y en el sitio de mayor urbanización, 6.6 m (sd= 1.6; n= 26).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la AD en aves solitarias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.05$ ); también, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.05$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 7).

En promedio, la AD de aves solitarias se redujo cerca del 42% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi 25% a prácticamente 55%; también se redujo 25% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi 4% a cerca del 43% (Fig. 7).

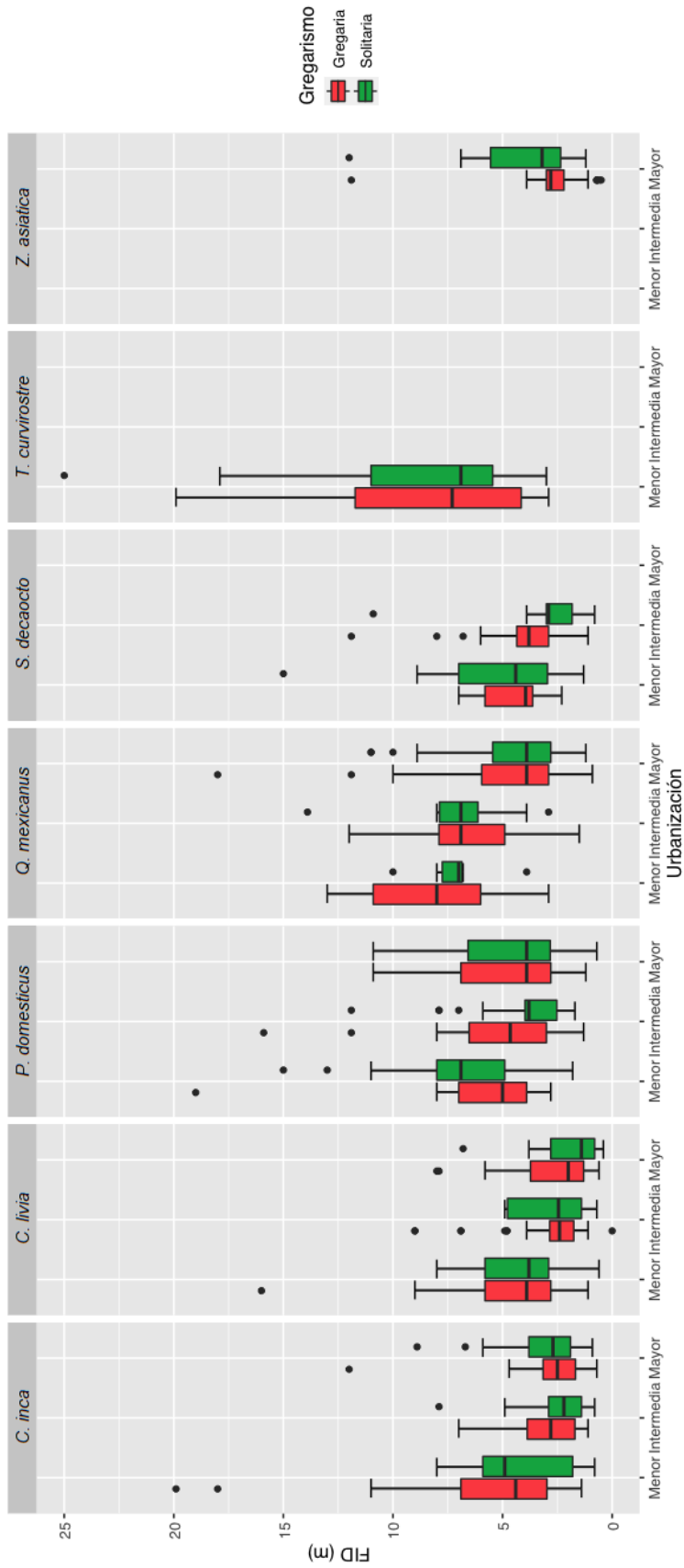
No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la AD de la Paloma de Collar Turca ( $p > 0.05$ ), pero sí, del gregarismo ( $F_{1,93} = 4.046$ ;  $p < 0.05$ ), y de la urbanización ( $F_{1,93} = 12.226$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 7).

La media en aves gregarias de esta especie fue 7.1 m (sd= 1.4; n= 55); es decir, más larga que la de solitarias, que fue 6.3 m (sd= 1.6; n= 42); es decir, la AD varió cerca del -11% de aves solitarias a gregarias con un 95%CI que va de casi -33% a prácticamente el -5% (Fig. 7).

La media de la AD de la Paloma de Collar Turca en el sitio de urbanización menor fue 7.7 m (sd= 1.4; n= 46), es decir mayor que en el sitio de urbanización intermedia, cuya media fue 6.0 m (sd= 1.5; n= 51). La media se redujo prácticamente 24% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi el 10% al 35% (Fig. 7).

### **1.3.2 Distancia de inicio de huida.**

1.3.2.1 Especies cuyos resultados no apoyan la hipótesis. No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la FID de la Tortolita Cola Larga ( $p > 0.05$ ); tampoco, del gregarismo ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8), sí, de la urbanización ( $F_{2,121} = 10.174$ ;  $p < 0.001$ ).



**Figura 8.** Efecto del gregarismo en la FID de las aves a través del gradiente de urbanización

La media de esta especie en el sitio de urbanización menor fue 4.2 m (sd= 2.0; n= 43); en el sitio de urbanización intermedia 2.5 m (sd= 1.7; n= 47); y en el sitio de urbanización mayor, 2.5 m (sd= 1.9; n= 37).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la FID del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p<0.01$ ), también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p<0.01$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p>0.05$ ) (Fig. 8).

En promedio, la FID se redujo cerca del 40% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi 57% a prácticamente 17%; también se redujo cerca del 37% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi 11% a prácticamente 55% (Fig. 8).

No hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la FID de la Paloma Doméstica ( $p>0.05$ ); ni del gregarismo ( $p>0.05$ ) (Fig. 8), pero sí de la urbanización ( $F_{2, 148} = 14.239$ ;  $p<0.001$ ).

En resumen, la media de esta especie en el sitio de urbanización menor fue 3.8 m (sd= 1.8; n= 54); en el sitio de urbanización intermedia fue 2.5 m (sd= 1.8; n= 57); y en el sitio de urbanización mayor fue 1.9 m (sd= 2.1; n= 43).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p<0.01$ ), también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p<0.001$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p>0.05$ ) (Fig. 8).

En promedio, la FID se redujo cerca del 36% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un con un 95%CI que va de casi 11% a prácticamente 54%; también se redujo cerca del 53% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de prácticamente 35% a casi 67% (Fig. 8).

No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la FID del Gorrión Doméstico ( $p>0.05$ ). Tampoco, del gregarismo ( $p>0.05$ ); pero sí, de la urbanización ( $F_{2,195} = 9.128$ ;  $p<0.001$ ) (Fig. 8).

En resumen, la media en el sitio de urbanización menor fue 5.8 m (sd= 1.6; n= 58); en el sitio de urbanización intermedia fue 4.0 m (sd= 1.7; n= 72); y en el sitio de urbanización mayor, 4.2 m (sd= 1.8; n= 71).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.01$ ); también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.01$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8).

En promedio, la FID se redujo cerca del 32% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi 14% a prácticamente 46%; también se redujo 29% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de casi 11% a prácticamente 44% (Fig. 8).

No encontré efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la FID del Zanate Mayor ( $p > 0.05$ ); tampoco, del gregarismo ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8); pero sí de la urbanización ( $F_{2,129} = 14.426$ ;  $p < 0.001$ ).

En resumen, la media en el sitio de urbanización menor fue 7.4 m (sd= 1.4; n= 23); en el sitio de urbanización intermedia fue 6.2 m (sd= 1.5; n= 55); y en el sitio de urbanización mayor, 4.1 m (sd= 1.8; n= 57).

No hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias de la FID del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p > 0.05$ ), pero sí, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ), también, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ) (Fig. 8).

En promedio, la FID se redujo cerca del 44% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de prácticamente 23% a casi 60%; además, se redujo cerca del 36% del sitio de urbanización intermedia al sitio de urbanización mayor, con un 95%CI que va de prácticamente 18% a casi 50% (Fig. 8).

No encontré efecto estadísticamente significativo del gregarismo en la FID del Cuicacoche Pico Curvo ( $p > 0.05$ ) (Fig. 8). En resumen, la media de esta especie fue 7.6 m (sd= 1.8; n= 29).

1.3.1.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. Hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción entre el gregarismo y la urbanización en la FID de la Paloma de Collar Turca ( $F_{1,111} = 5.307$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 8).

El efecto principal del gregarismo en la FID de esta especie fue el siguiente: En el sitio de menor urbanización, no hay efecto del gregarismo sobre la variable respuesta ( $p > 0.05$ ); pero en el sitio de urbanización intermedia, sí ( $F_{1,111} = 7.405$ ;  $p < 0.01$ ).

Por un lado, la media de la Paloma de Collar Turca en el sitio de urbanización menor fue 4.5 m (sd= 1.6; n= 50). Como se mencionó en el párrafo anterior, no difirió la FID entre aves gregarias y solitarias (Fig. 8).

En contraste, en el sitio de urbanización intermedia la media en aves gregarias fue 3.4 m (sd= 1.6; n= 39); es decir, mayor que la media que se registró en aves solitarias, de 2.4 m (sd= 1.7; n= 26). La FID disminuyó prácticamente -39% de aves solitarias a gregarias con un 95%CI que va de prácticamente -79% a casi -8% (Fig. 8).

El efecto principal de la urbanización en la FID de la Paloma de Collar Turca fue el siguiente: En aves gregarias no hay efecto de la urbanización sobre la variable respuesta ( $p > 0.05$ ), pero sí en aves solitarias ( $F_{1,111} = 23.393$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 8).

No difirió la media de aves gregarias entre el sitio de menor urbanización y el sitio de urbanización intermedia, así que la media en aves gregarias fue 3.7 m (sd= 1.6; n= 63).

En contraste, la media en aves solitarias en el sitio de menor urbanización fue 4.7 m (sd= 1.8; n= 26); es decir, mayor que en aves solitarias en el sitio de urbanización intermedia, donde la media fue 2.4 m (sd= 1.7; n= 26), pues la FID de aves solitarias se redujo casi 49% del sitio de menor urbanización al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi el 30% a prácticamente el 62% (Fig. 8).

Hubo efecto estadísticamente significativo del gregarismo en la FID de la Paloma Alas Blancas ( $t_{44.46} = -2.483$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 8). La media en aves gregarias fue 2.1 m (sd= 2.1; n= 25); mientras que en aves solitarias, 3.4 m (sd= 1.8; n= 22). La FID cambió cerca del -59% de aves gregarias a solitarias con un 95%CI que va de casi el -133% a prácticamente el -8%.

**1.4 Efecto de la urbanización.** Para analizar el efecto de la urbanización, en un sólo análisis incluí distancias de evitación de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor. Aparte, comparé las distancias de evitación de la Paloma de Collar Turca. Véase Apéndice E para consultar resúmenes numéricos de la AD y la FID de estas cinco especies a lo largo del gradiente de urbanización.

**1.4.1 Distancia de alerta.** En la interacción de los factores especie y urbanización, no encontré efecto estadísticamente significativo sobre la AD ( $p > 0.05$ ). Sin embargo, sí hallé efecto estadísticamente significativo de la urbanización ( $F_{2,524} = 18.473$ ;  $p < 0.001$ ); también, de la especie ( $F_{3,524} = 19.466$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 9).

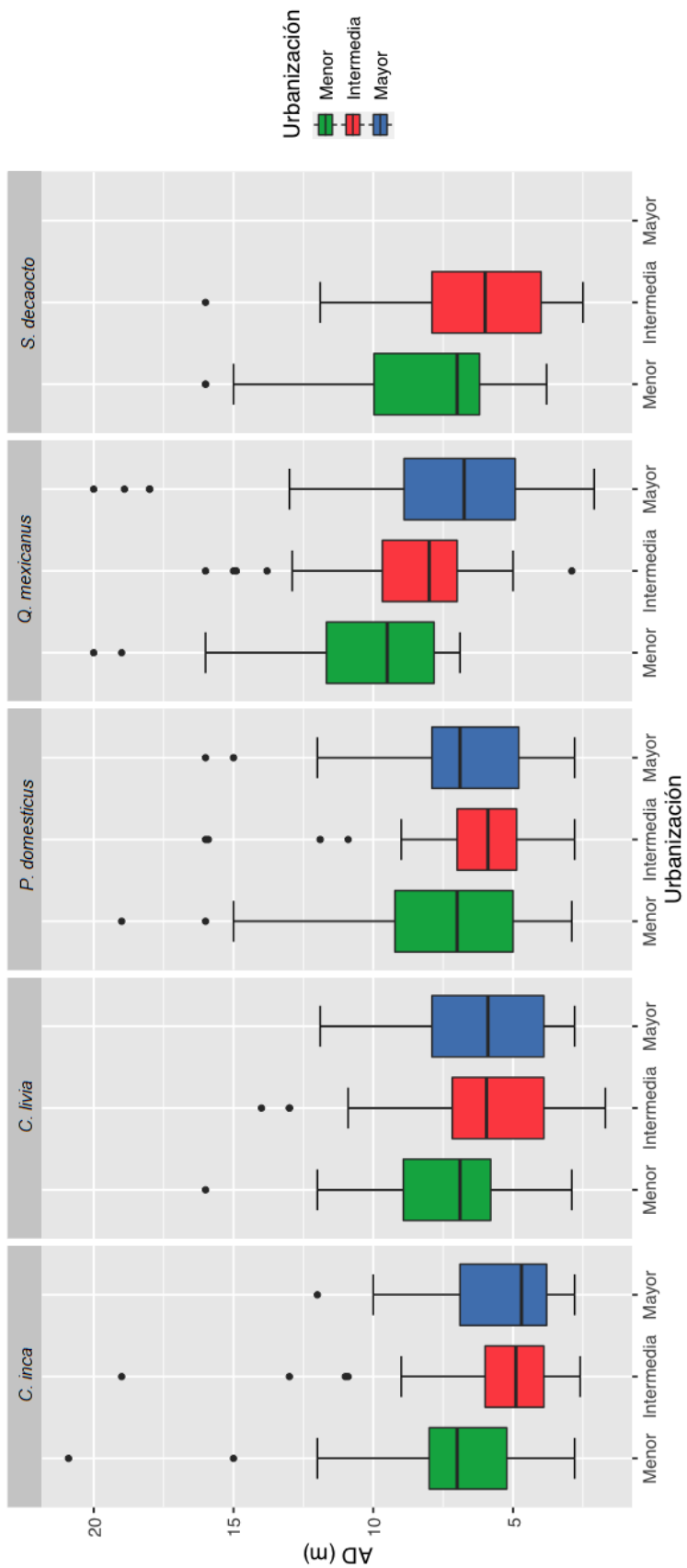
La media en el sitio de urbanización menor fue 7.4 m (sd= 1.5; n= 152); en el sitio de urbanización intermedia, 6.1 m (sd= 1.5; n= 202); y en el sitio de urbanización mayor, 6.0 m (sd= 1.5; n= 182).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.001$ ); también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 9).

En promedio, la AD se redujo cerca del 22% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un con un 95%CI que va de prácticamente 13% a casi 29%; también se redujo cerca del 24% del sitio de urbanización mayor al sitio de urbanización menor con un 95%CI que va de prácticamente 15% a casi 32% (Fig. 9).

La media de la AD en la Tortolita Cola Larga fue 5.6 m (sd= 1.5; n= 117); en la Paloma Doméstica, 6.1 m (sd= 1.5; n= 144); en el Gorrión Doméstico, 6.4 m (sd= 1.5; n= 157); y en el Zanate Mayor, 7.9 m (sd= 1.5; n= 118).

Además, en la Paloma de Collar Turca encontré un efecto del grado de urbanización en la AD ( $t_{94.047} = 3.218$ ;  $p < 0.002$ ) (mencionado en el apartado *Efecto del Gregarismo*) (Fig. 9). Como recordatorio, esta especie sólo estuvo presente en los sitios de urbanización menor e intermedia.



**Figura 9.** Distancia de alerta en las aves a lo largo del gradiente de urbanización

La media de la AD de la Paloma de Collar Turca en el sitio de urbanización menor fue 7.7 m (sd= 1.4; n= 46); es decir, mayor que la media en el sitio de urbanización intermedia, cuya media fue 6.0 m (sd= 1.5; n= 51). La media en esta especie se redujo cerca del 49% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi el 30% a prácticamente 62% (Fig. 9).

**1.4.2 Distancia de inicio de huida.** Hubo efecto estadísticamente significativo de la interacción entre la urbanización y la especie sobre la FID ( $F_{6,605} = 2.262$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 10).

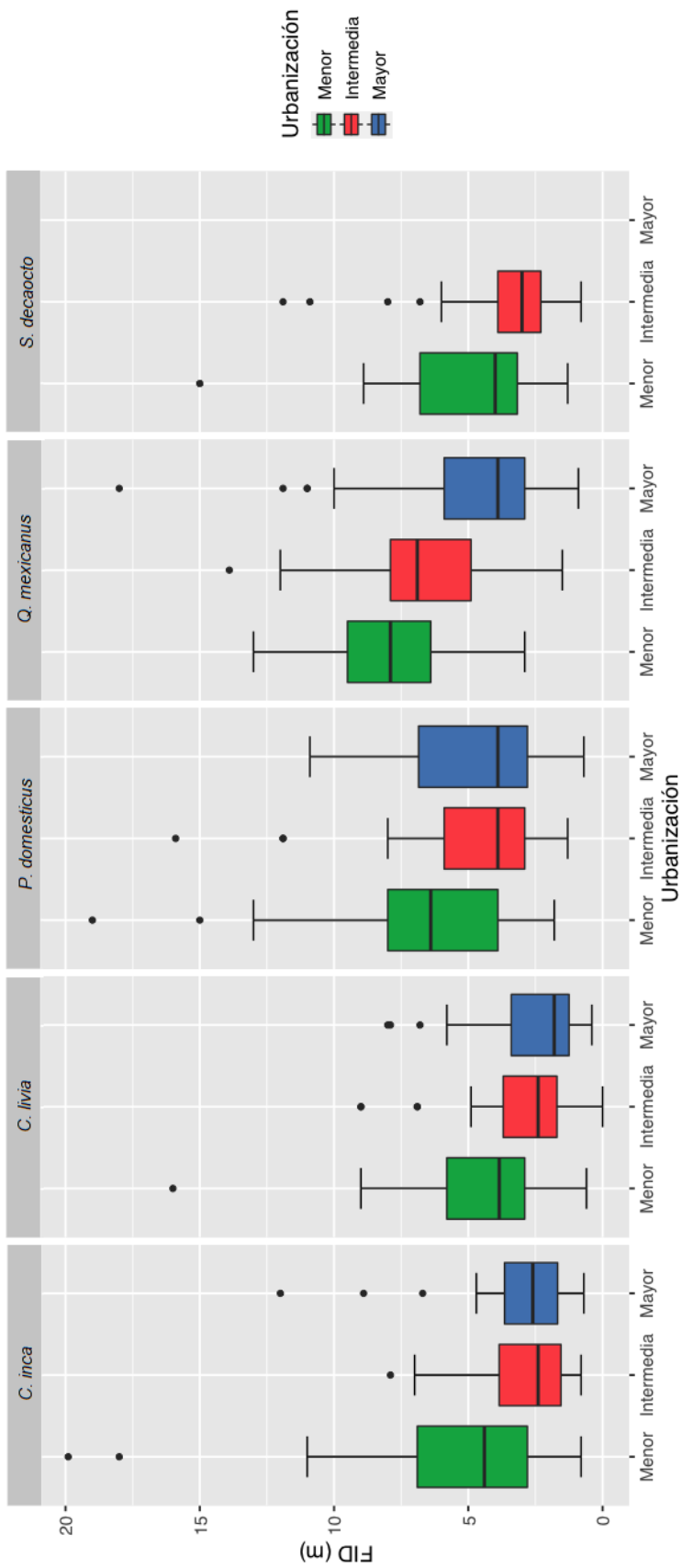
El efecto principal de la urbanización al considerar cada especie fue el siguiente: La urbanización tiene un efecto sobre la FID en la Tortolita Cola Larga ( $F_{2,605} = 5.700$ ;  $p < 0.01$ ), la Paloma Doméstica ( $F_{2,605} = 8.624$ ;  $p < 0.001$ ), el Gorrión Doméstico ( $F_{2,605} = 3.759$ ;  $p < 0.05$ ) y el Zanate Mayor ( $F_{2,605} = 5.7303$ ;  $p < 0.005$ ) (Fig. 10).

En la Tortolita Cola Larga, la media en el sitio de urbanización menor fue 4.2 m (sd= 2.0; n= 44); el sitio de urbanización intermedia, 2.5 m (sd= 1.7; n= 47); y en el sitio de urbanización mayor fue 2.4 m (sd= 1.8; n= 36).

Hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.001$ ), también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 10).

En promedio, la FID de la Tortolita Cola Larga se redujo 40% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de prácticamente 18% a casi 56%; también, se redujo cerca de 43% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de prácticamente 20% a casi 59% (Fig. 10).

En la Paloma Doméstica, la media de la FID en el sitio de urbanización menor fue 3.8 m (sd= 1.8; n= 54); el sitio de urbanización intermedia, 2.5 m (sd= 1.8; n= 57); y en el sitio de urbanización mayor, 1.9 m (sd= 2.1; n= 43).



**Figura 10.** Distancia de inicio de huida en las aves a lo largo del gradiente de urbanización

En la Paloma Doméstica, hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.01$ ), también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 10).

En promedio, la FID de la Paloma Doméstica se redujo cerca del 36% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi 13% a 52%; también, se redujo cerca del 50% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de casi 32% a prácticamente 64% (Fig. 10).

En el Gorrión Doméstico, la media de la FID en el sitio de urbanización menor fue 5.8 m (sd= 1.6; n= 58); en el sitio de urbanización intermedia, 4.0 m (sd= 1.7; n= 72); y en el sitio de urbanización mayor, 4.1 m (sd= 1.8; n= 71).

En el Gorrión Doméstico, hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p < 0.001$ ), también entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.01$ ), pero no, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p > 0.05$ ) (Fig. 10).

En promedio, la FID del Gorrión Doméstico se redujo cerca de 32% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización intermedia con un 95%CI que va de 14% a prácticamente 46%; también, se redujo cerca de 29% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de 11% a casi 44% (Fig. 10).

En el Zanate Mayor, la media de la FID en el sitio de urbanización menor fue 7.4 m (sd= 1.4; n= 23); en el sitio de urbanización intermedia, 6.1 m (sd= 1.5; n= 55); y en el sitio de urbanización mayor, 4.1 m (sd= 1.8; n= 57).

En contraste con lo obtenido en las otras especies, en el Zanate Mayor no hubo diferencia estadísticamente significativa entre las medias del sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización intermedia ( $p > 0.05$ ); pero sí, entre el sitio de urbanización menor y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ), también, entre el sitio de urbanización intermedia y el sitio de urbanización mayor ( $p < 0.001$ ) (Fig. 10).

En promedio, la FID del Zanate Mayor se redujo cerca de 46% del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de 27% a prácticamente 60%; pero se redujo cerca del 35% del sitio de urbanización intermedia al sitio de urbanización mayor con un 95%CI que va de 48% a prácticamente 18% (Fig. 10).

Además, el efecto principal de la especie en la FID al considerar cada nivel de urbanización fue el siguiente: En el sitio de menor urbanización, hay efecto de la especie sobre la variable respuesta ( $F_{3,605} = 3.454$ ;  $p < 0.05$ ); también, en el sitio de urbanización intermedia ( $F_{3,605} = 10.144$ ;  $p < 0.001$ ); de igual manera, en el sitio de urbanización mayor ( $F_{3,605} = 7.428$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 10).

Además, en la Paloma de Collar Turca encontré un efecto del grado de urbanización en la FID ( $t_{110,36} = 4.412$ ;  $p < 0.001$ ). Como recordatorio, esta especie sólo estuvo presente en los sitios de urbanización menor e intermedia. El efecto de la urbanización en esta especie implica que disminuyó la FID en el sitio de urbanización intermedia, en comparación con el de urbanización menor (Fig. 10).

La media de la FID de la Paloma de Collar Turca en el sitio de urbanización menor fue 4.5 m (sd= 1.6; n= 50); resultó mayor que en el sitio de urbanización intermedia, ahí la media fue 3.0 m (sd= 1.7; n= 65). El efecto de la urbanización en esta especie muestra que la FID se redujo cerca del 49% del sitio de urbanización menor al sitio urbanización intermedia con un 95%CI que va de casi el 30% a prácticamente 62% (Fig. 10).

## **2. Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente**

En este apartado muestro los resultados del análisis en torno a la modalidad de huida que registré justo después de medir la AD y la FID de las aves. Como recordatorio, las tres modalidades de huida registradas fueron: escapes caminando, corriendo y volando (WALK, RUN y FLY, respectivamente).

Para el análisis consideré: 1) la modalidad de huida de las cuatro especies que registré a través del gradiente de urbanización: la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor (en ellas estuvieron presentes las tres modalidades de huida). También, 2) las medias de la AD y la FID de estas especies a través del gradiente de urbanización. Por último, 3) el gregarismo de estas

especies, considerando cuatro niveles: UNO, ave solitaria; CON, ave en grupo conespecífico; HET, ave en grupo heteroespecífico; MIX, ave en grupo mixto (con individuos conespecíficos y heteroespecíficos).

Véase Apéndice F para consultar resúmenes numéricos de la AD y la FID de estas cuatro especies a lo largo del gradiente de urbanización, así como los porcentajes de las frecuencias de modalidades de huida que se registraron en cada una de ellas.

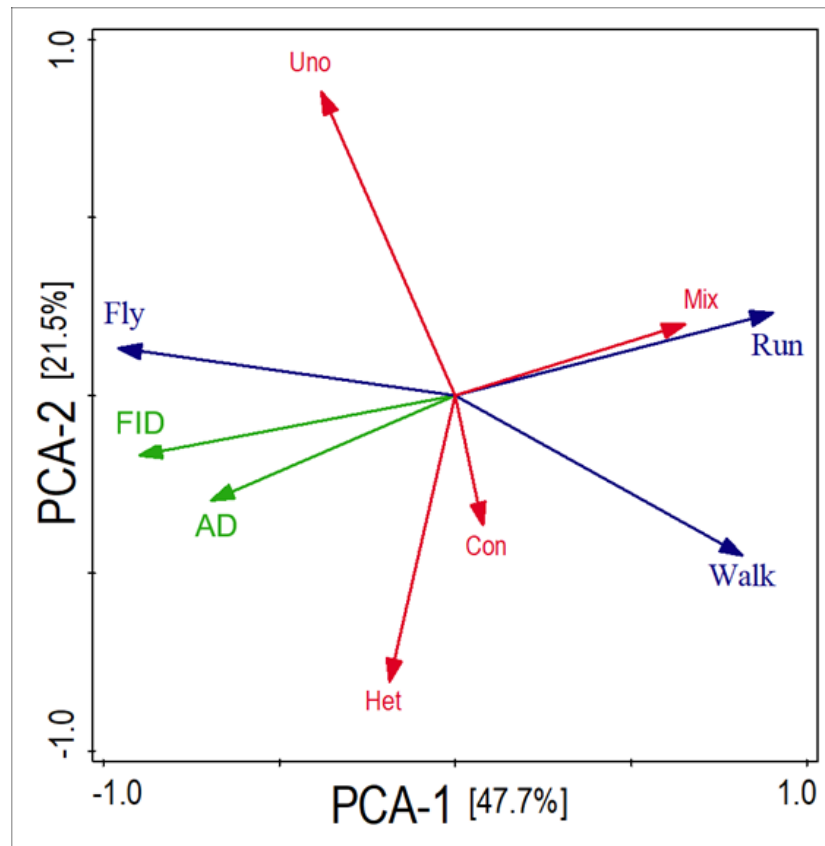
Los tres primeros ejes del PCA tuvieron un autovalor > 1, y en conjunto explicaron el 82% de la varianza total presente en los datos. Las tres variables que más contribuyeron al PCA, cada una con comunalidades > 90%, fueron dos variables de gregarismo (HET y CON), seguidas de una variable de modalidad de huida (FLY) (Cuadro 6). De las variables de evitación, sólo FID tuvo una comunalidad elevada (> 80%) (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Factores de carga de las variables que describen el comportamiento de las aves en los tres primeros ejes (Axes) del PCA realizado sobre la matriz de correlaciones

	Code	Comm. (%)	Axes		
			PCA-1	PCA-2	PCA-3
Grupos heteroespecíficos	<b>Het</b>	95.8	-0.19	-0.80	-0.53
Grupos conespecíficos	<b>Con</b>	94.0	0.08	-0.37	0.89
Escape volando	<b>Fly</b>	93.3	-0.96	0.13	0.02
No groups (Alone)	<b>Uno</b>	89.5	-0.38	0.85	-0.16
Escape andando	<b>Walk</b>	89.4	0.82	-0.45	-0.16
Escape corriendo	<b>Run</b>	87.0	0.90	0.23	0.02
FID	<b>FID</b>	83.2	-0.90	-0.17	-0.01
AD	<b>AD</b>	59.4	-0.69	-0.30	0.16
Grupos mixtos	<b>Mix</b>	46.6	0.65	0.20	0.02
<b>Eigenvalues</b>			4.3	1.9	1.2
<b>Expl. variation (%)</b>			47.7	21.5	12.8
<b>Cum. expl. variation (%)</b>			47.7	69.2	82.0

Las variables están ordenadas según valores decrecientes de comunalidad [Comm. (%)]. Se muestra el código de cada variable [Code], el autovalor (Eigenvalue), el porcentaje de la varianza total explicado por cada eje [Expl. variation (%)], y su valor acumulado [Cum. expl. variation (%)].

El primer eje del PCA (PCA-1: 47.7% de la varianza) definió un cambio en la modalidad de huida de las aves estudiadas a lo largo de las distancias de evitación; su extremo negativo quedó claramente asociado a elevados valores de FLY y FID (y, en menor medida, AD), mientras que su extremo positivo estuvo definido por altos valores de RUN y WALK (y, en menor medida, Mix) (Fig. 11).



**Figura 11.** Proyección de las variables (vectores) que describen el comportamiento de las aves en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado sobre la matriz de correlaciones. Las variables de gregarismo (UNO, CON, HET y MIX) están en **rojo**; en **azul**, las de modalidad de huida (WALK, RUN y FLY); y en **verde**, las distancias de evitación (AD y FID).

Por su parte, el segundo eje del PCA (PCA-2: 21.5% de la varianza) quedó definido por cambios en el gregarismo; su semieje negativo quedó ligado a altos valores de HET, mientras que su semieje positivo estuvo correlacionado con altos valores de UNO (Fig.11).

Primero, expongo patrones de cada variable respecto a la modalidad de huida por separado: gregarismo, distancias de evitación, urbanización y especie. Luego, expongo patrones en dos combinaciones de algunas variables respecto la modalidad de huida; la primera combinación incluye la interacción de las distancias de evitación, la urbanización y la especie; la segunda, la interacción del gregarismo, la urbanización y la especie.

**2.1 Patrones en el gregarismo (respecto a la modalidad de huida).** En general, la Paloma Doméstica se encontraba en grupos y escapaba andando o corriendo; la Tortolita Cola Larga también se encontraba en grupos, pero realizaba escapes aéreos o terrestres; aunque el Zanate Mayor solía estar en grupos, esta especie huía volando; por otro lado, el Gorrión doméstico solía estar solitario y escapaba volando (Cuadro 7, Fig. 12).

**2.2 Patrones en las distancias de evitación (respecto a la modalidad de huida).** El Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor mostraron más escapes volando y sus distancias de evitación fueron más largas, en contraste con la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica (Cuadro 7, Fig. 12).

**2.3 Patrones a través del gradiente de urbanización (respecto a la modalidad de huida).** La Tortolita Cola Larga tendía a escapar volando, aunque disminuyó la frecuencia de esta modalidad de huida en el sitio de mayor urbanización. El Zanate Mayor tendía a huir volando, aunque la frecuencia de esta modalidad de escape disminuyó en la población del sitio de urbanización mayor. El Gorrión Doméstico tiende a escapar volando en cualquier sitio del gradiente de urbanización; en esta especie registré las frecuencias más altas de esta modalidad de huida. En contraste, la Paloma doméstica suele escapar andando o corriendo en cualquier sitio del gradiente de urbanización (Cuadro 7); en esta especie registré las frecuencias más altas de huida andando, sobre todo, en el sitio menos urbanizado del gradiente (Cuadro 7, Fig. 12).

**2.4 Patrones en las especies (respecto a la modalidad de huida).** La especie que suele presentar escapes corriendo o andando es la Paloma Doméstica. En cambio, el Gorrión doméstico presentó más escapes volando, seguido del Zanate Mayor y la Tortolita Cola Larga (Cuadro 7, Fig. 12).

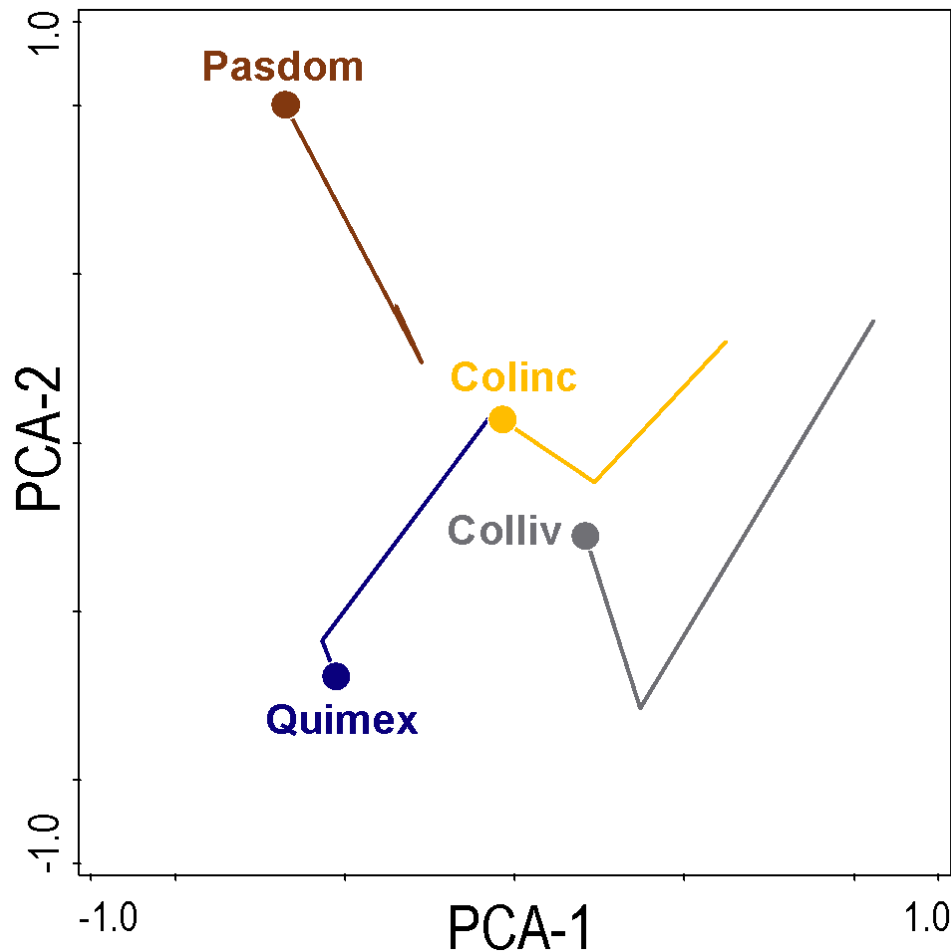
**2.5 Patrones en las distancias de evitación a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida).** En el primer tramo del gradiente (Menor ► Intermedia), las distancias de evitación disminuyeron de las cuatro especies que analicé y las frecuencias de modalidades de escape terrestre aumentaron en la Tortolita Cola Larga y el Gorrión Doméstico (Cuadro 7, Fig 12).

**Cuadro 7.** *Distancias de evitación de las especies (m) y frecuencia de registros del gregarismo (%) y de cada modalidad de huida (%) a través del gradiente de urbanización*

<b>Población</b>	<b>AD</b>	<b>FID</b>	<b>WALK</b>	<b>RUN</b>	<b>FLY</b>	<b>UNO</b>	<b>CON</b>	<b>HET</b>	<b>MIX</b>
Tortolita Cola larga (Menor)	7.4	5.0	27.8	11.1	61.1	38.9	25.0	19.4	16.7
Tortolita Cola larga (Intermedia)	5.6	2.9	34.1	13.6	52.3	36.4	25.0	29.5	9.1
Tortolita Cola larga (Mayor)	5.4	2.9	28.6	31.4	40.0	34.3	25.7	17.1	22.9
Paloma Doméstica (Menor)	7.4	4.2	52.1	14.6	33.3	37.5	31.2	20.8	10.4
Paloma Doméstica (Intermedia)	6.2	2.9	41.1	16.1	42.9	23.2	44.6	25.0	7.1
Paloma Doméstica (Mayor)	6.2	2.3	44.7	44.7	10.5	31.6	34.2	5.3	28.9
Gorrión Doméstico (Menor)	8.1	5.6	0.0	7.0	93.0	55.8	30.2	4.7	9.3
Gorrión Doméstico (Intermedia)	6.3	4.3	8.9	12.5	78.6	44.6	26.8	23.2	5.4
Gorrión Doméstico (Mayor)	6.6	4.6	5.5	9.1	85.5	45.5	36.4	10.9	7.3
Zanate Mayor (Menor)	10.6	7.9	14.3	9.5	76.2	28.6	33.3	28.6	9.5
Zanate Mayor (Intermedia)	8.7	6.9	8.9	2.2	88.9	26.7	31.1	28.9	13.3
Zanate Mayor (Mayor)	7.7	4.7	22.0	20.0	58.0	42.0	24.0	24.0	10.0

Las variables de modalidad de huida son: escapes andando (WALK), corriendo (RUN) y volando (FLY). Las variables de gregarismo son: ave solitaria (UNO), ave en grupo conoespecífico (CON), ave en grupo heteroespecífico (HET) y ave en grupo mixto (MIX). El gradiente de urbanización se compone del sitio de urbanización menor (Menor), del sitio de urbanización intermedia (Intermedia) y del sitio de urbanización mayor (Mayor).

En el segundo tramo del gradiente (Intermedia ► Mayor), sólo en el Zanate Mayor las distancias de evitación disminuyeron notoriamente, pero las frecuencias de modalidades de escape terrestre aumentaron en las cuatro especies (excepto en el Gorrión Doméstico) (Cuadro 7, Fig 12).



**Figura 12.** Proyección de las poblaciones de cada especie en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA)

Para cada especie, la población del sitio de urbanización menor está marcada con un círculo lleno, y las líneas unen las poblaciones a lo largo del gradiente de urbanización (Menor ► Intermedia ► Mayor). Clave para las especies: **Colinc**, Tortolita Cola Larga; **Colliv**, Paloma Doméstica; **Quimex**, Zanate Mayor; **Pasdom**, Gorrión Doméstico.

**2.6 Patrones en el gregarismo a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida).** Al tener en cuenta el gregarismo o la modalidad de huida, la proyección de las doce poblaciones estudiadas en el plano definido por los dos

primeros ejes del PCA reveló (1) patrones comunes entre especies, así como (2) patrones de los efectos comunes de la urbanización. Y al considerar tanto el gregarismo como la modalidad de huida, encontré (3) patrones en el gregarismo y la modalidad de huida.

**2.6.1 Patrones entre especies.** Cuantitativamente, los cambios en el comportamiento de las poblaciones de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor fueron propios de cada especie; pero, cualitativamente, describieron un patrón similar a lo largo del gradiente de urbanización Menor ► Intermedia ► Mayor (Fig. 12); siempre con una proporción de aves gregarias mayor a la de aves solitarias. En general, el cambio de comportamiento en las poblaciones de estas tres especies se reflejó en un desplazamiento a través del plano descrito por valores crecientes de los dos primeros ejes del PCA (Fig. 12).

Así, en cualquier sitio del gradiente de urbanización al agrupar CON, HET y MIX, la proporción de aves gregarias en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor fue mayor que la de aves solitarias; en contraste, esa proporción no fue tan marcada en el Gorrión Doméstico (Cuadro 7).

Respecto al Zanate Mayor, entre las doce poblaciones estudiadas en el sitio de urbanización menor e intermedia las frecuencias de aves solitarias fueron las menores (Cuadro 7) tras la frecuencia de aves solitarias de la Paloma Doméstica en el sitio de urbanización intermedia (Fig. 12); y en la población de urbanización mayor registré las frecuencias más bajas de individuos en grupos conoespecíficos (Cuadro 7; Fig. 12).

A diferencia, el patrón de comportamiento del Gorrión Doméstico, a lo largo del gradiente de urbanización Menor ► Intermedia ► Mayor, reflejó una tendencia a valores crecientes del eje PCA-1 y decrecientes del eje PCA-2 (Fig.12); siempre con mayor frecuencia de aves solitarias que de otros niveles de gregarismo.

Así, sin considerar la agrupación de CON, HET y MIX, en las tres poblaciones del Gorrión Doméstico fue mayor la frecuencia de aves solitarias que las frecuencias de aves en cualquiera de esos grupos; y también, en la Tortolita Cola Larga, aunque esa proporción no fue tan marcada (Cuadro 7). Sólo en la población de urbanización mayor, la frecuencia de aves solitarias del Zanate Mayor fue notoriamente mayor que las frecuencias de aves en cualquiera de esos grupos (Cuadro 7).

La frecuencia de modalidades de huida distintas al vuelo aumentó en las cuatro especies a través del gradiente de urbanización (aunque en el Gorrión Doméstico el vuelo continúa siendo predominante); además, la frecuencia de escapes volando fue mayor en el sitio de urbanización menor que en el sitio de urbanización mayor (Cuadro 7).

En la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor disminuyó la proporción de aves en grupos heteroespecíficos en el sitio más urbano; mientras que en el Gorrión Doméstico disminuyó la frecuencia de aves solitarias y aumentó la frecuencia de aves en grupos heteroespecíficos, en los sitios de urbanización intermedia y urbanización mayor, respecto al sitio de urbanización menor (Cuadro 7, Fig. 12).

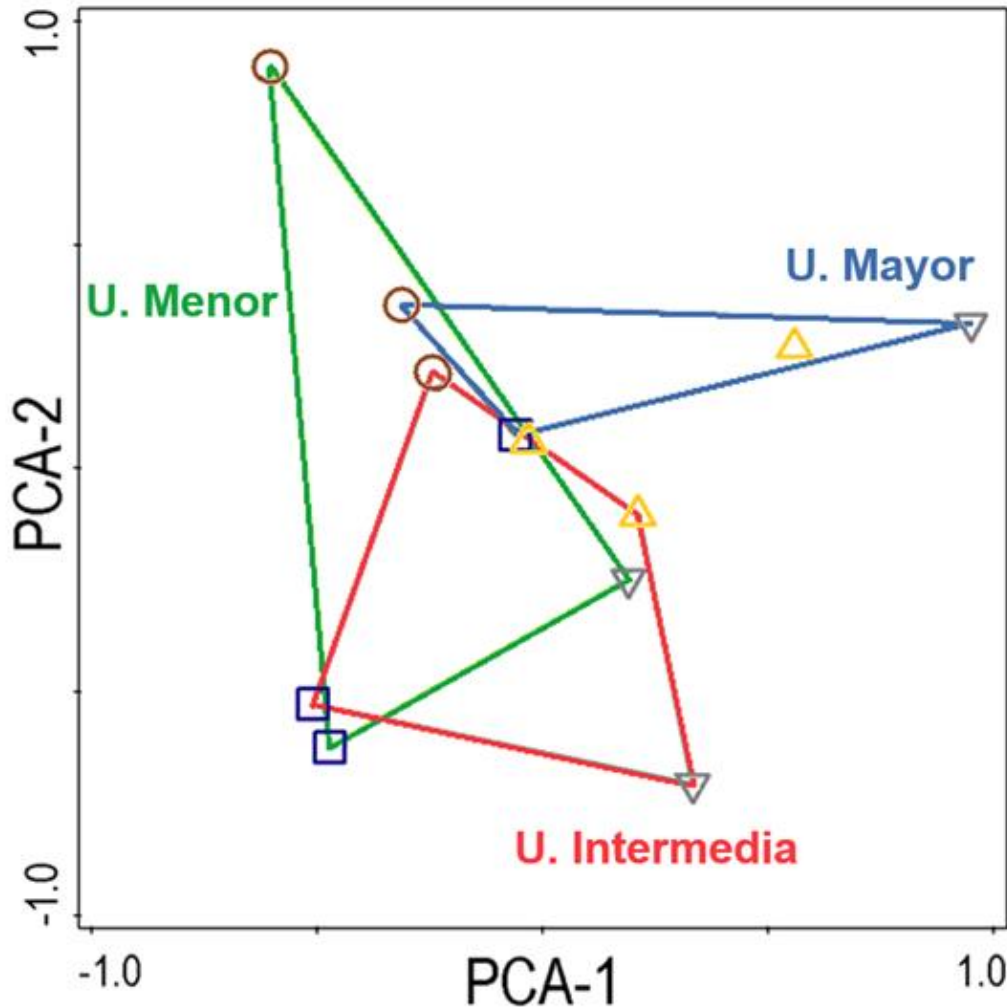
Así, tras registrar la mayor frecuencia de individuos en grupos heteroespecíficos de la Tortolita Cola Larga en el sitio de urbanización intermedia se redujo esa frecuencia e incrementó la de aves en grupos mixtos en el sitio de urbanización mayor (Cuadro 7).

Al comparar las poblaciones del Gorrión Doméstico con las de otras especies: Se registró la menor frecuencia de individuos en grupos heteroespecíficos en la población del sitio de urbanización menor (Cuadro 7, Fig. 12). Sin embargo, en el tramo de urbanización menor a urbanización intermedia (Menor ► Intermedia) hubo un desplazamiento muy marcado en el sentido negativo de PCA-2 (Fig. 12), debido al aumento de la frecuencia de aves en estos grupos heteroespecíficos (Cuadro 7).

**2.6.2 Patrones a través del gradiente de urbanización.** Por una parte, las poblaciones de las especies en el primer tramo del gradiente de urbanización (salvo el Zanate Mayor) comprendido por los sitios con urbanización menor y urbanización intermedia (Menor ► Intermedia) estuvieron asociadas a un desplazamiento hacia el semieje negativo de PCA-2 (Fig. 12; Fig. 13). Este cambio en el comportamiento de las aves implicó una reducción en la frecuencia de aves solitarias (sobre todo en la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico) a favor de aves en grupos conoespecíficos y, con mayor claridad, heteroespecíficos.

Además, en el segundo tramo del gradiente de urbanización (Intermedia ► Mayor), las poblaciones de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate

Mayor estuvieron ligadas a un desplazamiento hacia los semiejes positivos de PCA-1 y PCA-2 (Fig. 12; Fig. 13). Este cambio en el comportamiento de las aves está influido por la reducción en la frecuencia del vuelo, a favor de otras modalidades de huida (andar, correr) en esas especies; también, por una reducción en la FID, en el Zanate Mayor.



**Figura 13.** Proyección de las poblaciones de cada especie en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA)

Nota. Las poblaciones se han clasificado según su posición a lo largo del gradiente de urbanización: **verde**, poblaciones en el sitio de urbanización menor (U. Menor); **rojo fucsia**, poblaciones en el sitio de urbanización intermedia (U. Intermedia); **azul grisáceo**, poblaciones en el sitio de urbanización mayor (U. Mayor). Clave para las especies: **triángulos**, *C. inca*; **triángulos invertidos**, *C. livia*; **cuadrados**, *Q. mexicanus*; **círculos**, *P. domesticus*.

Por otra parte, en las poblaciones de esas tres especies, el cambio en el comportamiento fue mayor en el segundo tramo del gradiente de urbanización (Intermedia ► Mayor) que en el primero. De hecho, el polígono descrito por las poblaciones de urbanización mayor se solapó en menor medida con los descritos por las poblaciones de urbanización intermedia y urbanización menor (Fig. 13), lo que sugiere un comportamiento de huida esencialmente diferente en las poblaciones de urbanización mayor.

**2.6.3 Patrones en el gregarismo y la modalidad de huida.** En la Tortolita Cola Larga y el Gorrión Doméstico, la frecuencia de aves solitarias fue mayor en el sitio de urbanización menor que en el sitio de urbanización mayor y hubo una gran frecuencia de escapes volando en el extremo menos urbanizado del gradiente (Cuadro 7, Fig. 12). En contraste, en el Zanate Mayor la frecuencia de aves solitarias creció del sitio de urbanización menor al sitio de urbanización mayor, pero hubo una gran frecuencia de escapes volando en el tramo menos urbanizado del gradiente (Cuadro 7, Fig. 12).

Por otro lado, en la Paloma Doméstica, la frecuencia de aves solitarias fue menor en el sitio de urbanización intermedia, justo donde la frecuencia del vuelo como modalidad de huida fue mayor para esta especie (Cuadro 7, Fig. 12).

Es decir, poblaciones del Zanate Mayor y la Paloma Doméstica con gran frecuencia de aves gregarias están asociadas a escapes volando (Cuadro 7). Inversamente, poblaciones del Gorrión Doméstico y la Tortolita Cola Larga con gran frecuencia de aves solitarias escapan volando (Cuadro 7, Fig. 12).

### **3. Análisis de la ubicación del refugio tras la huida**

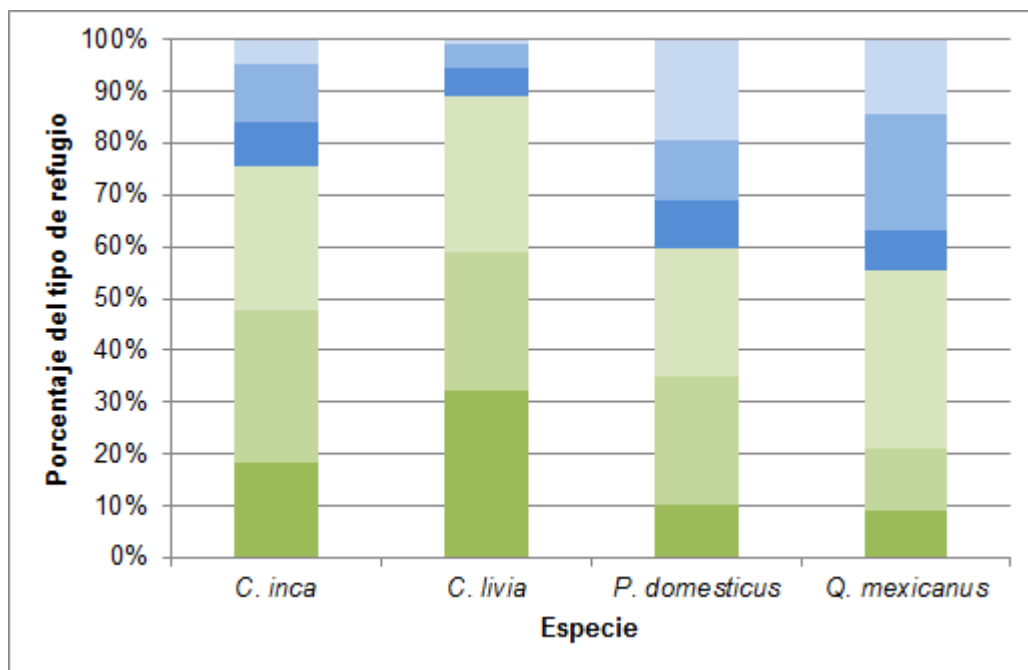
En este apartado muestro los resultados del análisis acerca de la ubicación del refugio, cuya posición respecto al suelo registré cuando identifiqué hacia dónde huyó cada ave. Solamente registré si el refugio estaba en el suelo o no; en este caso, en lo alto.

Para el análisis, consideré la ubicación de los refugios a los que acudieron las cuatro especies que registré en todos los sitios que conforman el gradiente de urbanización: la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor. Véase Apéndice G para consultar resúmenes numéricos de la AD y la

FID de estas especies según la ubicación del refugio, a lo largo del gradiente de urbanización.

**3.1 Asociación entre especie y ubicación del refugio.** La especie de ave y la ubicación del refugio al huir no fueron rasgos independientes ( $X^2= 35.77$ ;  $df= 3$ ,  $p<0.001$ ). En general, las aves estuvieron asociadas a un refugio de fácil acceso (Fig. 14); es decir, el refugio al que acudió la mayoría de las aves se encontró a nivel de suelo.

Respecto a la Tortolita Cola Larga en el sitio de urbanización menor, la frecuencia de aves se redujo un 53.3% de individuos cuyo refugio estuvo a nivel de suelo a individuos cuyo refugio se ubicó en lo alto; en el sitio de urbanización intermedia, un 62.5%; y en el sitio de urbanización mayor, un 82.6% (Fig. 14).



**Figura 14.** Ubicación del refugio al que acudieron las aves

Los tonos de verde representan refugios en el suelo; los tonos de azul, refugios ubicados en lo alto. Los tonos verde y azul más intensos corresponden al porcentaje de las frecuencias del sitio de urbanización menor; los de mediana intensidad, a las del sitio de urbanización intermedia; y los menos intensos; a las del sitio de urbanización mayor.

En el caso de la Paloma Doméstica, en el sitio de urbanización menor, la frecuencia de aves se redujo un 82.9% de individuos cuyo refugio estuvo a nivel de suelo a individuos cuyo refugio se ubicó en lo alto; en el sitio de urbanización intermedia, un 82.8%; y en el sitio de urbanización mayor, un 97% (Fig. 14).

Respecto del Gorrión Doméstico, en el sitio de urbanización menor, la frecuencia de aves se redujo un 9.1% de individuos cuyo refugio estuvo a nivel de suelo a individuos cuyo refugio se ubicó en lo alto; en el sitio de urbanización intermedia, un 51.9%; y en el sitio de urbanización mayor, un 22.2% (Fig. 14).

Por último, en el caso del Zanate Mayor, en el sitio de urbanización menor, la frecuencia de aves se redujo un 14.3% de individuos cuyo refugio estuvo a nivel de suelo a individuos cuyo refugio se ubicó en lo alto; en el sitio de urbanización intermedia, varió un -88.9%; y en el sitio de urbanización mayor, un 57.7% (Fig. 14).

Es decir, encontré la misma tendencia en la ubicación del refugio al que acudían las aves de estas especies a lo largo del gradiente de urbanización; excepto en la población del Zanate Mayor en el sitio de urbanización intermedia, donde la mayoría de sus refugios se ubicaron en lo alto (Fig. 14).

**3.2 Distancias de evitación y la ubicación del refugio.** En general, la media de la AD que tuvieron las aves al refugiarse a nivel de suelo fue 6.0 m (sd= 1.5, n= 253); es decir, más corta que la registrada cuando su refugio estuvo en lo alto, en ese caso fue 7.4 m (sd= 1.6, n= 100) ( $t_{155.96} = -4.0703$ ;  $p < 0.001$ ). En promedio, la AD varió casi el 23% de aves que se refugiaron a nivel de suelo a aves cuyo refugio estuvo en lo alto con un 95%CI que va de casi -12% a prácticamente -35%.

En general, la media de la FID que tuvieron las aves al refugiarse a nivel de suelo fue 3.0 m (sd= 1.8, n= 266); resultó más corta que la registrada cuando su refugio estuvo en lo alto, cuando se dio ese caso la media fue 4.9 m (sd= 1.9, n= 110) ( $t_{185.97} = -6.724$ ;  $p < 0.001$ ). En promedio, la FID se modificó casi el -63% de aves que se refugiaron a nivel de suelo a aves cuyo refugio estuvo en lo alto con un 95%CI que va de casi -41% a prácticamente -90%.

## Discusión

### **1. Evaluación del efecto de diferentes factores sobre la AD y la FID**

**1.1 Efecto de la exposición.** Esperaba que la exposición de aves influyera en las distancias de evitación de los individuos, ya que se reportó anteriormente el efecto de este factor en el comportamiento antidepredador (Swarthout y Steidl, 2001; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a). Encontré evidencia de ello, tanto en la AD como en la FID, aunque no en todas las especies analizadas. En las especies que sí hubo efecto de la exposición variaron ambas distancias de evitación; y en esas especies, encontré un patrón consistente.

#### **1.1.1 Distancia de alerta.**

1.1.1.1 Especie cuyo resultado no apoya la hipótesis. En el Pinzón Mexicano, los individuos que estaban a nivel de suelo se ponían alerta ante la aproximación humana a una distancia similar que los individuos que estaban en una percha; es decir, en lo alto. En otras especies tampoco variaron las distancias de evitación entre individuos que se ubicaban en el suelo o en lo alto (Burger y Gochfeld, 1991; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a).

1.1.1.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. De las tres especies en las que analicé la exposición de las aves y las distancias de evitación, sólo en el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor encontré variación de la AD por efecto de la exposición. Es decir, estas aves cuando estaban en el suelo o en una percha alta no percibían a la misma distancia la aproximación de humanos, sino que detectaron antes esa aproximación al estar en el suelo.

Se ha demostrado que la altura de la percha afecta el riesgo de depredación percibido (Krams, 2001; Dugas *et al.*, 2015; Samia *et al.*, 2015). En varias especies se señaló que a mayor altura de la percha se reduce el riesgo de depredación (Knight y Fitzner, 1985; Datta y Pal, 1993; Holmes *et al.*, 1993; Steidl y Anthony, 1996; Fernández-Juricic *et al.*, 2004). Es decir, los individuos de estas especies perchados en lo alto percibían menos riesgo ante la aproximación humana; por ello, la vigilancia de los individuos de estas especies inició después.

Además, se ha señalado que las aves presentaban mejor visibilidad de los depredadores en perchas más altas; esto no ocurría cuando las aves estaban en el

suelo, lo que afectaba la detección de aquellos y el posterior escape (Swarthout y Steidl, 2001; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a). Por ello, los individuos del Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor que se encontraban en el suelo estaban más vigilantes, posiblemente para poder huir de inmediato ante cualquier riesgo.

### **1.1.2 Distancia de inicio de huida.**

1.1.2.1 Especie cuyo resultado no apoya la hipótesis. En el Pinzón Mexicano no hubo efecto de la exposición en la FID, como tampoco lo hubo en la AD. Es decir, los individuos que se encontraban en el suelo: 1) se pusieron alerta ante la aproximación humana a una distancia similar que los individuos perchados en lo alto, y 2) huyeron a una distancia similar que los individuos perchados en lo alto. En otras especies, tampoco varió la FID de aves que se encontraban en el suelo o perchadas en lo alto (Burger y Gochfeld, 1991; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a).

El hecho de que no encontré un efecto de la exposición en la FID del Pinzón Mexicano contrastó con el registro de FID mayores en individuos de esta especie cuando se encontraban en perchas altas (Blumstein *et al.*, 2004a). La FID larga en el Pinzón Mexicano se atribuyó al incremento de la visibilidad que las perchas altas posibilitaron en las zonas prístinas del bosque donde se realizó esa investigación (Blumstein *et al.*, 2004a).

En el sitio donde obtuve datos del Pinzón Mexicano había menor cobertura que la que se encontraría en el bosque donde Blumstein *et al.* (2004a) registraron las FID. Así que en este caso la visibilidad de las perchas altas no fue una variable que influyera en la variación de las respuestas antidepredador de esta especie. Quizá por eso no encontramos un efecto de la exposición en la FID.

Podría parecer que en esta especie las aves en el suelo no estaban más atentas e inquietas ante las aproximaciones humanas. Y por tanto, el riesgo de depredación en aves del Pinzón Mexicano ubicadas en el suelo no fue mayor al de aves de esta especie que se encontraban en lo alto, y por eso no hubo variación en estas respuestas antidepredador (Uchida *et al.*, 2019).

Sin embargo, en el presente estudio me fue complicado equilibrar los tamaños de muestra en el Pinzón Mexicano. Registré menos individuos en el suelo (n=14), que

en perchas altas (n=30). Esto pudo afectar el análisis estadístico, pero también ese registro aportó información sobre los hábitos y la tolerancia de los individuos de esta especie en el sitio.

Por la frecuencia menor de aves del Pinzón Mexicano en el suelo, posiblemente los individuos de esta especie percibieron gran riesgo de depredación en el suelo, como las otras especies analizadas (*i. e.* Gorrión Doméstico y Zanate Mayor). Pero a diferencia de éstas, quizá el Pinzón Mexicano también en lo alto percibía gran riesgo de depredación (Uchida *et al.*, 2019).

Por consiguiente, cuando los individuos de esta especie detectaban un estímulo riesgoso, escapaban pronto (Uchida *et al.*, 2019). Al parecer, el Pinzón Mexicano fue menos tolerante a la aproximación humana, sin que influyera la exposición en la disminución de las distancias de evitación que se registraron en los individuos de esta especie.

La menor tolerancia del Pinzón Mexicano a la aproximación humana pudo deberse a que no era una especie invasora como las otras dos analizadas en este apartado (MacGregor-Fors *et al.*, 2009). Aunque el Pinzón Mexicano estaba en sitios urbanos, al igual que el Zanate Mayor y el Gorrión Doméstico (González-Oreja, 2011), sólo en el sitio menos urbanizado registré suficientes FID y AD de esa especie.

1.1.2.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. De las tres especies en las que analicé la exposición de las aves y las distancias de evitación, sólo en el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor encontré variación de la FID.

Con base en resultados de varios estudios señalo que no es consistente el efecto de la exposición sobre la FID entre especies. En algunas de ellas, los individuos que se encontraban en el suelo presentaban mayor FID (Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a); y en otras, ocurrió lo contrario (Swarthout y Steidl, 2001; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a); en otras especies no hubo efecto de la exposición (Burger y Gochfeld, 1991; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a).

Acorde a lo previsto, encontré evidencia del efecto de la exposición de los individuos en la FID del Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor. La media de la FID de

los individuos en el suelo fue mayor que la de los individuos perchados en lo alto, al igual que en otras especies (Fernández-Juricic *et al.*, 2004).

Además, cuando el Gorrión Doméstico o el Zanate Mayor estaban en el suelo, la AD fue mayor. La variación de la AD y de la FID que encontré en ambas especies puede explicarse de la siguiente manera: En el suelo, los individuos percibían mayor riesgo a la perturbación humana; por eso estaban más alerta y detectaban antes la aproximación humana; en coherencia, escapaban antes (FID larga).

En otras investigaciones se señaló que menores FID a mayor altura de la percha implicaban un incremento de la tolerancia debido a la reducción del riesgo de depredación (Knight y Fitzner, 1985; Datta y Pal, 1993; Holmes *et al.*, 1993; Steidl y Anthony, 1996; Fernández-Juricic *et al.*, 2004). Esto implicaría que el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor percibieron mayor riesgo a la perturbación humana en el suelo, como se reportó en otras especies (Samia *et al.*, 2015).

El efecto de exposición en las distancias de huida del Zanate Mayor y el Gorrión Doméstico fue inconsistente con la respuesta antidepredatoria de especies que huían antes al estar en lo alto. En esas especies, las perchas más altas proveían mejor visibilidad, esto les permitía detectar estímulos desde más lejos y, en consecuencia, huir más rápido (Swarthout y Steidl, 2001; Fernández-Juricic *et al.*, 2004; Blumstein *et al.*, 2004a).

A fin de cuentas, las aves que estaban en lo alto respondieron de forma más tolerante a la aproximación humana. La ubicación de los individuos en el dosel y la vegetación influye en el riesgo de depredación, la visibilidad y la detectabilidad (Suhonen 1993a, b; Krams, 1996, 2001); en este caso, posiblemente, contribuyó a reducir el riesgo de depredación percibido por las aves.

**1.1.3 Efecto de la exposición en los siguientes análisis.** Dado que se reportó variación de la FID entre aves perchadas y que estaban en el suelo (Blumstein *et al.*, 2004a; Fernández-Juricic *et al.*, 2004), Tätte *et al.* (2018) registraron distancias de evitación de aves en el suelo, exclusivamente. Así evitaron que diferente exposición influyera en la variación de los datos, pues las aves observadas se encontraban en un escenario de amenaza similar. Puesto que también encontré evidencias del efecto de la exposición, en los análisis siguientes sólo consideré los registros de aves en el suelo.

**1.2 Efecto del sexo.** Esperaba que el sexo de las aves influyera en las distancias de evitación de los individuos, pues se reportó que este factor contribuía a explicar la variación de la FID (Møller *et al.*, 2019). Encontré evidencia de ello, aunque no en ambas distancias de evitación para el Gorrión Doméstico.

**1.2.1 Distancia de alerta.** Aunque esperaba que el sexo del Gorrión Doméstico influyera en la AD, no encontré evidencia de ello. La AD no varió entre hembras y machos de esta especie, sólo a través del gradiente de urbanización. Esto implicaba que hembras y machos notaban al mismo tiempo que un humano se les aproximaba.

En otras investigaciones se señaló que los machos del Gorrión Doméstico eran más resilientes a determinados factores estresantes (Ensminger y Westneat, 2012); la menor AD de los machos, reportada por García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020), sugería lo anterior. Sin embargo, en lo referente a la AD como rasgo del comportamiento antidepredador, mis resultados no fueron consistentes con ese hecho. En contraste, mis resultados concordaron con los reportados en la ciudad de México por MacGregor-Fors *et al.* (2019).

Sin embargo, en otras investigaciones se reportó que las hembras de esta especie presentaron AD más cortas que los machos (MacGregor-Fors *et al.*, 2019); y viceversa (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). Es decir, en el Gorrión Doméstico no hubo un constante efecto del sexo sobre esta distancia de evitación.

**1.2.2 Distancia de inicio de huida.** Encontré evidencia del efecto del sexo en la FID del Gorrión Doméstico, acorde a lo reportado previamente en relación a esta especie (Guay *et al.*, 2013; Møller *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020) y otras (Smith, 2011, citado por Guay *et al.*, 2013; Carrete y Tella, 2013; Guay *et al.*, 2013; Kalb *et al.*, 2019; Møller *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). En general, la FID de las hembras fue menor a la FID de los machos (Møller *et al.*, 2019). Sin embargo, en algunas especies no hubo variación en las distancias de escape entre hembras y machos (Kitchen *et al.*, 2010; Hensley *et al.*, 2015; Guay *et al.*, 2017).

En varios lugares, los machos del Gorrión Doméstico presentaron FID mayores que las hembras (Guay *et al.*, 2013; Møller *et al.*, 2019); en otros sitios, se reportó lo contrario (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). En la presente investigación, la FID de los machos de esta especie fue mayor que la registrada en hembras. Es decir, la

FID del Gorrión Doméstico fue específica del sexo, sin importar el grado de perturbación.

Posiblemente, el aumento de la FID en los individuos de diferente sexo en comparación con la publicada por Møller *et al.* (2019) se debió al grado de perturbación de los lugares donde obtuvieron los datos de su estudio y donde yo los tomé; pues variaba el comportamiento del Gorrión Doméstico entre sitios muy urbanizados y sitios no urbanos (Vincze *et al.*, 2015).

Los resultados que obtuve concordaron con ello, pues no sólo hubo efecto del sexo, sino de la urbanización en la FID de esta especie: La FID fue mayor en el extremo de menor urbanización. También, la FID del Gorrión Doméstico registrada por García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020) en sitios de urbanización inferior a los de mi estudio, fue mayor a la que obtuve para esta especie en el sitio de menor urbanización.

En relación con el sexo y la FID del Gorrión Doméstico, la tendencia de mis resultados y los de Møller *et al.* (2019) contrastó con la publicada por García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020). En esa investigación, tanto la AD como la FID de los machos fue menor. Sin embargo, Møller *et al.* (2019) incluyeron al Gorrión Doméstico entre las especies en las que los juveniles y las hembras adultas presentaban plumaje con colores crípticos; se registró FID más larga en machos de estas especies.

La AD de los individuos de esta especie no varió entre sexos, pero la FID sí. Dado que los machos detectaron la aproximación de un humano al mismo tiempo que las hembras (AD similar), pero huyeron antes que éstas (FID larga), los machos percibieron mayor riesgo de depredación, pues no dejaron que un humano se aproximara tanto (Uchida *et al.*, 2019).

**1.3 Efecto del gregarismo.** Esperaba que la presencia de otras aves influyera en las distancias de evitación de los individuos, ya que se reportó que la sociabilidad contribuía a explicar la variación de la FID (Møller, 2015). Encontré evidencia de ello, tanto en la AD como en la FID, aunque no en todas las especies analizadas ni en ambas distancias de evitación para cada especie en la que hubo efecto del gregarismo. Tampoco encontré un patrón consistente entre especies en las que hubo efecto del gregarismo sobre las distancias de evitación; ni a lo largo del gradiente de urbanización en esas especies.

**1.3.1 Distancia de alerta.** No fue consistente el efecto del gregarismo sobre la AD entre especies. En algunas especies los individuos solitarios presentaron menor AD (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020), y en otras ocurrió lo contrario (Ye *et al.*, 2017); hubo especies en las que no hubo efecto del gregarismo sobre esta distancia de evitación (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b; MacGregor-Fors *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). Además, en otras especies se reportó menor comportamiento de alerta en individuos que se encontraban en grupos (Barnard, 1980; Blumstein *et al.*, 2004b; Sridhar *et al.*, 2009).

1.3.1.1 Especies cuyos resultados no apoyan la hipótesis. De las 7 especies en las que analicé el gregarismo y las distancias de evitación, en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Zanate Mayor, el Cuicacoche Pico Curvo y la Paloma Alas Blancas, los individuos solitarios se pusieron alerta ante la aproximación humana a una distancia similar a la de los individuos que se encontraban en grupos. En otras especies, tampoco fueron distintas las distancias de evitación registradas de individuos solitarios o gregarios (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b; MacGregor-Fors *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020).

1.3.1.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. Sólo encontré evidencia del efecto del gregarismo en la AD de la Paloma de Collar Turca y el Gorrión Doméstico; además en éste hubo interacción con la urbanización. Ambas son especies sociales (Morelli *et al.*, 2019) y el Gorrión Doméstico solía alimentarse en grupos (Anderson, 2006). En esta última especie no hubo un patrón consistente a través del gradiente:

En el sitio de urbanización menor, la AD disminuyó en individuos gregarios del Gorrión Doméstico. Esta disminución no se reportaba en esta especie, sino en otras (Ye *et al.*, 2017). Sin embargo, en el sitio de urbanización intermedia la tendencia fue inversa. Ese patrón en la AD del Gorrión Doméstico se identificó con anterioridad (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). En contraste, en el sitio de mayor urbanización, no hubo efecto del gregarismo sobre la AD, acorde a lo que se reportó para esta especie en tres ciudades (MacGregor-Fors *et al.*, 2019).

Por otro lado, la urbanización de los sitios donde García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020) registraron las AD del Gorrión Doméstico fue inferior (con menos de 1500

habitantes) que la del sitio de menor urbanización (7,370 habitantes) de mi estudio. En esos sitios reportaron un patrón contrario al que encontré en el extremo menos urbanizado del gradiente, pero similar al del sitio de urbanización intermedia.

La AD de individuos solitarios del Gorrión Doméstico fue mayor en esas localidades de urbanización inferior, donde García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020) realizaron la investigación, a la media de la AD en individuos solitarios que registré en el sitio de urbanización menor. Es decir, la media de la AD que registraron para esta especie respaldó el patrón que identifiqué en el Gorrión Doméstico a través del gradiente de urbanización: La AD de individuos solitarios disminuyó conforme aumentó la urbanización.

La AD de aves gregarias del Gorrión Doméstico no difirió entre localidades con distinto grado de urbanización, pero donde García-Arroyo y MacGregor-Fors (2020) realizaron la investigación, la AD de aves gregarias fue mayor a la media que registré. Esa reducción en la AD de aves en cada nivel de gregarismo conforme aumentó la urbanización fue acorde al efecto de la urbanización que hallé sobre las distancias de evitación de distintas especies, incluido el Gorrión Doméstico (Véase apartado de Urbanización).

En la Paloma de Collar Turca hubo una disminución de la AD en individuos solitarios, acorde a lo que se reportó en otras especies de aves (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). Además, en el extremo menos urbanizado del gradiente, la media que registré de la AD fue mayor que en el sitio de urbanización intermedia.

Conforme aumentó la urbanización, disminuyó la AD de la Paloma de Collar Turca; independientemente de ello, fue mayor en aves que se encontraban en grupos (AD largas). Este patrón se reportó en la FID de aves gregarias de un conjunto de especies entre los que se incluyó a la Paloma de Collar Turca (Morelli *et al.*, 2019).

En el sitio de menor urbanización la AD disminuyó en aves gregarias del Gorrión Doméstico, posiblemente porque los individuos solitarios estaban más nerviosos y agitados (Hutson, 1982). Quizá, en ese sitio hay más probabilidad de que esta especie sea capturada cuando anda solitaria que cuando forma parte de un grupo; por eso las aves gregarias relajaban el comportamiento antidepredador (Seghers, 1981; Møller, 2015; Ye *et al.*, 2017; Zaman *et al.*, 2020). En cambio, quizá ahí los individuos solitarios

de la Paloma de Collar Turca no tenían tanto riesgo de depredación, y por ello, no estaban tan vigilantes o nerviosos (Hutson, 1982) en ese extremo del gradiente.

Posiblemente, en el sitio de urbanización intermedia disminuyó el riesgo de depredación, y las aves solitarias del Gorrión Doméstico y la Paloma de Collar Turca no estaban tan vigilantes. Ahí, los resultados fueron consistentes con los efectos provocados cuando más individuos escaneaban la presencia de un depredador (Møller, 2015). En grupos era más probable que se detectara un depredador (Seghers, 1981; Zaman *et al.*, 2020) y partir de la señal de advertencia de alguno de los miembros del grupo, el resto huyera (Altmann, 1958); esto explicaría por qué las aves gregarias presentaron AD más largas que las solitarias.

Se reportó con anterioridad la alerta temprana (largas AD) de aves en grupos (Ydenberg y Dill, 1986; Knight y Cole, 1995; Ye *et al.*, 2017), de hasta 5-10 individuos en varias especies (Ydenberg y Dill, 1986). El proceso de comunicación entre las aves gregarias influía en las prontas respuestas del comportamiento antidepredador (Barnard, 1980).

Por último, tal vez el riesgo de depredación era más bajo en el sitio de urbanización mayor que en el resto del gradiente; y por ello, no hubo variación en la AD de aves solitarias y gregarias del Gorrión Doméstico ante la aproximación humana (MacGregor-Fors *et al.*, 2019) en esta especie exótica invasora y cosmopolita.

**1.3.2 Distancia de inicio de huida.** Así como no fue consistente el efecto del gregarismo sobre la AD entre especies, tampoco lo fue el efecto de este factor sobre la FID (Álvarez *et al.*, 1984; Ydenberg y Dill, 1986; Stankowich y Blumstein, 2005). En algunas especies los individuos solitarios presentaban mayor FID (Altmann, 1958; Seghers, 1981; Hutson, 1982; Ydenberg y Dill, 1986; Ye *et al.*, 2017; Zaman *et al.*, 2020); en otras ocurría lo contrario (Álvarez *et al.*, 1984; Fernández-Juricic *et al.*, 2002; Blumstein *et al.*, 2004b; Ye *et al.*, 2017; Tätte *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020); también, hay especies en las que no hubo efecto del gregarismo sobre esta distancia de evitación (Álvarez *et al.*, 1984; Li *et al.*, 2011; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020).

1.3.2.1 Especies cuyos resultados no apoyan la hipótesis. La Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico, el Zanate Mayor y el Cuicacoche

Pico Curvo, los individuos solitarios huyeron ante la aproximación humana a una distancia similar que los individuos que se encontraban en grupos. En otras especies, tampoco varió la FID de individuos solitarios y gregarios (Álvarez *et al.*, 1984; Li *et al.*, 2011; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020).

Además, en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Zanate Mayor y el Cuicacoche Pico Curvo no hubo efecto del gregarismo en la AD y ni en la FID. Es decir, los individuos solitarios de estas especies se pusieron alerta ante la aproximación humana a una distancia similar que los individuos que se encontraban en grupos, y huyeron a una distancia similar que los individuos que se encontraban en grupos. En otras especies, tampoco variaron ambas distancias de evitación entre individuos solitarios o gregarios (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020).

En estas especies, las aves solitarias no estaban más atentas e inquietas ante las aproximaciones humanas. En conclusión, posiblemente el riesgo de depredación en aves solitarias de estas especies no era mayor al de aves gregarias, y por eso no hubo variación en las respuestas antidepredador (Hutson, 1982).

La ausencia de efecto del gregarismo en la FID de la Paloma Doméstica, una especie social (Morelli *et al.*, 2019), no fue consistente con lo reportado anteriormente respecto a la FID de especies gregarias: La FID de poblaciones de aves urbanas fue menor a la FID de poblaciones rurales, aunque en ambas poblaciones la FID de aves en grupos tendía a ser mayor (Morelli *et al.*, 2019).

Lo que sí resultó consistente a lo reportado en relación a especies gregarias, por Morelli *et al.* (2019), fue que la AD y la FID de las aves disminuyeron conforme aumentó el nivel de urbanización. La vigilancia de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor fue menor (AD cortas) y las aves se mostraron más tolerantes a la aproximación humana (FID cortas) conforme aumentó el nivel de urbanización; acorde a la explicación de Uchida *et al.* (2019) acerca del comportamiento de evitación.

A diferencia de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Zanate Mayor y el Cuicacoche Pico Curvo, en el Gorrión Doméstico, la presencia de otras aves influyó en la AD de los individuos, pero no encontré evidencia de que la FID variase entre individuos gregarios y solitarios del Gorrión Doméstico.

Al tomar en cuenta únicamente que la FID de esta especie no varió entre aves solitarias y gregarias, su comportamiento de evitación se podría explicar de la siguiente manera:

1) Fue similar el resultado de la evaluación de riesgo en los individuos solitarios del Gorrión Doméstico y los individuos que se encontraban en grupos, porque huyeron a distancias similares ante la aproximación humana. Esto contrastó con lo encontrado en ésta y otras especies de aves gregarias; en ellas, el gregarismo se asoció con el incremento de la FID (Fernández-Juricic *et al.*, 2002; Morelli *et al.*, 2019; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020). Aunque en otros estudios con distintas especies tampoco hubo un efecto del gregarismo sobre esta distancia de evitación (Álvarez *et al.*, 1984; Li *et al.*, 2011; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020).

2) Aunque la FID entre individuos solitarios y gregarios del Gorrión Doméstico no varió, en el sitio de urbanización menor, la FID de esta especie social fue más larga que en el tramo de mayor urbanización; acorde al comportamiento observado en otras especies (Morelli *et al.*, 2019; Uchida *et al.*, 2019). En ese tramo las aves fueron más audaces y toleraron más la aproximación humana, como lo señalado por Uchida *et al.* (2019), sin que el gregarismo tuviera efecto en la FID.

No obstante, también hubo un efecto del gregarismo sobre la AD en el Gorrión Doméstico. Al considerar la AD, la FID, el gregarismo y la urbanización, se evaluó el comportamiento de evitación en el Gorrión Doméstico de manera distinta:

En el sitio de urbanización menor, la AD fue más larga en individuos solitarios del Gorrión Doméstico. Aunque las aves gregarias estaban menos vigilantes, reaccionaron antes (Møller, 2015); así que la tolerancia relativa de aves solitarias fue mayor (Uchida *et al.*, 2019).

Al contrario, en el sitio de urbanización intermedia, la AD fue más corta en individuos solitarios del Gorrión Doméstico. Aunque las aves gregarias estaban más vigilantes, la tolerancia relativa de éstas fue mayor (Uchida *et al.*, 2019), porque tardaron en presentar el comportamiento de huida (Seghers, 1981; Møller, 2015; Zaman *et al.*, 2020). En comparación con el sitio de urbanización menor la tolerancia relativa en individuos solitarios disminuyó; en individuos gregarios, aumentó.

En el sitio de urbanización mayor, no hubo efecto del gregarismo sobre la vigilancia. Sin embargo en comparación con el sitio de urbanización intermedia: la vigilancia en individuos solitarios aumentó y en individuos gregarios se mantuvo. En el sitio de urbanización mayor, la tolerancia relativa fue similar entre aves solitarias y gregarias, la evaluación del riesgo no varió. Pero en comparación con el sitio de urbanización intermedia, la tolerancia relativa de las aves sí aumentó (Uchida *et al.*, 2019).

Al incrementar el nivel de urbanización, la variación de la AD y la FID del Gorrión Doméstico fue inconstante, esto impidió concluir que la tolerancia a la aproximación humana entre aves solitarias y gregarias fue proporcional al aumento de la urbanización (Uchida *et al.*, 2019).

En otro estudio, la relación entre el comportamiento de evitación del Gorrión Doméstico y el gregarismo fue “plana” (*flat*, término utilizado en inglés): La variación en la FID fue inversamente proporcional a la densidad de alimento; es decir, los individuos tardaron en huir cuando estaban en una zona gran densidad de alimento, sin que hubiera relación con el gregarismo (Barnard, 1980).

Aunque con la información que tomé no hubo manera de demostrarlo, quizá la densidad de alimento varió a través del gradiente de urbanización, lo que pudo haber influido en la AD del Gorrión Doméstico y el aumento de la audacia de esta especie (Ydenberg y Dill, 1986). En caso de haber estos cambios, esta situación contribuiría a explicar la variación en la FID de otras especies.

1.3.2.2 Especies cuyos resultados apoyan la hipótesis. Acorde a lo previsto, encontré evidencia del efecto del gregarismo en la FID de la Paloma de Collar Turca y la Paloma Alas Blancas. Además, en la Paloma de Collar Turca la variación en la FID se explicó por la interacción entre el gregarismo y la urbanización.

Por un lado, en la Paloma Alas Blancas la media de la FID de los individuos solitarios fue mayor que la de los gregarios (Altmann, 1958; Seghers, 1981; Hutson, 1982; Ydenberg y Dill, 1986; Tätte *et al.*, 2018) en el extremo más urbanizado del gradiente (único sitio donde registré distancias de evitación de esta especie). Por otro lado, en la Paloma de Collar Turca no hubo un patrón constante para la FID entre los dos sitios donde medí sus distancias de evitación.

En el tramo de menor urbanización, la FID de la Paloma de Collar Turca no varió, acorde a lo reportado en algunas especies (Álvarez *et al.*, 1984; Li *et al.*, 2011; García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020); en el sitio de urbanización intermedia, la FID de individuos gregarios fue mayor que la FID de individuos solitarios, como se señaló en otras especies (Altmann, 1958; Seghers, 1981; Hutson, 1982; Ydenberg y Dill, 1986; Tätte *et al.*, 2018). Además, la FID de individuos gregarios no varió entre poblaciones de la Paloma de Collar Turca, pero la FID de aves solitarias en el sitio de urbanización intermedia fue menor que la FID de esta especie en el sitio de urbanización menor.

Posiblemente, las aves solitarias de la Paloma Alas Blancas se enfrentaban a mayor depredación (Zaman *et al.*, 2020) y estaban más nerviosas y agitadas (Hutson, 1982) que en un grupo, donde sería menos probable que un individuo fuera capturado que cuando se encontraba solo; quizá por eso las aves gregarias de esta especie relajaban el comportamiento antidepredador (Seghers, 1981). Hubo también este patrón en la AD del Gorrión Doméstico en el extremo menos urbanizado del gradiente.

Contrastantemente, en el extremo menos urbanizado del gradiente el resultado de la evaluación de riesgo de depredación no varió entre aves gregarias y solitarias de la Paloma de Collar Turca. Al parecer, en ese sitio las aves gregarias y solitarias no toleraron la aproximación humana de manera distinta (Uchida *et al.*, 2019).

En el sitio de urbanización intermedia, las aves gregarias de la Paloma de Collar Turca sí presentaron respuestas inmediatas de huida; acorde a lo reportado sobre otras especies (Møller, 2015). En grupos, era más probable detectar un depredador (Seghers, 1981; Zaman *et al.*, 2020) y que a partir de la señal de advertencia de alguno de los miembros del grupo el resto huyera (Altmann, 1958).

No obstante, también hubo un efecto del gregarismo sobre la AD en la Paloma de Collar Turca: La AD disminuyó en individuos solitarios; y en el extremo menos urbanizado del gradiente, la media que registré de la AD de la Paloma de Collar Turca fue mayor que en el sitio de urbanización intermedia. Es decir, la vigilancia disminuyó conforme aumentó el nivel de urbanización, como se señaló en otras especies (Uchida *et al.*, 2019).

Al considerar la AD, la FID, el gregarismo y la urbanización, evalué la respuesta del comportamiento de evitación en la Paloma de Collar Turca de manera distinta. Al

aumentar el nivel de urbanización, la FID de aves solitarias fue menor, acorde a lo señalado por Morelli *et al.* (2019), quienes compararon la FID según el gregarismo de otras especies entre sitios con diferente grado de urbanización. Sin embargo, la tolerancia a la aproximación humana de las aves gregarias de la Paloma de Collar Turca no fue proporcional al aumento de la urbanización, explicación consistente con lo señalado por Uchida *et al.* (2019).

En el caso de la Paloma Alas Blancas, las aves solitarias y gregarias se pusieron alerta a una distancia similar ante la aproximación humana; pero las aves gregarias huyeron después (FID corta) que las solitarias; como señaló Møller (2015). Acorde a las explicaciones propuestas por Uchida *et al.* (2019), el resultado de la evaluación de riesgo de depredación varió entre aves solitarias y aves en grupos de la Paloma Alas Blancas; lo que implicó que la aproximación humana se tolerase más en aves gregarias.

Quizá, el proceso de expansión del área de distribución en el que la Paloma de Collar Turca se está desarrollando (Scheidt y Hurlbert, 2014) tuvo que ver con la falta de un patrón establecido entre aves gregarias y solitarias de esa especie exótica entre sitios con distinto nivel de urbanización que se mencionó en los párrafos anteriores. En otras investigaciones se señaló que las aves que habían invadido áreas recientemente mostraban distancias de evitación mayores a las aves que habían existido en un área durante mayor número de generaciones (Møller, 2008).

**1.4 Efecto de la urbanización.** Esperaba que variaran las distancias de evitación entre especies de aves y a través del gradiente de urbanización, pues se reportó que la urbanización contribuía a explicar la variación de las distancias de evitación (Møller, 2015). Encontré evidencia de ello en ambas distancias de evitación de las cinco especies analizadas (Tortolita Cola Larga, Paloma Doméstica, Gorrión Doméstico, Zanate Mayor y Paloma de Collar Turca). Hubo un patrón consistente del comportamiento antidepredador a lo largo del gradiente entre esas especies.

**1.4.1 Distancia de alerta.** Acorde a lo previsto, la AD varió entre sitios con distinto grado de urbanización y entre especies, siguiendo el siguiente patrón: La AD disminuyó conforme aumentó el grado de urbanización en las cuatro especies que se incluyeron en el análisis conjunto (Tortolita Cola Larga, Paloma Doméstica, Gorrión

Doméstico y Zanate Mayor); y también en la Paloma de Collar Turca, en los dos primeros sitios del gradiente, donde se obtuvieron datos para esta especie.

En general, la AD de las aves en el extremo de menor urbanización fue más larga que en el tramo de mayor urbanización. Este resultado fue consistente con lo reportado con estudios en los que se comparó la AD en sitios con distinto nivel de perturbación humana (MacGregor-Fors *et al.*, 2019), u otras distancias de evitación (Cavalli *et al.*, 2018).

Se reportó que el Gorrión Doméstico se comportaba diferente en sitios muy urbanizados y sitios no urbanos (Vincze *et al.*, 2015). Al comparar la AD del Gorrión Doméstico entre los sitios en los que yo registré dicha distancia de evitación y otros sitios de México con diferente nivel de urbanización, la AD de esta especie fue más larga en sitios donde la urbanización fue inferior (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020) y más corta en donde la urbanización fue mayor (McGregor *et al.*, 2019).

Mis resultados contribuyeron a señalar el flexible comportamiento de alerta en el Gorrión Doméstico, también en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor, a través de un gradiente de urbanización; porque entre sitios con distinta urbanización su comportamiento varió.

La variación de esta distancia de evitación entre especies y entre sitios con distinta perturbación humana resultó acorde con lo señalado por Blumstein *et al.* (2003) sobre la FID: Disminuyó la vigilancia de las aves en sitios con más perturbación humana. Sin embargo, las especies más vigilantes en un sitio percibieron antes (AD largas) la aproximación humana en cualquier posición del gradiente de perturbación humana, en contraste con otras especies (Blumstein *et al.*, 2003).

La media de AD en la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica fue más corta que en el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor. Y la media de la AD más larga se registró en el Zanate Mayor. Esta variación interespecífica de la AD fue consistente con lo reportado previamente en distintas especies de aves (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b; Blumstein *et al.*, 2004a).

Además de la urbanización y la masa corporal, se identificó entre los factores que influían en la varianza de las distancias de evitación a la distribución, el gregarismo y el hábitat (Møller, 2015). Las cinco especies que estudié obtenían recursos

alimenticios en el suelo. Las áreas abiertas eran el hábitat de la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico (Møller, 2009a); y áreas abiertas con arbustos, el de la Tortolita Cola Larga (Osorio-Beristain *et al.*, 2018).

Posiblemente la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico no huían pronto ante la aproximación humana debido a que se ha señalado que las especies que se alimentaban exitosamente en el suelo pavimentado presentaban distancias de evitación más cortas (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b). Sin embargo, esto no ocurrió en el Zanate Mayor o la Paloma de Collar Turca, cuyas AD fueron más largas. El alimento sería uno de los recursos valiosos que motivaban sobre todo a la Paloma Doméstica y la Tortolita Cola Larga a correr riesgos (Tätte *et al.*, 2018) y a relajar el comportamiento de alerta (AD cortas).

**1.4.2 Distancia de inicio de huida.** Acorde a lo previsto, la FID varió entre sitios de distinto nivel de urbanización y entre especies. La variación en la FID se explicó por la interacción entre la especie de ave y la urbanización. En general, se halló el siguiente patrón: La FID disminuyó conforme aumentó el grado de urbanización en las cuatro especies que se incluyeron en el análisis conjunto (Tortolita Cola Larga, Paloma Doméstica, Gorrión Doméstico y Zanate Mayor); y también en la Paloma de Collar Turca, en el primer tramo del gradiente, sitios donde se obtuvieron datos para esta especie.

Este resultado fue consistente con estudios en los que se comparó la FID de muchas especies de aves entre sitios con distinto nivel de perturbación humana. En esas investigaciones se señaló el efecto de la urbanización en la disminución de la percepción del riesgo de depredación, o dicho de otra manera, el aumento de la tolerancia (Livezey *et al.*, 2016; Uchida *et al.*, 2019).

Se documentó que las poblaciones urbanas de aves presentaban FID menores a las que se registraban en poblaciones de entornos menos urbanizados, en varias especies (Blumstein *et al.*, 2003; Evans *et al.*, 2010; Møller, 2012; Mikula *et al.*, 2018b), como el Gorrión Doméstico (Cooke, 1980; Møller, 2010; Clucas y Marzluff, 2012; Tätte *et al.*, 2018), la Paloma Doméstica (Møller, 2010; Tätte *et al.*, 2018) y la Paloma de Collar Turca (Møller, 2010).

La FID de la Tortolita Cola Larga fue más larga en una reserva de la biosfera de México donde la urbanización fue inferior (Osorio-Beristain *et al.*, 2018). Las FID de la Paloma Doméstica y la Paloma de Collar Turca fueron más largas en sitios rurales (Møller, 2010); y en sitios urbanos, similares a las que yo reporté (Møller, 2010; Mikula, 2014). La FID del Gorrión Doméstico fue más larga en sitios donde la urbanización fue inferior en otras partes de México (García-Arroyo y MacGregor-Fors, 2020) y del mundo (Cooke, 1980).

Así como se mencionó que el Gorrión Doméstico se comportaba diferente en sitios muy urbanizados y sitios no urbanos (Vincze *et al.*, 2015), mis resultados contribuyen a señalar la flexibilidad de este rasgo del comportamiento antidepredador de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica, el Gorrión Doméstico y la Paloma de Collar Turca a través de un amplio gradiente de urbanización.

La variación de la FID entre especies y entre sitios con distinta perturbación humana resultó acorde con lo sugerido por Blumstein *et al.* (2003): Aumentó la tolerancia de las aves ante la aproximación humana en sitios con más perturbación. Sin embargo, las especies menos tolerantes en un sitio, huyeron antes (FID largas) en cualquier posición del gradiente de perturbación humana, en contraste con otras especies (Blumstein *et al.*, 2003; Blumstein, 2014).

La media de FID en la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica fue más corta que en el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor, en cualquier sitio del gradiente de urbanización. Y sólo en el sitio de urbanización intermedia, la media de la FID en el Zanate Mayor fue más larga que en el Gorrión Doméstico. Esta variación interespecífica de la FID fue consistente con lo reportado previamente en distintas especies de aves (Fernández-Juricic *et al.*, 2001a; Møller, 2010; Mikula, 2014).

En otros análisis también se reportó que la Paloma Doméstica era una de las especies con FID más cortas (Mikula, 2014). En contraste con lo reportado por Osorio-Beristain *et al.* (2018), la Tortolita Cola Larga fue más tolerante que otras especies.

Previamente, mencioné que además de la urbanización y la masa corporal, el gregarismo y el hábitat son factores que influyen en la varianza de las distancias de evitación (Møller, 2015). Y que quizá debido al éxito de alimentación que tienen la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica en el suelo, aumentó la tolerancia (FID

cortas) de estas especies hacia las personas (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b), en comparación con el Zanate Mayor y la Paloma de Collar Turca.

Sin embargo, las áreas abiertas eran el hábitat tanto de la Paloma Doméstica como el Gorrión Doméstico (Møller, 2009a). Según este razonamiento la FID del Gorrión Doméstico tendría que ser casi tan corta como en la Paloma Doméstica; pero no, la FID del Gorrión Doméstico fue mayor a la FID de las columbiformes, y similar al Zanate Mayor en la mayoría del gradiente de urbanización.

La variación encontrada en la FID entre especies sustentó la hipótesis de Møller *et al.* (2019), según la cual, las especies con camuflaje percibían menor riesgo de depredación y podían beneficiarse de la reducción del tiempo y el gasto de energía de escape de depredadores. Independientemente del grado de urbanización, encontré que la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica presentaron FID menores que el Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor.

Debido al camuflaje, los individuos solían evitar la aproximación de un depredador; por ello, las aves con plumaje llamativo tendían a evitar mayores riesgos de depredación al presentar distancias de inicio de huida más largas (Møller *et al.*, 2019; Kalb *et al.*, 2019). Al parecer, en ambientes urbanizados la coloración del plumaje favoreció más a la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica que al Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor.

Al considerar la AD y la FID de las aves a través del gradiente de urbanización concluyo que, en todas las especies, las poblaciones en donde hubo más urbanización fueron más audaces (Uchida *et al.*, 2019), pues su vigilancia disminuyó (AD corta) y fueron más tolerantes a la aproximación humana (FID corta).

## **2. Análisis de modalidad de huida de las especies a través del gradiente**

Esperaba que variasen las frecuencias de modalidad de huida entre especies de aves, y a través del gradiente de urbanización. Además, esperaba que las distancias de evitación presentadas por éstas y las tendencias de gregarismo de cada una de las especies contribuyesen a explicar la variación de las modalidades de huida (Møller, 2015). Encontré evidencia de ello en las cuatro especies analizadas (Tortolita Cola Larga, Paloma Doméstica, Gorrión Doméstico y Zanate Mayor).

Para este análisis, sólo registré las modalidades de huida de aves que antes de su escape se encontraban a nivel del suelo. En ese sustrato, se señaló que las aves tenían dos opciones: escapar mediante un método aéreo (volando) o terrestre (andar o corriendo) (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008; Kitchen *et al.*, 2010; Clucas y Marluff, 2012; Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020).

**2.1 Patrones en el gregarismo (respecto a la modalidad de huida).** Esperaba que la modalidad de huida variara según el gregarismo. Encontré evidencia de ello, aunque no encontré un patrón general entre especies.

Formar parte de un grupo podría disminuir el riesgo de depredación sobre un ave (Møller, 2015), quizá por ello la Paloma Doméstica, Tortolita Cola Larga y el Zanate Mayor solían encontrarse en grupos; sin embargo, sólo en la Paloma Doméstica hubo evidencia de la gran frecuencia de modalidades de huida terrestres que en otras investigaciones se señaló que ocurre cuando se percibe bajo riesgo de depredación (Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020); parcialmente, en la Tortolita Cola Larga; pero no en el Zanate Mayor.

Por otro lado, a pesar de que el Gorrión Doméstico era una especie con comportamientos gregarios (Morelli *et al.*, 2019), la frecuencia registrada de aves solitarias fue mayor en comparación con las otras especies analizadas. Quizá para el Gorrión Doméstico la competencia con otras aves era alta. Se ha descrito anteriormente que en esta situación los individuos de esta especie suelen permanecer solitarios al quedar reducidas las ventajas de estar en un grupo (Elgar, 1986b).

**2.2 Patrones en las distancias de evitación (respecto a la modalidad de huida).** Esperaba que la modalidad de huida variara según las distancias de evitación. Encontré evidencia de ello entre especies. El Gorrión Doméstico y el Zanate Mayor mostraron más escapes volando y sus distancias de evitación fueron más largas que las de la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica, aves que mostraron más escapes andando o corriendo que las otras dos especies.

Según Rodríguez-Prieto *et al.* (2008), la decisión sobre cuándo escapar (FID) está asociada con la decisión sobre cómo escapar (modalidad de huida); y la percepción del riesgo de depredación está implicada en ambas reacciones. Se ha mencionado que las modalidades de huida terrestres ocurren cuando se percibe bajo

riesgo de depredación (Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020). Si la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica mostraban más escapes andando o corriendo es porque estas especies no consideraban que el acercamiento de una persona significase alto el riesgo de depredación.

**2.3 Patrones a través del gradiente de urbanización (respecto a la modalidad de huida).** Esperaba que la modalidad de huida variara a través del gradiente de urbanización y eso pasó. En las especies analizadas aumentó la frecuencia de escapes andando o corriendo en el extremo más urbanizado del gradiente.

Se ha mencionado que las características del hábitat son factores que influyen en la variabilidad de la huida volando en una especie de ave (Jablonszky *et al.*, 2017). Acorde a esto, ante mayor urbanización disminuyó la frecuencia de escapes volando en las cuatro especies que analicé.

Se describió este patrón aparente en los resultados de otras investigaciones: Los organismos realizaban más escapes andando en comparación con escapes de otras modalidades de huida, cuando había más perturbación (Kitchen *et al.*, 2010; Lukanov *et al.*, 2014). Aunque en algunos estudios las aves mostraron más comportamiento de huida ante mayor perturbación (Brown, 1990; Delaney *et al.*, 2002), mis resultados no apoyan esto.

**2.4 Patrones en las especies (respecto a la modalidad de huida).** Tal como esperaba, encontré evidencias de que varió la modalidad de huida entre especies. En otros trabajos, también se registraron proporciones distintas de las modalidades de huida en las especies de aves estudiadas ante un estímulo antrópico (Brown, 1990; Swarthout y Steidl, 2001). De las cuatro especies analizadas, la Tortolita Cola Larga, el Zanate Mayor y el Gorrión Doméstico tendieron a realizar escapes volando. En contraste, la Paloma Doméstica tendió a escapar andando.

Tal como para algunos autores la FID es un rasgo intrínseco de la especie (Blumstein *et al.*, 2003), quizá en algunas aves cierta modalidad de huida también lo es, pues hubo especies ligadas a una modalidad de huida aérea (el Gorrión Doméstico) o que presentaron más frecuencias de huida terrestres (la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica).

En relación con la idea del párrafo anterior, Rodríguez-Prieto *et al.* (2008) señalaron que casi la mitad de los individuos adultos de Mirlo Común (*Turdus merula*) escaparon volando; mientras que Clucas y Marluff (2012) reportaron que la mayoría de las aves presentaron esa modalidad de huida. Eso pasó con el Gorrión Doméstico que tendió a escapar volando; su modalidad de huida no fue muy plástica.

En contraste, la especie que resultó la más plástica fue el Zanate Mayor. En las poblaciones de sitios menos urbanizados se registró mayor frecuencia de escapes volando y en el extremo más urbanizado del gradiente, disminuyó esa frecuencia. Aunque en la población más urbana, el Zanate Mayor solía escapar volando, incrementó la frecuencia de otras modalidades de huida (*i. e.* andar o correr).

**2.5 Patrones en las distancias de evitación a través del gradiente (respecto a la modalidad de huida).** Las distancias de evitación y la urbanización en conjunto influyeron en la manera en que huyeron las aves. Las cuatro especies redujeron las distancias de evitación e incrementaron las frecuencias de escapes andando o corriendo al aumentar la urbanización.

Para empezar, la urbanización influyó en la disminución de la percepción del riesgo de depredación (Livezey *et al.*, 2016). Además, la decisión sobre cuándo escapar (FID) estaba asociada con la decisión sobre cómo escapar (modalidad de huida); esto afectaba la decisión sobre qué tan lejos escapar, variable a la que llamaron “fled distance” (FD) o distancia huida, por traducción del inglés (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008).

Mediante escapes volando, las presas reducían el riesgo de depredación rápidamente, a expensas de altos costos energéticos asociados a los vuelos cortos (Butler, 1991; Nudds y Bryant, 2000), por ejemplo, cuando no era preciso recorrer grandes distancias para alejarse del estímulo que considerasen riesgoso y las aves sólo se establecieran en una percha cercana.

Por el contrario, ante modalidades de huida terrestres, las aves estaban expuestas a un mayor riesgo de depredación porque la velocidad de escape era menor y la distancia entre un ave y un depredador era más corta al final del escape (Alonso, 2004, citado por Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008; Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020). Sin embargo, los costos energéticos asociados a esa modalidad de huida eran más bajos.

Otro beneficio de una modalidad de huida terrestre era escapar pero mantener el contacto visual con el depredador, que permitía a la presa moverse una distancia en la que se considerara a salvo; y desde ahí, evaluar el riesgo real que el depredador representaba (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008; Tätte *et al.*, 2020). Se reportó que algunas especies de aves vigilaban las acciones del depredador después de iniciar el escape, y aumentaban la duración de la huida si el comportamiento del depredador resultaba más amenazante (Tätte *et al.*, 2020).

Encontré evidencia de que las aves ajustaron la modalidad de escape, de acuerdo con el riesgo de depredación percibido por éstas (Tätte *et al.*, 2020). Si un ave no volaba ante la aproximación de una persona, no significaba la ausencia de comportamiento de evitación; sino que se reflejaron los efectos de un estímulo en comportamientos mucho más sutiles que el vuelo (Swarthout y Steidl, 2001) cuando las aves presentaron modalidades de huida terrestres.

## **2.6 Patrones en el gregarismo a través del gradiente (respecto la modalidad de huida).**

**2.6.1 Patrones entre especies.** El gregarismo y la urbanización en conjunto influyeron en la modalidad de huida entre las especies de aves. A lo largo del gradiente de urbanización en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Zanate Mayor, la proporción de aves gregarias fue mayor a la de aves solitarias. En contraste, en el Gorrión doméstico siempre hubo mayor frecuencia de aves solitarias que de otros niveles de gregarismo.

Una explicación sobre la gran frecuencia de aves solitarias del Gorrión Doméstico podría ser que la competencia por el alimento influyó en las decisiones de los individuos sobre el establecimiento de grupos, pues se señaló que esta especie no intentaba estar en un grupo cuando el alimento disponible no era divisible (*i.e.* piezas de pan en vez de semillas) (Elgar, 1986b); a pesar de ser una especie con comportamientos gregarios (Morelli *et al.*, 2019).

Otra explicación fue el riesgo de depredación percibido por el Gorrión Doméstico en los sitios donde registré sus distancias de evitación. A diferencia de otras especies, posiblemente ésta era más propensa a permanecer solitaria, cuando percibía menos riesgo de depredación (Elgar, 1986b). Aunque fue constante su tendencia a realizar

escapes volando. Esta modalidad de escape pareció ser un rasgo distintivo del Gorrión Doméstico. Algunas especies eran más huidizas que otras (Blumstein *et al.*, 2003).

En el sitio de mayor urbanización, la Paloma Doméstica, una especie social (Morelli *et al.*, 2019), y la Tortolita Cola Larga se beneficiaron del gregarismo (aves en grupos conespecíficos y mixtos) para reducir costes del comportamiento antidepredador y percibir menor riesgo de depredación (Sridhar *et al.*, 2009; Zaman *et al.*, 2019), pues tendían a presentar modalidades de huida terrestres. Estos escapes implican menores costos energéticos que el vuelo (Butler, 1991; Nudds y Bryant, 2000).

Sobre todo, el escape de la Tortolita Cola Larga fue consistente con la reducción del comportamiento antidepredador encontrada en grupos mixtos en comparación con aves solitarias o en grupos conespecíficos de algunas especies de aves (Sridhar *et al.*, 2009).

En contraparte, la frecuencia de los escapes aéreos en el Zanate Mayor superó la de los terrestres, pero esa tendencia disminuyó en el extremo más urbanizado. Ahí, la frecuencia de aves solitarias fue mayor, en comparación con otras dos poblaciones de esta especie. Posiblemente, el Zanate Mayor fue una de las especies más propensas a permanecer solitarias cuando percibían menos riesgo de depredación, como el Gorrión Doméstico (Elgar, 1986b).

**2.6.2 Patrones a través del gradiente de urbanización.** En el primer tramo del gradiente de urbanización, el cambio del comportamiento (salvo en el Zanate Mayor) se reflejó en la reducción en la frecuencia de aves solitarias a favor de aves en grupos conespecíficos y heteroespecíficos. Se ha señalado en algunas especies que el agrupamiento de aves fue aparentemente menos común en los hábitats donde había menos perturbación (Pulliam, 1973).

En las poblaciones de Zanate Mayor presentes en el tramo menos urbanizado, la frecuencia de estas aves en grupos conespecíficos fue mayor. Ahí registré la distancia de alerta y la distancia de inicio de huida más largas, en comparación con las poblaciones de todas las especies en el gradiente. Esto fue inconsistente con la reducción del comportamiento antidepredador que se reportó en aves en grupos de otras investigaciones, de diversas especies (Sridhar *et al.*, 2009; Morelli *et al.*, 2019),

pero sí concordó con lo que observé en la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico.

En otro estudio se señaló que el Gorrión Doméstico ajustó su comportamiento depredador de acuerdo al gregarismo; es decir, cuando los individuos de esta especie permanecían en grupos disminuyó el comportamiento antidepredador (Elgar *et al.*, 1984).

En el segundo tramo del gradiente de urbanización, el cambio del comportamiento (salvo en el Gorrión Doméstico) fue mayor y se reflejó en la reducción de la frecuencia del vuelo. Las aves se beneficiaron de la menor percepción de riesgo de depredación en el extremo más urbanizado porque ahorraron el costo energético que implicaba esa modalidad de huida (Butler, 1991; Nudds y Bryant, 2000).

**2.6.3 Patrones en el gregarismo y la modalidad de huida.** Detecté dos patrones inversos: Las poblaciones del Zanate Mayor y la Paloma Doméstica con gran frecuencia de aves gregarias estaban asociadas a escapes volando. En cambio, las poblaciones del Gorrión Doméstico y la Tortolita Cola Larga con gran frecuencia de aves solitarias escaparon mediante esa modalidad de huida.

En el Zanate Mayor y la Paloma Doméstica los resultados fueron consistentes con la mayor probabilidad de detectar un depredador al estar en un grupo y entonces huir (Sridhar *et al.*, 2009); pero no en el Gorrión Doméstico ni en la Tortolita Cola Larga. Estas especies mostraron el comportamiento antidepredador de huir volando y reaccionar por estar más nerviosas en solitario (Hutson, 1982).

Independientemente del nivel de urbanización, el Zanate Mayor percibió gran riesgo de depredación, en comparación con las otras especies analizadas. Esta ave escapaba antes; además, la tendencia de esta especie fue realizar escapes volando. Al llevar a cabo esa modalidad de huida, las aves se desplazaban más para que la distancia entre ellas y el depredador fuera más larga. En otras investigaciones se demostró que la duración de su huida es mayor en los escapes tempranos (Tätte *et al.*, 2020).

### **3. Análisis de la ubicación del refugio tras la huida**

Acorde a lo previsto, hubo variación en la ubicación del refugio al que acudían las aves de distintas especies en cuanto huían, aunque sin algún patrón claro entre especies.

**3.1 Asociación entre especie y ubicación del refugio.** Esperaba que la ubicación del refugio variara según la especie. En general, la mayoría de las aves acudió a refugios que se encontraban a nivel de suelo, sobre todo, la Paloma Doméstica, seguida de la Tortolita Cola Larga y el Gorrión Doméstico; en menor medida, el Zanate Mayor.

Las frecuencias que registré de la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico sobre los refugios ubicados en lo alto y en el suelo a los que estas aves acudieron concordaron con lo que se señaló en otras investigaciones con diferentes especies: La mayoría de las veces las aves se refugiaron en el suelo (Tätte *et al.*, 2018; Tätte *et al.*, 2020). Tätte *et al.* (2018) indicaron que casi el 41% de los escapes de 17 especies concluyó en sustratos distintos al suelo.

Sin embargo, se señaló que cuando las aves huían volando, su escape terminaba en campo abierto frecuentemente (Tätte *et al.*, 2018). Observé un comportamiento similar en el Gorrión Doméstico, especie que tendía a realizar escapes volando y que el 60% de los refugios de esta ave se ubicó en el suelo. De hecho, independientemente de la frecuencia de escapes volando entre las especies, en el suelo se ubicó la mayoría de los refugios que registré.

Previamente, se reportó que la distancia al refugio es un factor importante que determinó las decisiones de escape (Stankowich y Blumstein, 2005; Cooper *et al.*, 2009; Guay *et al.*, 2013) y que la corta distancia a un refugio disminuía la percepción del riesgo de depredación (Stankowich y Blumstein, 2005). Si las especies no necesitaban desplazarse mucho para evitar el estímulo que consideraban riesgoso (*i. e.* aproximación inminente de un humano), el sitio en que las aves se sentían refugiadas estaba en el suelo, y cerca de donde las aves se encontraban.

Las aves escaparon a nivel del suelo cuando percibieron que no había gran riesgo de depredación, al no necesitar huir más lejos (Alonso, 2004, citado por Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008; Tätte *et al.*, 2018). En cambio, cuando ante la

aproximación humana las aves escaparon volando consiguieron mayor distancia entre su posición inicial y el lugar al que acudieron (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008).

Además, otras ventajas estaban involucradas en las modalidades de huida terrestres; y por consiguiente, en considerar refugios en el suelo, debido a que no se percibía gran riesgo de depredación. Al escapar de la aproximación humana mediante esa manera, no se necesitaba gastar más energía para huir (Butler, 1991), como la que implicaba los vuelos cortos (Nudds y Bryant, 2000).

Parece que en la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica, la aproximación inminente de un humano no indicó gran riesgo de depredación. En ambas especies, se registró la menor asociación a refugios en lo alto. Estas dos especies tendían a más escapes andando o corriendo. Estas modalidades de huida implicaban que el refugio al que acudían las aves estuviera en suelo (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008; Tätte *et al.*, 2018). En efecto, la ubicación de la mayoría de los refugios a los que acudieron la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica se encontró en el suelo.

Por otro lado, se ha señalado que si las aves perciben gran riesgo de depredación, acuden a un refugio que está en lo alto (Tätte *et al.*, 2018). En comparación con las otras especies, la mayor proporción del Zanate Mayor acudió a un refugio ubicado en lo alto. Al parecer, la inminente aproximación de un humano fue percibida como un riesgo para esta especie. Esta respuesta ante la aproximación humana fue específica de la especie.

Diversos autores señalaron que los recursos relativamente valiosos motivaban a las aves a correr riesgos y permanecer cerca de donde estaban antes de escapar (Tätte *et al.*, 2018). Las cuatro especies que estudié se alimentaban en el suelo; posiblemente el éxito de alimentación que tenían la Tortolita Cola Larga, la Paloma Doméstica y el Gorrión Doméstico aumentaba su tolerancia hacia las personas (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b); sin embargo, esto no ocurría en el Zanate Mayor.

El Zanate Mayor fue la especie en la que se registró más frecuencia de refugios ubicados en lo alto y distancias de evitación más largas; es decir, evitaba la aproximación humana. En otra investigación se señaló que el Mirlo Común (*Turdus merula*) no parecía alimentarse exitosamente en el suelo pavimentado y que tal especie no permitía tanto acercamiento humano (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b).

Una minoría de las aves cuyo refugio registré huyó hacia lo alto. Infero que esa minoría se movió más lejos que el resto porque Tätte *et al.* (2018) encontraron que pocos escapes terminaron en el refugio disponible más cercano cuando el suelo no fue usado como refugio. Es decir, posiblemente las aves que tendían a huir hacia lo alto (*i. e.* el Zanate Mayor y el Gorrión Doméstico) se desplazaban mucho más (Tätte *et al.*, 2020), aunque hubiera refugios más cercanos.

Se publicó que, en algunas especies, como la Paloma Torcaz (*Columba palumbus*), los árboles fueron el refugio elegido con mayor frecuencia (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b; Tätte *et al.*, 2018); para otras, como el Gorrión Doméstico, vegetación arbustiva (Fernández-Juricic *et al.*, 2001b). En contraste, los refugios que registré de la Paloma Doméstica solían encontrarse a nivel del suelo; y, por otro lado, las frecuencias entre los refugios utilizados por el Gorrión Doméstico no marcaron un patrón claro.

**3.2 Distancias de evitación y la ubicación del refugio.** Esperaba que la ubicación del refugio variara según las distancias de evitación. En efecto, observé que cuando los individuos elevaban el vuelo para evitar el riesgo, las distancias de evitación eran más largas.

En el Zanate Mayor se registró gran frecuencia de refugios en lo alto. Las distancias de evitación de esta especie fueron más largas que las del resto. Por otro lado, en la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica las distancias de evitación fueron más cortas, y el porcentaje de refugios en lo alto también fue menor.

En hábitats urbanos y cuando las aves efectuaron escapes andando o corriendo, se reportó que es más corta la distancia entre la posición inicial de un ave y el lugar al que acudió como respuesta a la aproximación humana (Tätte *et al.*, 2018). Cuando presentaban esas modalidades de huida, las aves recorrían menos distancia que al volar y el refugio al que llegaban se ubicaba en el suelo.

Al aumentar la urbanización, acorde a Tätte *et al.* (2018), registré un incremento en la frecuencia de escapes terrestres; y también, de refugios en el suelo, en las cuatro especies analizadas. En el sitio de urbanización mayor, los individuos de la Paloma Doméstica prácticamente no se refugiaban en lo alto; en el Zanate Mayor, la frecuencia

de refugios en el suelo de esa población superó las frecuencias de estos refugios en las otras dos poblaciones de esta especie.

En un estudio se señaló que la probabilidad de escapes volando aumentó a medida que disminuyó la FID (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2008). Sin embargo, encontré que cuando las aves acudieron a refugios ubicados en lo alto, la FID era mayor; y a esos refugios sólo se podía acceder mediante el vuelo como modalidad de huida.

Dicho resultado está en consonancia con lo inferido por Stankowich y Blumstein (2005), la FID disminuyó ante la corta distancia a un refugio. Cuando las aves escaparon a nivel del suelo, las aves no consideraron necesario huir muy lejos para estar a salvo. Mencioné que en las especies con tendencia a mostrar más escapes andando o corriendo (la Tortolita Cola Larga y la Paloma Doméstica) se registró la menor asociación a refugios en lo alto. Y en esas especies, se presentaron AD y FID menores (Tätte *et al.*, 2020).

#### **4. Sugerencias para futuras investigaciones**

Con base en mi experiencia de campo, en este apartado señalo sugerencias que serán útiles en investigaciones que se realicen sobre distancias de evitación en aves para evaluar el efecto de la perturbación humana.

**4.1 Tamaños de muestra balanceados.** El desbalance de datos puede reducir la potencia de las pruebas estadísticas (Pardo y Pardo, 2018). Por ello, sería conveniente que en futuras investigaciones se procure obtener un volumen de datos más balanceado, para que la significación estadística de los resultados dependa menos de los análisis estadísticos a realizar.

Sin embargo, el hecho de que encontré patrones de comportamiento parecidos a partir de los ANOVA y el PCA en relación al gregarismo y urbanización de las especies de aves sugirió que la técnica analítica no influyó tanto en los resultados que obtuve. Es decir, los patrones en el comportamiento de evitación de las aves estuvieron presentes en el conjunto de datos.

Sugiero que se obtengan tamaños de muestra mayores para evaluar la variación de las distancias de evitación de ciertas especies según la exposición (*i.e.* en el Pinzón Mexicano), sexo (*i.e.* en el Pinzón Mexicano, el Zanate Mayor), gregarismo (*i.e.* con dos niveles en el Cuicacoche Pico Curvo y el Zanate Mayor en el sitio de urbanización

menor; con cuatro niveles de gregarismo en las ocho especies que yo tomé en cuenta) u otros factores, como la urbanización (*i.e.* en el Cuicacoche Pico Curvo y la Paloma Alas Blancas), incluso para evaluar la interacción de varios de estos elementos.

**4.1.1 Varias localidades con el mismo nivel de urbanización.** Seguramente será necesario que se incluyan varias localidades al realizar el muestreo para obtener un volumen de datos balanceado, sobre todo en sitios de urbanización menor.

En esta investigación corroboré que la urbanización fue un factor que influyó en la variación de la FID de las especies. Así que para que la urbanización no interfiera al analizar el efecto de otros factores en las distancias de evitación, sugiero que en futuras investigaciones para obtener un volumen de datos óptimo, las localidades que se incluyan tengan un nivel de urbanización similar, es decir, con un total de población humana semejante (Cervera Flores y Rangel González, 2015).

**4.1.2 Para evaluar el efecto del sexo en el Pinzón Mexicano y el Zanate Mayor.** Fue insuficiente el tamaño de muestra en ambas especies para evaluar el efecto del sexo en las distancias de evitación de los individuos que exclusivamente estaban ubicados en el suelo. Sin embargo, la FID fue menor en los individuos del sexo con plumaje más conspicuo (Møller *et al.*, 2019); tal diferencia explicó la variación que encontré en la FID del Gorrión Doméstico.

El Pinzón Mexicano y el Zanate Mayor son especies cuya coloración del plumaje varía entre hembras y machos. Probablemente, también hay variaciones en las distancias de evitación entre sexos de ambas especies. En futuros estudios sobre comportamiento antidepredador y el sexo de estas aves, serán necesarios mayores tamaños de muestra para poner a prueba esta hipótesis.

**4.1.3 Para evaluar el efecto del gregarismo.** Aunque no es consistente el efecto del gregarismo en la AD y la FID, en varias especies se ha reportado que este factor influye en las distancias de evitación (Álvarez *et al.*, 1984; Ydenberg y Dill, 1986; Stankowich y Blumstein, 2005).

En algunas especies no hallé tal efecto, quizá por el desbalance en los tamaños de muestra al considerar sólo dos niveles de gregarismo: Aves solitarias y Gregarias. En futuras investigaciones, en esas especies se podría analizar la influencia del gregarismo con tamaños de muestra balanceados en esos dos niveles, o al aumentar

los tamaños de muestra en cuatro niveles de gregarismo (i.e. aves solitarias, aves en grupos conespecíficos, aves en grupos heterospecíficos y aves en grupos mixtos).

4.1.3.1 Tamaño de grupo. En futuras investigaciones, una alternativa para evaluar el efecto del gregarismo en las distancias de evitación es considerar el número de integrantes en los grupos, con una mayor cantidad de datos por especie, en localidades con un mismo nivel de urbanización.

4.1.3.2 En la Paloma de Collar Turca. Sería interesante que en futuras investigaciones se mida el número de individuos de grupos en los que se tome la FID de la Paloma de Collar Turca. Así se podría determinar si hay un comportamiento similar en esta especie y otra ave del mismo género, la Tórtola de Senegal (*S. senegalensis*) (Siegfried y Underhill, 1975); la que en grupos con determinado número de integrantes disminuyó la percepción del riesgo de depredación, pero no cuando un ave estaba solitaria o con pocos conespecíficos ni en grupos con muchos individuos (Siegfried y Underhill, 1975; Krebs y Barnard, 1980).

4.1.3.3 En el Gorrión Doméstico y la distribución del alimento. Aunque en esta investigación encontré efecto del gregarismo en las distancias de evitación de esta especie, se reportó que la densidad de alimento tenía efecto sobre el comportamiento antidepredador, en vez del gregarismo (Ydenberg y Dill, 1986). Sería interesante realizar futuras investigaciones que incluyan la densidad de alimento (*i. e.* densidad de semillas, por Barnard, 1980) para obtener mayor información sobre el comportamiento antidepredador en estas especies.

Si se encontrara un efecto de la densidad de alimento en la AD y la FID de los organismos, sin importar el número de individuos, en grupos de cualquier número de individuos podría ocurrir que las aves se distribuyeran en los sitios de alimentación, de tal manera que el beneficio de cada uno resultara igual (Fretwell, 1972; Harper, 1982; Ydenberg y Dill, 1986); y entonces no habría relación entre el número de individuos de un grupo y la FID (Ydenberg y Dill, 1986).

**4.1.4 Para evaluar el efecto de la urbanización.** Los sitios en donde realicé el muestreo no fueron propiamente rurales. Sería interesante que en futuras investigaciones en las que se evalúe el efecto de la urbanización en aves se considere

un gradiente más amplio para analizar la flexibilidad de las respuestas de las aves ante la aproximación humana.

**4.1.5. Para evaluar el efecto de la exposición en el Pinzón Mexicano.** En el Pinzón Mexicano encontré frecuencias y tendencias de FID contrarias a las que registraron Blumstein *et al.* (2004a) de individuos ubicados en el suelo y en lo alto. Dado que fue diferente la urbanización de los sitios donde obtuve los datos de esta especie y donde los tomó Blumstein *et al.* (2004a), posiblemente hay una flexibilidad en el comportamiento del Pinzón Mexicano en zonas distintas. Para poner a prueba esta hipótesis serían necesarios estudios posteriores que consideren la distancia de evitación y la exposición de esta especie con mayores tamaños de muestra en sitios con distinto grado de urbanización.

**4.2 Variación de la modalidad de huida a través del gradiente de urbanización.** Debido a que encontré tendencias entre la modalidad de huida y el grado de urbanización en algunas especies, para ampliar la información al respecto propongo que se investigue cómo se comportan otras especies de aves.

**4.3 Otros análisis con accesibilidad del refugio.** En futuras investigaciones sobre el comportamiento de evitación recomiendo analizar la accesibilidad del refugio de otra manera; por ejemplo, al medir la distancia entre el refugio potencial más cercano y la ubicación del animal antes de huir. Tätté *et al.* (2018) analizaron la frecuencia de refugios, y aunque la mayoría de los escapes terminaron en campo abierto, la cercanía de refugios potenciales influyó en qué tan largo fue el escape que las aves realizaron.

**4.4 Más allá de la FID y la AD.** Se ha recomendado tomar en cuenta otras variables, además de la AD o FID, para evaluar el impacto de la perturbación humana en el comportamiento antidepredador, como la “fled distance” (FD) o distancia huida por traducción del inglés (Tätté *et al.*, 2018). Así que en estudios posteriores sobre distancias de evitación, sería útil registrar la FD. Además, se podría incorporar la tolerancia relativa para analizar la evaluación de riesgo que unos animales realizan ante un depredador en sitios con distinta perturbación y determinar si éstos son sumamente vulnerables por ser muy audaces y por no estar alerta (Uchida *et al.*, 2019).

**4.5 Otros Factores.** Por último, en futuras investigaciones propongo que se analice el efecto de otros factores en el comportamiento antidepredador de estas especies u otras. Se reportó que en varias especies otros factores contribuían a explicar la variación de la FID en las aves; por ejemplo el área de distribución de una especie (Møller, 2015), el área de distribución de hábitats reproductivos (Møller y Garamszegi, 2012; Møller, 2015), el número de transeúntes (Fernández-Juricic, 2001; Mikula, 2014) y el agente de aproximación (McLeod *et al.*, 2013; Bernard *et al.*, 2018; Uchida *et al.*, 2019).

## Conclusión

En este trabajo de investigación, apporto más información sobre (1) la percepción del riesgo de depredación de las aves de México a lo largo de un gradiente de urbanización; (2) su comportamiento de evitación; (3) el efecto que el gregarismo y la exposición acarrearán sobre dicho comportamiento, y (4) la ubicación de los refugios a los que acuden las aves.

A continuación recapitulo los hallazgos de esta investigación con base en los objetivos generales de identificar el efecto de distintos factores (la exposición, el sexo, el gregarismo y la urbanización) en las distancias de evitación (AD y FID) que presentan las aves de distintas especies, identificar el efecto de varios factores (el gregarismo, la urbanización, las distancias de evitación y la especie) en la modalidad de huida de esas aves, así como caracterizar un rasgo de la evitación (ubicación del refugio) efectuada por esas aves cuando huyeron.

Los resultados de este estudio corroboran la hipótesis 1 de que “la distancia de alerta y la distancia de inicio de huida de las especies variarán según la exposición, el sexo, el gregarismo y la urbanización”. Encontré que en el suelo los individuos de algunas especies percibían mayor riesgo; por eso estaban más alerta (AD largas) y detectaban antes la aproximación humana; por lo tanto, escapaban pronto (FID largas).

También, que los machos percibieron mayor riesgo de depredación pues detectaron la aproximación de un humano a la misma distancia que las hembras (AD similar), pero huyeron antes (FID largas).

En torno al gregarismo los resultados fueron más variables. En algunas especies el resultado de la evaluación de riesgo no varió entre aves gregarias y solitarias (AD similar y FID similar); en una especie, las aves solitarias percibieron menor riesgo (AD cortas) y huyeron tras mayor aproximación humana (FID cortas); en otra ocurrió lo contrario (FID largas), aunque aves gregarias y solitarias detectaron la aproximación de un humano a la misma distancia. En una especie, sólo la alerta difirió entre aves gregarias y solitarias con tendencias contrarias en dos sitios del gradiente; en el tercero, no.

Para concluir con mis hallazgos relacionados con la hipótesis 1 señalo que hubo un patrón consistente del comportamiento antidepredador a lo largo del gradiente entre

las especies; es decir, en donde hubo más urbanización las aves fueron más audaces pues su vigilancia disminuyó (AD corta) y fueron más tolerantes a la aproximación humana (FID corta). En general, el comportamiento de evitación de las aves disminuyó conforme aumentó la urbanización.

Mis resultados corroboran la hipótesis 2 de que “la modalidad de huida variará según el gregarismo, la urbanización, las distancias de evitación y la especie”. Encontré que en el sitio de urbanización mayor las aves redujeron las distancias de evitación y la frecuencia del vuelo, a favor de otras modalidades de huida; además, hubo especies con más tendencia a escapar volando, sobre todo cuando la frecuencia de aves solitarias fue mayor. Aunque en otras especies esos escapes ocurrieron en poblaciones con más frecuencia de aves gregarias.

Por último, con respecto a la hipótesis 3 de que “la ubicación del refugio variará según la especie y las distancias de evitación” mis resultados confirman que las aves estaban asociadas a un refugio a nivel de suelo, es decir, de fácil acceso. Además, las distancias de evitación de las aves que acudieron a refugios ubicados en lo alto fueron mayores que las distancias de evitación de las aves que acudieron a refugios ubicados a nivel de suelo.

En resumen, este estudio reveló (1) patrones de comportamiento de huida ante la aproximación de un observador, propios de cada especie estudiada, así como (2) cambios (*i.e.*, plasticidad en el comportamiento) comunes a varias especies en los patrones de comportamiento, en respuesta a los cambios ambientales ligados a la urbanización.

En general, a medida que las aves habitan en entornos más urbanizados, disminuyen el comportamiento de evitación ante la presencia humana (pues presentan menor distancia de alerta y distancia de inicio de huida), y reducen también la frecuencia del vuelo, a favor de otras modalidades de huida (sobre todo, andando); y cuando hay menor comportamiento de evitación las aves están asociadas a un refugio de fácil acceso (a nivel de suelo).

Mediante esta investigación compruebo la influencia de distintos factores en la percepción del riesgo de depredación de las aves y la flexibilidad de su comportamiento antidepredador ante la aproximación humana.

## Referencias

- Altmann, M. (1958). The flight distance in free-ranging big game. *The Journal of Wildlife Management*, 22(2), 207-209. <https://doi.org/10.2307/3797334>
- Álvarez, F., Braza, F., y Azcárate, T. (1984). Distancia de huida en aves. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11(1), 125-130.
- Anderson, T. R. (2006). *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press.  
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195304114.001.0001>
- Barnard, C. J. (1980). Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*, 28(1), 295-309.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80032-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80032-7)
- Bernard, G. E., van Dongen, W. F., Guay, P. J., Symonds, M. R., Robinson, R. W., y Weston, M. A. (2018). Bicycles evoke longer flight-initiation distances and higher intensity escape behaviour of some birds in parks compared with pedestrians. *Landscape and urban planning*, 178, 276-280.  
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.06.006>
- Bizeray, D., Leterrier, C., Constantin, P., Picard, M., y Faure, J. M. (2000). Early locomotor behaviour in genetic stocks of chickens with different growth rates. *Applied Animal Behaviour Science*, 68(3), 231-242.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(00\)00105-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(00)00105-2)
- Blumstein, D. T. (2003). Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *The Journal of Wildlife Management*, 852-857.  
<https://doi.org/10.2307/3802692>
- Blumstein, D. T. (2006). Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour*, 71(2), 389-399. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.010>
- Blumstein, D. T. (2014). Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. En D. Gil y H. Brumm (Eds.), *Avian Urban Ecology* (pp. 41-53). Oxford University Press.  
<https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199661572.003.0004>
- Blumstein, D. T., Anthony, L. L., Harcourt, R., y Ross, G. (2003). Testing a key assumption of wildlife buffer zones: is flight initiation distance a species-specific trait?. *Biological Conservation*, 110(1), 97-100. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00180-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00180-5)
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., LeDee, O., Larsen, E., Rodriguez-Prieto, I., y Zugmeyer, C. (2004a). Avian risk assessment: effects of perching height and detectability. *Ethology*, 110(4), 273-285. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.00970.x>
- Blumstein, D. T., Runyan, A., Seymour, M., Nicodemus, A., Ozgul, A., Ransler, F., Im, S., Stark, T., Zugmeyer, C., y Daniel, J. C. (2004b). Locomotor ability and

- wariness in yellow-bellied marmots. *Ethology*, 110(8), 615-634.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01000.x>
- Blumstein, D. T., y Bouskila, A. (1996). Assessment and decision making in animals: a mechanistic model underlying behavioral flexibility can prevent ambiguity. *Oikos*, 77(3), 569-576. <https://doi.org/10.2307/3545948>
- Brown, A. L. (1990). Measuring the effect of aircraft noise on sea birds. *Environment International*, 16(4-6), 587–592. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(90\)90029-6](https://doi.org/10.1016/0160-4120(90)90029-6)
- Brubaker, A. S., y Coss, R. G. (2016). Effects of single-and mixed-species group composition on the flight initiation distances of plains and Grevy's zebras. *Ethology*, 122(7), 531-541. <https://doi.org/10.1111/eth.12500>
- Burger, J., y Gochfeld, M. (1991). Human distance and birds: tolerance and response distances of resident and migrant species in India. *Environmental Conservation*, 18(2), 158-165. <https://doi.org/10.1017/S0376892900021743>
- Butler, P. J. (1991). Exercise in birds. *Journal of Experimental Biology*, 160(1), 233-262.
- Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press.
- Carrete, M., y Tella, J. L. (2009). Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology Letters*, 6(2), 167-170. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0739>
- Carrete, M., y Tella, J. L. (2013). High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. *Scientific Reports*, 3, 3524. <https://doi.org/10.1038/srep03524>
- Cavalli, M., Baladrón, A. V., Isacch, J. P., Biondi, L. M., y Bó, M. S. (2018). The role of habituation in the adjustment to urban life: An experimental approach with burrowing owls. *Behavioural Processes*, 157, 250-255.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.011>
- Cervera Flores, M., y Rangel González, J. W. (2015). Distribución de la Población por Tamaño de Localidad y su Relación con el Medio Ambiente. En Seminario-taller "Información para la toma de decisiones: Población y Medio Ambiente". El Colegio De México. <https://www.inegi.org.mx/eventos/2015/poblacion/doc/p-walterrangel.pdf>
- Clucas, B., y Marzluff, J. M. (2012). Attitudes and actions toward birds in urban areas: human cultural differences influence bird behavior. *The Auk*, 129(1), 8-16.  
<https://doi.org/10.1525/auk.2011.11121>
- Cooke, A. S. (1980). Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas. *Biological Conservation*, 18(2), 85-88. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(80\)90072-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(80)90072-5)
- Cooper, W. E. Jr., Hawlena, D., y Pérez-Mellado, V. (2009). Islet tameness: escape behavior and refuge use in populations of the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*)

- exposed to differing predation pressure. *Canadian Journal of Zoology*, 87(10), 912-919. <https://doi.org/10.1139/Z09-077>
- Datta, T., y Pal, B. C. (1993). The effect of human interference on the nesting of the openbill stork *Anastomus oscitans* at the Raiganj Wildlife Sanctuary, India. *Biological Conservation*, 64(2), 149-154. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90651-G](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90651-G)
- Delaney, D. K., Pater L. L., Melton, R. H., MacAllister, B. A., Dooling, R. J., Lohr, B., Brittan-Powell, B. F., Swindell, L. L., Beaty, T. A., Carlile, C. D., y Spadgenske, E. W. (2002). *Assessment of training noise impacts on the red-cockaded woodpecker: final report*. Army Corps of Engineers, Energy Research and Development Center, Champaign, Illinois (English (U. S.)).
- Diamond, J. M. (1986). Natural selection: Rapid evolution of urban birds. *Nature*, 324, 107-108. <https://doi.org/10.1038/324107a0>
- Ducatez, S., Audet, J. N., Rodriguez, J. R., Kayello, L., y Lefebvre, L. (2016). Innovativeness and the effects of urbanization on risk-taking behaviors in wild Barbados birds. *Animal Cognition*, 20(1), 33-42. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1007-0>
- Dugas, M. B., Halbrook, S. R., Killius, A. M., del Sol, J. F., y Richards-Zawacki, C. L. (2015). Colour and escape behaviour in polymorphic populations of an aposematic poison frog. *Ethology*, 121(8), 813-822. <https://doi.org/10.1111/eth.12396>
- Elgar, M. A., Posen, M., y Burren, P. J. (1984). Vigilance and Perception of Flock Size in Foraging House Sparrows (*Passer Domesticus* L.). *Behaviour*, 90(4), 215–223. <https://doi.org/10.1163/156853984x00146>
- Elgar M. A. (1986). House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behavior*, 34(1), 169-174. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90020-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90020-5)
- Ensminger, A. L., y Westneat, D. F. (2012). Individual and sex differences in habituation and neophobia in house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 118, 1085-1095. <https://doi.org/10.1111/eth.12009>
- Erichsen, J. T., Hodos, W., Evinger, C., Bessette, B. B., y Phillips, S. J. (1989). Head orientation in pigeons: postural, locomotor and visual determinants. *Brain, Behavior and Evolution*, 33(5), 268-278. <https://doi.org/10.1159/000115935>
- Evans, J., Boudreau, K., y Hyman, J. (2010). Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethology*, 116(7), 588-595. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01771.x>
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M. D., y Lucas, E. (2001a). Bird tolerance to human disturbance in urban parks of Madrid (Spain): Management implications. En J. M. Marzluff, R., Bowman, y R. Donnelly (Eds.), *Avian ecology and conservation in*

- an urbanizing world* (pp. 259-273). Springer, Business Media.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9\\_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_12)
- Fernández-Juricic, E., Jimenez, M. D., y Lucas, E. (2001b). Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environmental Conservation*, 28(3), 263-269.  
<https://doi.org/10.2307/44519907>
- Fernández-Juricic, E., Jiménez, M. D., y Lucas, E. (2002). Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 80(7), 1212–1220. <https://doi.org/10.1139/z02-104>
- Fernández-Juricic, E., Vaca, R., y Schroeder, N. (2004). Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies. *Biological Conservation*, 117(4), 407-416. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.02.001>
- Fernández-Juricic, E., Blumstein, D. T., Abrica, G., Manriquez, L., Adams, L. B., Adams, R., Daneshrad, M., y Rodriguez-Prieto, I. (2006). Relationships of anti-predator escape and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 731-752.
- Fox, J. (2005). Getting started with the R commander: a basic-statistics graphical user interface to R. *Journal of Statistical Software*, 14(9), 1-42.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v014.i09>
- Fretwell, S. D. (1972). *Populations in a seasonal environment* (Vol. 5). Princeton University Press.
- García-Arroyo, M., y MacGregor-Fors, I. (2020). Tolerant to humans? Assessment of alert and flight initiation distances of two bird species in relation to sex, flock size, and environmental characteristics. *Ethology Ecology & Evolution*, 32(5), 445-456.  
<https://doi.org/10.1080/03949370.2020.1753115>
- Ghalambor, C. K., Angeloni, L. M., y Carroll, S. P. (2010). Behavior as phenotypic plasticity (90-107). En D. F. Westneat y C. W. Fox (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press.
- González-Lagos, C., y Quesada, J. (2017). Chapter 6 Stay or Leave? Avian Behavioral Responses to Urbanization in Latin America. En I. MacGregor-Fors, y J. F. Escobar-Ibáñez (Eds.), *Avian Ecology in Latin American Cityscapes* (pp. 99-123). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-63475-3\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-63475-3_6)
- González-Oreja, J. A. (2011). Birds of different biogeographic origins respond in contrasting ways to urbanization. *Biological Conservation*, 144(1), 234-242.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.021>
- Greig-Smith, P. W. (1981). The role of alarm responses in the formation of mixed-species flocks of heathland birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(1), 7-10. <https://doi.org/10.1007/BF00302839>

- Guay, P. J., Leppitt, R., Weston, M. A., Yeager, T. R., Van Dongen, W. F. D., y Symonds, M. R. E. (2017). Are the big and beautiful less bold? Differences in avian fearfulness between the sexes in relation to body size and colour. *Journal of Zoology*, 304(4), 252-259. <https://doi.org/10.1111/jzo.12525>
- Guay, P. J., Lorenz, R. D. A., Robinson, R. W., Symonds, M. R. E., y Weston, M. A. (2013). Distance from water, sex and approach direction influence flight distances among habituated Black Swans. *Ethology*, 119(7), 552–558. <https://doi.org/10.1111/eth.12094>
- Harper, D. G. C. (1982). Competitive foraging in mallards: "Ideal free" ducks. *Animal Behaviour*, 30(2), 575-584. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80071-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80071-7)
- Hediger, H. (1934). Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. *Biologisches Zentralblatt*, 54, 21-40.
- Hensley, N. H., Drury, J. P., Garland, T., y Blumstein, D. T. (2015). Vivid birds do not initiate flight sooner despite their potential conspicuousness. *Current Zoology*, 61(4), 773–780. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.4.773>
- Holmes, T., Knight, R. L., Stegall, L., y Craig, G. R. (1993). Responses of wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin*, 21(4), 461–468. <https://www.jstor.org/stable/3783420>
- Hutson, G. D. (1982). 'Flight distance' in Merino sheep. *Animal Science*, 35(2), 231-235. <https://doi.org/10.1017/S0003356100027409>
- Ikuta, L. A., y Blumstein, D. T. (2003). Do fences protect birds from human disturbance?. *Biological Conservation*, 112(3), 447-452. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00324-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00324-5)
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (s. f. ). Glosario. *INEGI*. <https://www.inegi.org.mx/app/glosario/default.html?p=ENAMIN2010>
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2005). Cartografía Geoestadística Urbana 2005. Ixtenco. *INEGI*. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463079170>
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2009a). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Ixtenco, Tlaxcala* (Clave geoestadística 29016). INEGI. [http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/29/29016.pdf](http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/29/29016.pdf)
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2009b). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Huamantla, Tlaxcala* (Clave geoestadística 29013). INEGI. [http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/29/29013.pdf](http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/29/29013.pdf)
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2009c). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Puebla, Puebla* (Clave

- geoestadística 21114). INEGI.  
[http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/21/21114.pdf](http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/21/21114.pdf)
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2016a). *Tabulados. Encuesta Intercensal 2015*. INEGI. <https://sinegi.page.link/u1RR>
- Instituto Nacional de Geografía y Estadística (2016b). *Tabulados. Encuesta Intercensal 2015*. INEGI. <https://sinegi.page.link/u1RR>
- Jablonszky, M., Szász, E., Markó, G., Török, J., Herczeg, G., y Garamszegi, L. Z. (2017). Escape ability and risk-taking behaviour in a Hungarian population of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(3), 54. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2276-6>
- Jiménez, A., García-Lau, I., González, A., Mugica, L., y Acosta, M. (2014). Masa corporal de 183 especies de aves cubanas/Body mass of 183 species of Cuban birds. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas*, 3(1), 22-42.
- Kalb, N., Anger, F., y Randler, C. (2019). Flight initiation distance and escape behavior in the black redstart (*Phoenicurus ochruros*). *Ethology*, 125 (7), 430-438. <https://doi.org/10.1111/eth.12867>
- Kitchen, K., Lill, A., y Price, M. (2010). Tolerance of human disturbance by urban Magpie-larks. *Australian Field Ornithology*, 28(1), 1–9. <https://search.informit.com.au/documentSummary;dn=345264252838332;res=IE LHSS>
- Knight, R. L., y Fitzner, R. E. (1985). Human disturbance and nest site placement in black-billed magpies. *Journal Field Ornithology*, 56(2), 153-157. <https://www.jstor.org/stable/4513002>
- Knight, R. L., y Cole, D. N. (1995). Factors that influence wildlife responses to recreationists. En R. L. Knight, y K. J. Gutzwiller (Eds.), *Wildlife and Recreationists: Coexistence Through Management and Research* (pp. 71–79). Island Press.
- Krams, I. (1996). Predation risk and shifts of foraging sites in mixed willow and crested tit flocks. *Journal of Avian Biology*, 27(2), 153-156. <https://doi.org/10.2307/3677144>
- Krams, I. (2001). Perch selection by singing chaffinches: a better view of surroundings and the risk of predation. *Behaviour Ecology*, 12(3), 295-300. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.3.295>
- Krebs, J. R., y Barnard, C. (1980). Comments on the function of flocking in birds. *Proceedings of the International Ornithology Congress*, 17, 795-799.
- Lewis, N. J., y Hurnik, J. F. (1990). Locomotion of broiler chickens in floor pens. *Poultry Science*, 69(7), 1087-1093. <https://doi.org/10.3382/ps.0691087>

- Li, C., Zhou, L., Li, H., y Jiang, Z. (2011). Effects of foraging mode and group pattern on vigilance behavior in water birds: a case study of mallard and black-winged stilt. *Belgian Journal of Zoology*, 141(2), 45-54.
- Logan, M. (2010). *Biostatistical design and analysis using R: A practical guide*. Wiley-Blackwell. <https://10.1002/9781444319620>
- Lukanov, S., Simeonovska-Nikolova, D., y Tzankov, N. (2014). Effects of traffic noise on the locomotion activity and vocalization of the Marsh Frog, *Pelophylax ridibundus*. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2), 359-364.
- MacGregor-Fors, I., Quesada, J., Lee, J. G. H., y Yeh, P. J. (2019). On the lookout for danger: House Sparrow alert distance in three cities. *Urban Ecosystems*, 22(5), 955-960. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00874-6>
- MacGregor-Fors, I., Vázquez, L., Vega-Rivera, J. H., y Schondube, J. E. (2009). Non-exotic invasion of Great-tailed Grackles *Quiscalus mexicanus* in a tropical dry forest reserve. *Ardea*, 97(3), 367-369. <https://doi.org/10.5253/078.097.0312>
- Marzluff, J. M., Bowman, R., y Donnelly, R. (2001). A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. En J. M. Marzluff, R. Bowman, y R. Donnelly (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 1-17). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_1)
- Matsyura, A., Jankowski, K., y Zimaroeva, A. (2015). Escape behaviours of Corvidae in an urban ecosystem of Zhytomyr (Ukraine). *Romanian Journal of Biology–Zoology*, 60(2), 125-134.
- Mayer, M., Natusch, D., y Frank, S. (2019). Water body type and group size affect the flight initiation distance of European waterbirds. *PloS one*, 14(7), Artículo e0219845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219845>
- McGowan, M. M., Patel, P. D., Stroh, J. D., y Blumstein, D. T. (2014). The effect of human presence and human activity on risk assessment and flight initiation distance in skinks. *Ethology*, 120(11), 1081-1089. <https://doi.org/10.1111/eth.12281>
- McLeod, E. M., Guay, P. J., Taysom, A. J., Robinson, R. W., y Weston, M. A. (2013). Buses, cars, bicycles and walkers: the influence of the type of human transport on the flight responses of waterbirds. *PLoS One*, 8(12), Artículo e82008. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082008>
- Mikula, P. (2014). Pedestrian density influences flight distances of urban birds. *Ardea*, 102(1), 53-60. <https://doi.org/10.5253/078.102.0105>
- Mikula, P., Díaz, M., Albrecht, T., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L., Kroitero, G., Møller, A. P., Tryjanowski, P., Yosef, R., y Hromada, M. (2018a). Adjusting risk-taking to the annual cycle of long-distance migratory birds. *Scientific reports*, 8(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32252-1>

- Mikula, P., Šaffa, G., Nelson, E., y Tryjanowski, P. (2018b). Risk perception of vervet monkeys *Chlorocebus pygerythrus* to humans in urban and rural environments. *Behavioural processes*, 147, 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.12.011>
- Møller, A. P. (2009a). Basal metabolic rate and risk-taking behaviour in birds. *Journal of evolutionary biology*, 22(12), 2420-2429. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01850.x>
- Møller, A. P. (2009b). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 159(4), 849-858. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1259-8>
- Møller, A. P. (2010). Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*, 21(2), 365-371. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp199>
- Møller, A. P. (2012). Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey. *Behavioral Ecology*, 23(5), 1030-1035. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars067>
- Møller, A. P. (2015). Birds. En W. E. Cooper Jr. y D. T. Blumstein (Eds.), *Escaping from Predators: An Integrative View of Escape Decisions and Refuge Use* (pp. 88-112). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107447189.005>
- Møller, A. P., Liang, W., y Samia, D. S. (2019). Flight initiation distance, color and camouflage. *Current Zoology*, 5(65), 535-540. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz005>
- Møller, A. P., y Garamszegi, L. Z. (2012). Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behavioral Ecology*, 23(4), 843-853. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars040>
- Nakagawa, S., y Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591-605. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00027.x>
- Nudds, R. L., y Bryant, D. M. (2000). The energetic costs of short flights in birds. *Journal of Experimental Biology*, 203, 1561-1572. <https://jeb.biologists.org/content/203/10/1561>
- Osorio-Beristain, M., Rodríguez, Á., Martínez-Garza, C., y Alcalá, R. E. (2018). Relating flight initiation distance in birds to tropical dry forest restoration. *Zoologia*, 35, Artículo e12642. <https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e12642>
- Pardo, S. A., y Pardo, M. A. (2018). *Statistical methods for field and laboratory studies in behavioral ecology*. CRC Press.
- Partecke, J., Van't Hof, T., y Gwinner, E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences?. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, 1995-2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
- Petelle, M. B., McCoy, D. E., Alejandro, V., Martin, J. G., y Blumstein, D. T. (2013). Development of boldness and docility in yellow-bellied marmots. *Animal Behaviour*, 86(6), 1147-1154. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.016>

- Piratelli, A. J., Favoretto, G. R., y de Almeida, M. F. (2015). Factors affecting escape distance in birds. *Zoologia*, 32(6), 438-444. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000600002>
- Pulliam, H. R. (1973). Comparative feeding ecology of a tropical grasslandfinch (*Tiaris olivacea*). *Ecology*, 54(2), 284-299. <https://doi.org/10.2307/1934337>
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing (3.6.2) [Software]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rodriguez-Prieto, I., Fernandez-Juricic, E., y Martín, J. (2008). To run or to fly: Low cost versus low risk escape strategies in blackbirds. *Behaviour*, 145(8), Artículo 1125e1138. <https://doi.org/10.1163/156853908784474489>
- RStudio Team (2019). RStudio: Integrated Development for R (1.2.5033) [Software]. RStudio, Inc., Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>
- Samia, D. S., Blumstein, D. T., Stankowich, T., y Cooper, W. E. (2015). Fifty years of chasing lizards: New insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews*, 91(2), Artículo 349e366. <https://doi.org/10.1111/brv.12173>
- Scheidt, S. N., y Hurlbert, A. H. (2014). Range expansion and population dynamics of an invasive species: the Eurasian Collared-Dove (*Streptopelia decaocto*). *PloS one*, 9(10), Artículo e111510. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111510>
- Secretaría de Desarrollo Social (2013a). *Entidad: Tlaxcala. Municipio: Ixtenco. Clave: 29016*. Unidad de microrregiones. Dirección General Adjunta de Planeación Microrregional. <http://www.microrregiones.gob.mx/zap/datGenerales.aspx?entra=nacion&ent=29&mun=016>
- Secretaría de Desarrollo Social (2013b). *Entidad: Tlaxcala. Municipio: Huamantla. Clave: 29016*. Unidad de microrregiones. Dirección General Adjunta de Planeación Microrregional. <http://www.microrregiones.gob.mx/zap/datGenerales.aspx?entra=nacion&ent=29&mun=013>
- Secretaría de Desarrollo Social (2013c). *Entidad: Puebla. Municipio: Puebla. Clave: 21114*. Unidad de microrregiones. Dirección General Adjunta de Planeación Microrregional. <http://www.microrregiones.gob.mx/zap/datGenerales.aspx?entra=nacion&ent=21&mun=114>
- Seghers, B. H. (1981). Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. *Environmental Biology of Fishes*, 6(1), 21–24. <https://doi.org/10.1007/BF00001795>
- Seveyka, J. J. (1999). *The effects of body size and morphology on the flight behavior and escape flight performance of birds* [Tesis para obtener el grado de maestría en Ciencia]. University of Montana]. <https://scholarworks.umt.edu/etd/6661>

- Siegfried, W. R., y Underhill, L. G. (1975). Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Animal Behaviour*, 23(3), 504-508. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90126-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90126-8)
- Sridhar, H., Beauchamp, G., y Shanker, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2), Artículo 337e347. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.008>
- Stankowich, T., y Blumstein, D. T. (2005). Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272(1581), Artículo 2627e2634. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3251>
- Stansell, H. (2018). *Individual variation and population-level changes in escape behavior across urban and non-urban dark-eyed juncos (Junco hyemalis) in southern California* [Tesis para obtener el grado de maestría en Ciencia en Biología, University of California]. <https://escholarship.org/uc/item/6sw6r2wh>
- Steidl, R. J., y Anthony, R. G. (1996). Responses of bald eagles to human activity during the summer in interior Alaska. *Ecological Applications*, 6(2), 482–491. <https://doi.org/10.2307/2269385>
- Suhonen, J. (1993a). Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology*, 74(4), 1197-1203. <https://doi.org/10.2307/1940490>
- Suhonen, J. (1993b). Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. *Animal Behaviour*, 45(6), 1193-1198. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1141>
- Swarthout, E. C. H., y Steidl, R. J. (2001). Flush responses of Mexican spotted owls to recreationists. *Journal Wildlife Management*, 65(2), 312–317. <https://doi.org/10.2307/3802910>
- Šmilauer, P., y Lepš, J. (2014). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5* (2da ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139627061>
- Tätte, K., Møller, A. P., y Mänd, R. (2018). Towards an integrated view of escape decisions in birds: relation between flight initiation distance and distance fled. *Animal Behaviour*, 136, 75-86. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.008>
- ter Braak, C. J. F., y Smilauer, P. (2012). *Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, version 5.0*. Microcomputer Power.
- Uchida, K., Suzuki, K. K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., y Koizumi, I. (2019). Decreased vigilance or habituation to humans? Mechanisms on increased boldness in urban animals. *Behavioral Ecology*, 30(6), 1583-1590. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz117>
- Vincze, E. (2018). *Behavioral responses to humans and predators in urban and non-urban birds= Emberre és ragadozókra adott viselkedési válaszok városi és nem urbanizált madaraknál* [Tesis Doctoral Pannon Egyetem, Universidad de Pannonia]. <http://real-phd.mtak.hu/id/eprint/718>

- Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., Bókony, V., y Liker, A. (2016). Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows. *Behavioral Ecology*, 27(5), 1304-1313. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw047>
- Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., Liker, A., y Bókony, V. (2015). Does urbanization facilitate individual recognition of humans by house sparrows?. *Animal cognition*, 18(1), 291-298. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0799-z>
- Webb, N. V., y Blumstein, D. T. (2005). Variation in human disturbance differentially affects predation risk assessment in western gulls. *The Condor*, 107(1), 178-181. <https://doi.org/10.1093/condor/107.1.178>
- Wehtje, W. (2003). The range expansion of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus Gmelin*) in North America since 1880. *Journal of Biogeography*, 30(10), 1593-1607. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00970.x>
- Ydenberg, R. C., y Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators. En J. S., Rosenblatt, C. Beer, M-C. Busnel y P. J. B. Slater (Eds.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 16, pp. 229-249). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60192-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60192-8)
- Ydenberg R. C., y Prins, H. H. T. (2012). Foraging. En U. Candolin y B. B. M. Wong (Eds.), *Behavioural Responses to a Changing World: Mechanisms and Consequences* (pp. 93-105). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199602568.001.0001>
- Ye, Y., Jiang, Y., Hu, C., Liu, Y., Qing, B., Wang, C., Fernández-Juricic, E., y Ding, C. (2017). What makes a tactile forager join mixed-species flocks? A case study with the endangered Crested Ibis (*Nipponia nippon*). *The Auk*, 134(2), 421-431. <https://doi.org/10.1642/AUK-16-191.1>
- Zaman, M., Rakha, B. A., Wrensford, K., Zhu, M., Fan, L., y Jiang, G. (2020). Occurrence of Conspecific in the Neighboring Space Influence on Flight Initiation Distance in Cape Hare *Lepus capensis* under Human Stimuli. *Open Journal of Ecology*, 10(6), 380-395. <https://doi.org/10.4236/oje.2020.106024>

## Apéndices

### **Apéndice A: Uso de suelo y vegetación a través del gradiente de urbanización**

**Figura A1.** Uso de Suelo y vegetación de Ixtenco, Tlaxcala (INEGI, 2009<sub>a</sub>)

**Figura A2.** Uso de Suelo y vegetación de Huamantla, Tlaxcala (INEGI, 2009<sub>b</sub>)

**Figura A3.** Uso de Suelo y vegetación de Puebla, Puebla (INEGI, 2009<sub>c</sub>)

### **Apéndice B: Resúmenes numéricos (Exposición)**

**Cuadro B1.** *Media aritmética de la AD y FID según la exposición de las aves*

**Cuadro B2.** *Media aritmética de la AD y FID según la exposición y el sexo de las aves*

### **Apéndice C: Resúmenes numéricos (Sexo)**

**Cuadro C1.** *Media aritmética de la AD y la FID según el sexo de P. domesticus*

**Cuadro C2.** *Media aritmética de la AD y FID según el sexo de P. domesticus y la urbanización*

### **Apéndice D: Resúmenes numéricos (Gregarismo)**

**Cuadro D1.** *Media aritmética de la AD y FID según el gregarismo de las aves*

**Cuadro D2.** *Media aritmética de la AD y FID según el gregarismo de las aves y la urbanización*

### **Apéndice E: Resúmenes numéricos (Urbanización)**

**Cuadro E1.** *Media aritmética de la AD y FID en aves según la urbanización*

**Cuadro E2.** *Media aritmética de la AD y FID en especies de aves*

**Cuadro E3.** *Media aritmética de la AD y FID en especies de aves según la urbanización*

**Cuadro E4.** *Media aritmética de la AD y FID en S. decaocto*

**Cuadro E5.** *Media aritmética de la AD y FID en S. decaocto según la urbanización*

### **Apéndice F: Resúmenes numéricos (Modalidad de huida)**

**Cuadro F1.** *Porcentajes de modalidades de huida registradas por especie*

**Cuadro F2.** *Porcentajes de modalidades de huida y media de la AD y la FID entre poblaciones de aves*

### **Apéndice G: Resúmenes numéricos (Accesibilidad del refugio)**

**Cuadro G1.** *Porcentaje de refugios y media aritmética de la AD y la FID por especie*

**Cuadro G2.** *Porcentaje de ubicación de refugios a los que acudieron las aves entre poblaciones*

## Apéndice A: Uso de suelo y vegetación a través del gradiente de urbanización

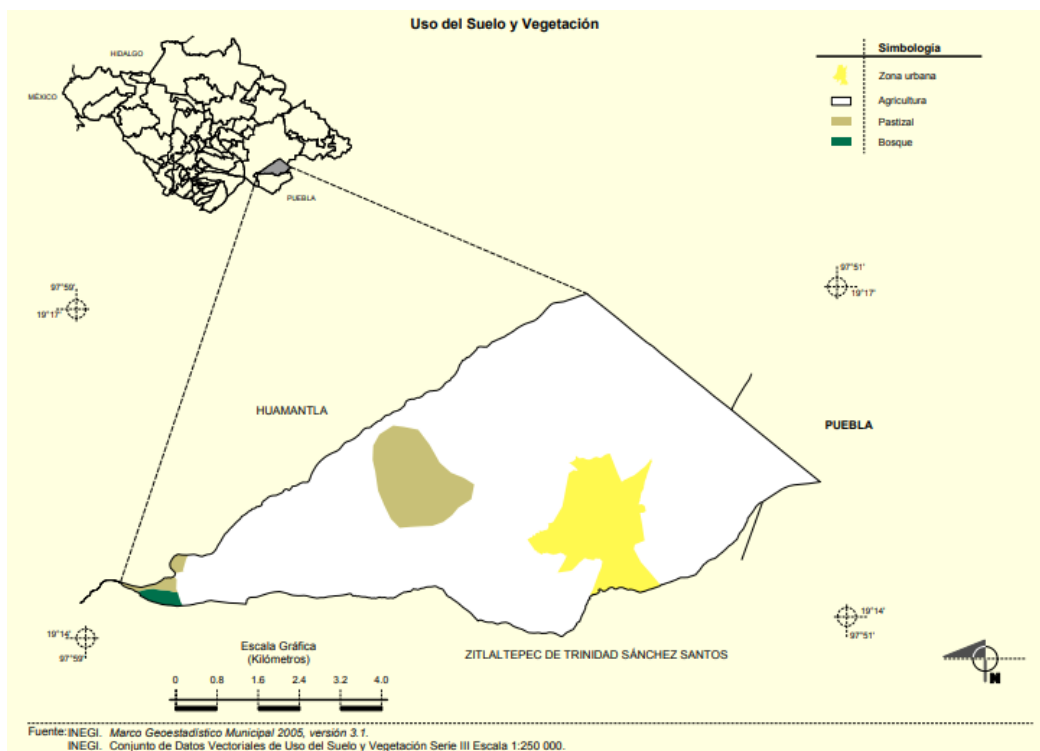
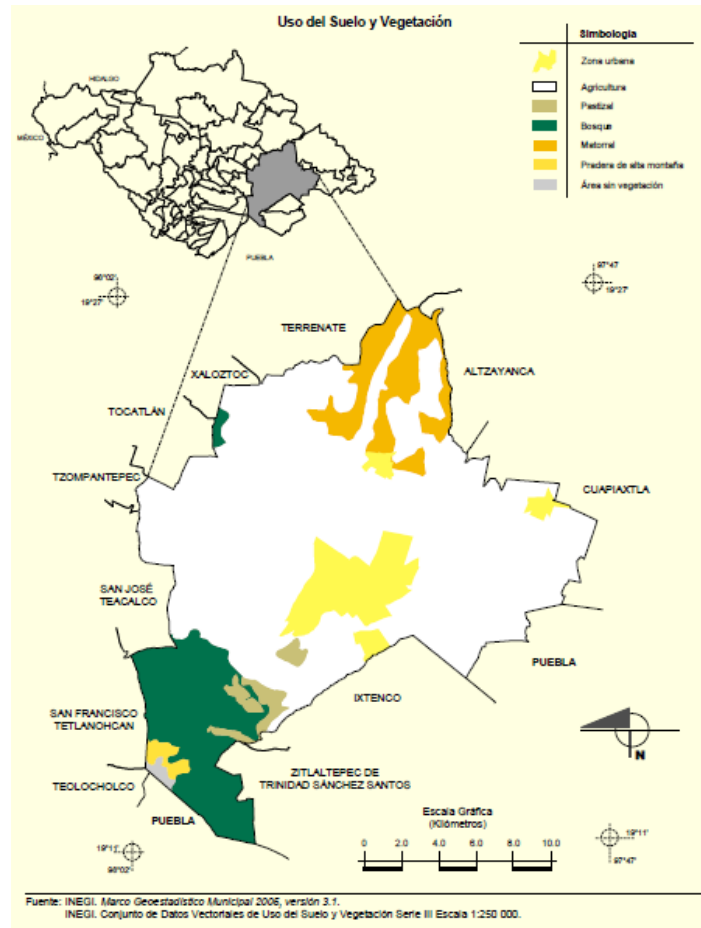


Figura A1. *Uso de Suelo y vegetación de Ixtenco, Tlaxcala (INEGI, 2009<sub>a</sub>)*



**Figura A2.** *Uso de Suelo y vegetación de Huamantla, Tlaxcala (INEGI, 2009<sub>b</sub>)*

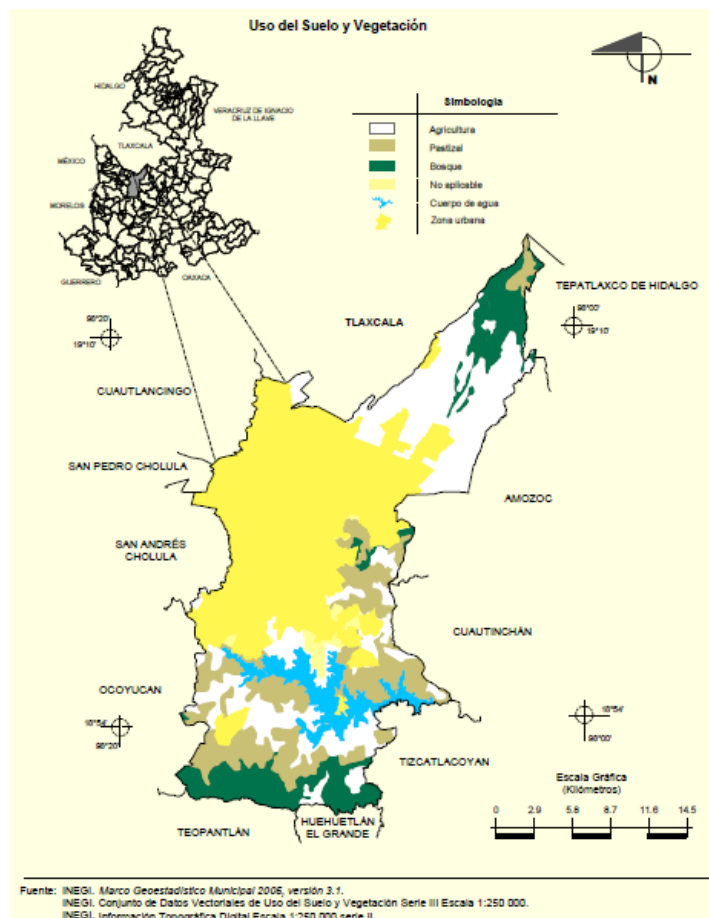


Figura A3. Uso de Suelo y vegetación de Puebla, Puebla (INEGI, 2009<sub>c</sub>)

## Apéndice B: Resúmenes numéricos (Exposición)

**Cuadro B1.** Media aritmética de la AD y FID según la exposición de las aves

Especie	AD		FID	
	En suelo (m)	En alto (m)	En suelo (m)	En alto (m)
<i>P. domesticus</i>	7.4 (sd= 1.5; n= 41)	6.0 (sd= 1.6; n= 47)	5.8 (sd= 1.6; n= 55)	4.1 (sd= 1.9; n= 61)
<i>Q. mexicanus</i>	10.1 (sd= 1.4; n= 20)	5.6 (sd= 1.7; n= 18)	8.0 (sd= 1.3; n= 20)	3.9 (sd= 1.6; n= 18)
<i>H. mexicanus</i>	7.7 (sd= 1.4; n= 13)	7.0 (sd= 1.6; n= 27)	5.4 (sd= 1.7; n= 14)	3.8 (sd= 2.2; n= 30)

**Cuadro B2.** Media aritmética de la AD y FID según la exposición y el sexo de las aves

Especie	AD				FID			
	En suelo (m)		En alto (m)		En suelo (m)		En alto (m)	
	H	M	H	M	H	M	H	M
<i>P. domesticus</i>	7.1 (sd= 1.5; n= 26)	8.0 (sd= 1.5; n= 15)	6.1 (sd= 1.7; n= 15)	6.0 (sd= 1.5; n= 32)	5.4 (sd= 1.6; n= 33)	6.4 (sd= 1.6; n= 22)	4.3 (sd= 2.0; n= 20)	4.0 (sd= 1.8; n= 41)
<i>Q. mexicanus</i>	10.3 (sd= 1.4; n= 12)	9.7 (sd= 1.4; n= 8)	5.4 (sd= 1.5; n= 9)	5.8 (sd= 2.0; n= 9)	8.5 (sd= 1.2; n= 12)	3.4 (sd= 1.5; n= 9)	7.3 (sd= 1.4; n= 9)	4.5 (sd= 1.7; n= 9)
<i>H. mexicanus</i>	7.8 (sd= 1.4; n= 5)	7.6 (sd= 1.4; n= 8)	6.0 (sd= 1.5; n= 9)	7.6 (sd= 1.7; n= 18)	6.3 (sd= 1.6; n= 5)	4.9 (sd= 1.8; n= 9)	5.1 (sd= 1.6; n= 12)	3.2 (sd= 2.5; n= 18)

La H simboliza hembras; mientras que la M simboliza machos.

## Apéndice C: Resúmenes numéricos (Sexo)

**Cuadro C1.** *Media aritmética de la AD y la FID según el sexo de P. domesticus*

AD (m)		FID (m)	
Hembras	Machos	Hembras	Machos
6.2 (sd= 1.5; n= 82)	6.6 (sd= 1.5; n= 65)	4.2 (sd= 1.8; n= 106)	4.9 (sd= 1.7; n= 81)

**Cuadro C2.** *Media aritmética de la AD y FID según el sexo de P. domesticus y la urbanización*

Urbanización	AD (m)		FID (m)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
<b>Menor</b>	7.1 (sd= 1.5; n= 26)	8.0 (sd= 1.6; n= 15)	5.4 (sd= 1.6; n= 34)	6.5 (sd= 1.6; n= 22)
<b>Intermedia</b>	5.7 (sd= 1.3; n= 31)	6.1 (sd= 1.5; n= 21)	3.8 (sd= 1.6; n= 38)	4.2 (sd= 1.7; n= 27)
<b>Mayor</b>	5.9 (sd= 1.6; n= 25)	6.3 (sd= 1.5; n= 29)	3.5 (sd= 2.0; n= 34)	4.7 (sd= 1.6; n= 32)

## Apéndice D: Resúmenes numéricos (Gregarismo)

**Cuadro D1.** Media aritmética de la AD y FID según el gregarismo de las aves

Especie	AD		FID	
	Gregarias (m)	Solitarias (m)	Gregarias (m)	Solitarias (m)
<i>C. inca</i>	5.6 (sd= 1.6; n= 74)	5.6 (sd= 1.5; n= 43)	3.1 (sd= 1.9; n= 82)	2.7 (sd= 1.8; n= 45)
<i>C. livia</i>	5.9 (sd= 1.6; n= 100)	6.6 (sd= 1.3; n= 44)	2.7 (sd= 1.9; n= 106)	2.5 (sd= 2.2; n= 48)
<i>P. domesticus</i>	6.2 (sd= 1.5; n= 81)	6.6 (sd= 1.5; n= 76)	4.6 (sd= 1.7; n= 108)	4.5 (sd= 1.8; n= 93)
<i>Q. mexicanus</i>	8.1 (sd= 1.6; n= 79)	7.5 (sd= 1.4; n= 39)	5.5 (sd= 1.8; n= 88)	5.0 (sd= 1.7; n= 47)
<i>S. decaocto</i>	7.1 (sd= 1.4; n= 55)	6.3 (sd= 1.6; n= 42)	3.7 (sd= 1.6; n= 63)	3.4 (sd= 1.9; n= 52)
<i>T. curvirostre</i>	10.2 (sd= 1.8; n= 7)	10.4 (sd= 1.6; n= 19)	7.0 (sd= 2.0; n= 10)	8.0 (sd= 1.7; n= 19)
<i>Z. asiatica</i>	5.9 (sd= 1.6; n= 25)	5.6 (sd= 1.6; n= 20)	2.1 (sd= 2.1; n= 25)	3.4 (sd= 1.8; n= 22)

**Cuadro D2. Media aritmética de la AD y la FID según el gregarismo de las aves y la urbanización**

Especie	AD (m)						FID (m)					
	U. menor		U. intermedia		U. mayor		U. menor		U. intermedia		U. mayor	
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S
<i>C. inca</i>	7.2 (sd= 1.5; n= 23)	6.4 (sd= 1.5; n= 15)	5.2 (sd= 1.5; n= 28)	4.8 (sd= 1.6; n= 16)	4.6 (sd= 1.5; n= 23)	5.8 (sd= 1.4; n= 12)	4.8 (sd= 1.9; n= 28)	3.3 (sd= 2.1; n= 16)	2.7 (sd= 1.7; n= 30)	2.2 (sd= 1.8; n= 17)	2.3 (sd= 1.8; n= 24)	2.8 (sd= 2.0; n= 13)
<i>C. livia</i>	6.8 (sd= 1.6; n= 30)	7.0 (sd= 1.3; n= 18)	5.6 (sd= 1.6; n= 43)	5.6 (sd= 1.4; n= 13)	5.4 (sd= 1.5; n= 13)	7.0 (sd= 1.3; n= 27)	3.9 (sd= 1.8; n= 33)	3.6 (sd= 1.9; n= 21)	2.5 (sd= 1.7; n= 43)	2.4 (sd= 2.0; n= 14)	2.1 (sd= 2.1; n= 30)	1.5 (sd= 2.3; n= 13)
<i>P. domesticus</i>	6.1 (sd= 1.5; n= 19)	8.6 (sd= 1.4; n= 25)	6.6 (sd= 1.5; n= 31)	5.1 (sd= 1.3; n= 25)	6.0 (sd= 1.5; n= 31)	6.6 (sd= 1.6; n= 26)	5.2 (sd= 1.6; n= 25)	6.3 (sd= 1.6; n= 33)	4.4 (sd= 1.7; n= 42)	3.5 (sd= 1.6; n= 30)	4.0 (sd= 1.7; n= 41)	3.8 (sd= 2.0; n= 30)
<i>Q.</i>	10.9 (sd= 1.4; n= 16)	8 (sd= 1.2; n= 6)	8.2 (sd= 1.4; n= 34)	8.8 (sd= 1.3; n= 12)	6.9 (sd= 1.7; n= 29)	6.7 (sd= 1.5; n= 21)	7.6 (sd= 1.5; n= 17)	6.9 (sd= 1.4; n= 6)	6.0 (sd= 1.6; n= 41)	6.5 (sd= 1.5; n= 14)	4.0 (sd= 1.9; n= 30)	4.1 (sd= 1.7; n= 27)
<i>S.</i>	7.8 (sd= 1.4; n= 23)	7.6 (sd= 1.5; n= 23)	6.7 (sd= 1.5; n= 32)	5.0 (sd= 1.5; n= 19)	-	-	4.3 (sd= 1.4; n= 24)	4.7 (sd= 1.8; n= 26)	3.4 (sd= 1.6; n= 39)	2.4 (sd= 1.7; n= 26)	-	-
<i>decaocto</i>	10.2 (sd= 1.8; n= 7)	10.4 (sd= 1.6; n= 19)	-	-	-	-	7.0 (sd= 2.0; n= 10)	8.0 (sd= 1.7; n= 19)	-	-	-	-
<i>curvirostre</i>	-	-	-	-	-	-	5.9 (sd= 1.6; n= 25)	5.6 (sd= 1.6; n= 20)	-	-	2.1 (sd= 2.1; n= 25)	3.4 (sd= 1.8; n= 22)
<i>Z. asiatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

La U. simboliza urbanización; la G, aves gregarias; y la S, aves solitarias. Los guiones indican que no se registraron datos en esos sitios.

## Apéndice E: Resúmenes numéricos (Urbanización)

**Cuadro E1.** Media aritmética de la AD y FID en aves según la urbanización

AD (m)			FID (m)		
U. menor	U. intermedia	U. mayor	U. menor	U. intermedia	U. mayor
7.4 (sd= 1.5; n= 152)	6.1 (sd= 1.5; n= 202)	6.4 (sd= 1.5; n= 182)	4.8 (sd= 1.8; n= 179)	3.6 (sd= 1.9; n= 231)	3.2 (sd= 2.0; n= 207)

U. simboliza urbanización.

**Cuadro E2.** Media aritmética de la AD y FID en especies de aves

Especie	AD (m)	FID (m)
<i>C. inca</i>	5.6 (sd= 1.5; n= 117)	3.0 (sd= 1.9; n= 127)
<i>C. livia</i>	6.1 (sd= 1.5; n= 144)	2.6 (sd= 2.0; n= 154)
<i>P. domesticus</i>	6.4 (sd= 1.5; n= 157)	4.5 (sd= 1.7; n= 201)
<i>Q. mexicanus</i>	7.9 (sd= 1.5; n= 118)	5.3 (sd= 1.7; n= 135)

**Cuadro E3. Media aritmética de la AD y FID en especies de aves según la urbanización**

Especie	AD (m)			FID (m)		
	U. menor	U. intermedia	U. mayor	U. menor	U. intermedia	U. mayor
<i>C. inca</i>	7.5 (sd= 3.5; n= 38)	5.6 (sd= 3.1; n= 44)	5.4 (sd= 2.3; n= 35)	5.2 (sd= 3.9; n= 44)	3.0 (sd= 1.7; n= 47)	3.0 (sd= 2.2; n= 36)
<i>C. livia</i>	7.4 (sd= 2.7; n= 48)	6.2 (sd= 2.7; n= 56)	6.3 (sd= 2.3; n= 40)	4.4 (sd= 2.6; n= 54)	2.9 (sd= 1.9; n= 57)	2.5 (sd= 2.0; n= 43)
<i>P. domesticus</i>	8.0 (sd= 3.4; n= 44)	6.3 (sd= 2.6; n= 56)	6.8 (sd= 2.8; n= 57)	6.4 (sd= 3.2; n= 58)	4.6 (sd= 2.6; n= 72)	4.8 (sd= 2.5; n= 71)
<i>Q. mexicanus</i>	10.5 (sd= 3.7; n= 22)	8.7 (sd= 2.8; n= 46)	7.7 (sd= 4.1; n= 50)	7.9 (sd= 2.6; n= 23)	6.7 (sd= 2.6; n= 55)	4.9 (sd= 2.1; n= 57)

U. simboliza urbanización.

**Cuadro E4. Media aritmética de la AD y FID en *S. decaocto***

Especie	AD (m)	FID (m)
<i>S. decaocto</i>	6.7 (sd= 1.5; n= 97)	3.5 (sd= 1.7; n= 115)

**Cuadro E5. Media aritmética de la AD y FID en *S. decaocto* según la urbanización**

Especie	AD (m)		FID (m)	
	U. menor	U. intermedia	U. menor	U. intermedia
<i>S. decaocto</i>	7.7 (sd= 1.4; n= 46)	6.0 (sd= 1.5; n= 51)	4.5 (sd= 1.6; n= 50)	3.0 (sd= 1.7; n= 65)

U. simboliza urbanización.

## Apéndice F: Resúmenes numéricos (Modalidad de huida)

**Cuadro F1.** Porcentajes de modalidades de huida registradas por especie

Especie	%Caminar	%Correr	%Volar
<i>C. inca</i>	28.8 (n= 36)	18.4 (n= 23)	52.8 (n= 66)
<i>C. livia</i>	44.7 (n= 68)	23.7 (n= 36)	31.6 (n= 48)
<i>P. domesticus</i>	4.5 (n= 9)	7.6 (n= 15)	87.9 (n= 174)
<i>Q. mexicanus</i>	13.6 (n= 18)	10.6 (n= 14)	75.8 (n= 100)

**Cuadro F2.** Porcentajes de modalidades de huida y media de la AD y la FID entre poblaciones de aves

Especie	Población	%Caminar	%Correr	%Volar	AD (m)	FID (m)
<i>C. inca</i>	Sitio de u. menor	26.2 (n= 11)	11.9 (n= 5)	61.9 (n= 26)	6.8 (sd= 1.5; n= 36)	4.1 (sd= 2.0; n= 42)
	Sitio de u. intermedia	31.9 (n= 15)	14.9 (n= 7)	53.2 (n= 25)	5.1 (sd= 1.5; n= 44)	2.5 (sd= 1.7; n= 47)
	Sitio de u. mayor	27.8 (n= 10)	30.6 (n= 11)	41.7 (n= 15)	5.0 (sd= 1.5; n= 35)	2.4 (sd= 1.8; n= 36)
<i>C. livia</i>	Sitio de u. menor	50.0 (n= 27)	18.5 (n= 10)	31.5 (n= 17)	6.9 (sd= 1.5; n= 48)	3.8 (sd= 1.8; n= 54)
	Sitio de u. intermedia	40.4 (n= 23)	15.8 (n= 9)	43.9 (n= 25)	5.6 (sd= 1.6; n= 56)	2.5 (sd= 1.8; n= 57)

	Sitio de u. mayor	43.9 (n= 18)	41.5 (n= 17)	14.6 (n= 6)	5.8 (sd= 1.5; n= 38)	2.0 (sd= 2.1; n= 41)
<i>P. domesticus</i>	Sitio de u. menor	0.0 (n=0)	5.3 (n= 3)	94.7 (n= 54)	7.4 (sd= 1.5; n= 43)	5.8 (sd= 1.6; n= 57)
	Sitio de u. intermedia	6.9 (n= 5)	9.7 (n= 7)	83.3 (n= 60)	5.9 (sd= 1.4; n= 56)	4.0 (sd= 1.7; n= 72)
	Sitio de u. mayor	5.8 (n= 4)	7.2 (n= 5)	87.0 (n= 60)	6.1 (sd= 1.5; n= 55)	4.1 (sd= 1.8; n= 69)
<i>Q. mexicanus</i>	Sitio de u. menor	13.6 (n= 3)	9.1 (n= 2)	77.3 (n= 17)	10.1 (sd= 1.4; n= 21)	7.5 (sd= 1.5; n= 22)
	Sitio de u. intermedia	7.5 (n= 4)	3.8 (n= 2)	88.7 (n= 47)	8.3 (sd= 1.4; n= 45)	6.1 (sd= 1.5; n= 53)
	Sitio de u. mayor	19.3 (n= 11)	17.5 (n= 10)	63.2 (n= 36)	6.8 (sd= 1.6; n= 50)	4.1 (sd= 1.8; n= 57)

---

u. simboliza urbanización.

## Apéndice G: Resúmenes numéricos (Accesibilidad del refugio)

**Cuadro G1. Porcentaje de refugios y media aritmética de la AD y la FID por especie**

<b>Especie</b>	<b>%Suelo</b>	<b>%Alto</b>	<b>AD Suelo (m)</b>	<b>AD Alto (m)</b>	<b>FID Suelo (m)</b>	<b>FID Alto (m)</b>
<i>C. inca</i>	75.6 (n= 62)	24.4 (n= 20)	5.0 (sd= 1.4; n= 60)	6.2 (sd= 1.5; n= 20)	2.6 (sd= 1.6; n= 62)	3.2 (sd= 2.3; n= 20)
<i>C. livia</i>	89.0 (n= 97)	11.0 (n= 12)	6.2 (sd= 1.4; n= 94)	6.7 (sd= 1.7; n= 12)	2.6 (sd= 1.9; n= 97)	4.4 (sd= 2.0; n= 12)
<i>P. domesticus</i>	59.6 (n= 65)	40.4 (n= 44)	6.1 (sd= 1.4; n= 58)	6.8 (sd= 1.5; n= 35)	3.7 (sd= 1.7; n= 65)	4.8 (sd= 1.8; n= 44)
<i>Q. mexicanus</i>	55.3 (n= 42)	44.7 (n= 34)	7.0 (sd= 1.5; n= 41)	9.3 (sd= 1.5; n= 33)	4.0 (sd= 1.8; n= 42)	6.9 (sd= 1.6; n= 34)

**Cuadro G2.** Porcentaje de ubicación de refugios a los que acudieron las aves entre poblaciones

<b>Especie</b>	<b>Población</b>	<b>%Suelo</b>	<b>%Alto</b>
<i>C. inca</i>	Sitio de urbanización menor	68.2 (n= 15)	31.8 (n= 7)
	Sitio de urbanización intermedia	72.7 (n= 24)	27.3 (n= 9)
	Sitio de urbanización mayor	85.2 (n= 23)	14.8 (n= 4)
<i>C. livia</i>	Sitio de urbanización menor	85.4 (n= 35)	14.6 (n= 6)
	Sitio de urbanización intermedia	85.3 (n= 29)	14.7 (n= 5)
	Sitio de urbanización mayor	97.1 (n= 33)	2.9 (n= 1)
<i>P. domesticus</i>	Sitio de urbanización menor	52.4 (n= 11)	47.6 (n= 10)
	Sitio de urbanización intermedia	67.5 (n= 27)	32.5 (n= 13)
	Sitio de urbanización mayor	56.3 (n= 27)	43.8 (n= 21)
<i>Q. mexicanus</i>	Sitio de urbanización menor	53.8 (n= 7)	46.2 (n= 6)
	Sitio de urbanización intermedia	34.6 (n= 9)	65.4 (n= 17)
	Sitio de urbanización mayor	70.3 (n= 26)	29.7 (n= 11)