

Respuestas de la comunidad de aves a las variables del hábitat local y del paisaje en la ciudad de Santiago de Chile

JOAQUÍN F. FONCEA¹; MARTÍN A. H. ESCOBAR^{1,✉} & NÉLIDA R. VILLASEÑOR^{1,2}

¹Grupo de Ecología, Naturaleza y Sociedad, Departamento de Gestión Forestal y su Medio Ambiente, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile. Chile. ²Departamento de Ciencias Químicas y Biológicas, Universidad Bernardo O'Higgins. Chile.

RESUMEN. La urbanización ha transformado el paisaje e impactado ecosistemas del planeta. Para brindar evidencia científica que permita manejar el ambiente urbano para conservar aves, evaluamos las respuestas de la comunidad de aves a variables del hábitat local y del paisaje en la ciudad de Santiago, Chile. Evaluamos 118 sitios de 1 km² distribuidos en la ciudad, que variaron en porcentaje de cobertura y agregación de vegetación leñosa. En cada sitio registramos aves y variables ambientales en cuatro puntos de muestreo en época reproductiva y no reproductiva. Con índices comunitarios (diversidad de Shannon y equitatividad de Pielou) cuantificamos el efecto de las variables del paisaje (porcentaje de cobertura y agregación de vegetación leñosa en 1 km²) sobre la comunidad de aves. Luego, identificamos gremios de aves categorizados según dieta, sustrato de forrajeo, sustrato del nido y tamaño corporal. Utilizando análisis de correspondencia canónica observamos las relaciones entre los gremios de aves y variables ambientales cuantificadas a escala local y de paisaje. Registramos 42 especies de aves. Encontramos una comunidad de aves más diversa y equitativa a mayor cobertura y agregación de vegetación leñosa en el paisaje. Aves granívoras y forrajeadoras de suelo dominaron el ensamble, asociándose positivamente con variables del ambiente construido. La cobertura vegetal a escala local y de paisaje tuvo efectos positivos sobre la mayoría de los gremios identificados, incluyendo aves que se alimentan de invertebrados, omnívoros, carnívoros, nectarívoros, forrajeadores de la vegetación, nidificadores en la vegetación, nidificadores en suelo, parásitos de nido y aves medianas y muy grandes. Nuestros resultados demuestran que la comunidad de aves responde a variables ambientales a escala local y de paisaje. Una mayor cobertura vegetal en ciudades contribuiría a una mayor diversidad y equitatividad de la comunidad de aves, promoviendo la abundancia de diferentes gremios, incluyendo aquellos sensibles al ambiente construido.

[Palabras clave: avifauna, hotspot de biodiversidad, gremio, urbanización, vegetación urbana, ecosistema mediterráneo]

ABSTRACT. Bird community responses to local and landscape variables in the city of Santiago, Chile. Urbanization has transformed the landscape affecting ecosystems around the planet. To provide scientific evidence for the conservation of birds in urban environments, we evaluated bird community responses to local habitat and landscape variables in Santiago city, the capital of Chile. We evaluated 118 sites (1 km² in size) distributed throughout the city, which varied in cover and aggregation of woody cover. At each site, we recorded birds and environmental variables at four sampling points during the breeding and non-breeding seasons. Using community indices (Shannon's diversity and Pielou's evenness), we quantified the effect of landscape variables (percent and aggregation of woody vegetation cover) on the bird community. Then, we identified bird guilds, categorized according to diet, foraging substrate, nest substrate and body size. Using canonical correspondence analyses, we observed relationships between bird guilds and environmental variables quantified at the local and landscape scales. We recorded 42 species of birds. We found more diverse and equitable bird communities the higher the cover and aggregation of woody vegetation in the landscape. Granivorous and ground foraging birds dominated the assemblage, being positively associated with the built environment. Vegetation cover at the local and landscape scale had positive effects on most of the identified guilds, including invertebrate-feeding birds, omnivores, carnivores, nectarivores, vegetation foragers, vegetation nesters, ground nesters, nest parasites, medium-sized, and very large birds. Our results show that the bird community responds to environmental variables at local and landscape scales. Greater vegetation cover in cities would contribute to greater diversity and evenness of the bird community, promoting the abundance of different guilds, including those sensitive to the built environment.

[Keywords: avifauna, biodiversity hotspot, guilds, Mediterranean ecosystems, urban vegetation, urbanization]

INTRODUCCIÓN

El aumento de los centros urbanos alrededor del planeta ha transformado fuertemente el paisaje (Farina 2000). Este cambio del uso de suelo provocado por la urbanización es uno de los principales responsables de la pérdida de hábitat y biodiversidad global (Grimm et al. 2008). En particular, este fenómeno ha sido acelerado en América Latina, donde cerca del 80% de la población reside en zonas urbanas (Cunha and Rodríguez 2009; Bingwen 2014).

Los estudios de ecología urbana experimentaron un aumento sostenido en los últimos 30 años (Kowarik 2011; Colding and Barthel 2017). Sin embargo, aún son limitados debido a que muchos científicos consideran poco atractivo el realizar estudios ecológicos en áreas urbanas en comparación con áreas naturales (Miller and Hobbs 2002). Además, la alta frecuencia de delitos en algunas ciudades podría ser un desincentivo para la realización de estos estudios (Dammert 2001; Lahosa 2002; Cadena and Letelier 2018). A pesar de lo anterior, hay un interés creciente en evaluar la relación entre la fauna y las variables del hábitat local y del paisaje en ecosistemas urbanos (Ditchkoff et al. 2006), donde las aves brindan un exitoso modelo de estudio (McKinney 2006).

La comunidad de aves en ciudades puede responder a diferentes variables ambientales. A escala local del sitio de evaluación, variables asociadas a la vegetación (e.g., cobertura herbácea, arbustiva y arbórea) influirían sobre la presencia y la abundancia de las aves en ambientes urbanos (Benito et al. 2019), ya que la vegetación otorga alimento y refugio para la avifauna (Welch 1994). También las construcciones tendrían efectos negativos tanto en la riqueza como abundancia de aves en la ciudad (Arévalo et al. 2022). Variables a mayor escala espacial también podrían influir sobre la comunidad de aves en las ciudades; por ejemplo, Villaseñor et al. (2021) determinaron que la agregación espacial de la vegetación leñosa, así como la superficie cubierta por vegetación en el paisaje en 1 km² en torno al sitio de muestreo, tienen un efecto positivo en la riqueza de aves nativas.

Las diferentes especies de aves responden de formas particulares a las variaciones en el hábitat local y del paisaje de acuerdo con los recursos que utilizan (Amaya-Espinel et al. 2019; Benito et al. 2019; Villaseñor and Escobar 2019). De esta manera, las modificaciones del

hábitat local o del paisaje pueden favorecer o perjudicar a un gremio en particular en la medida en que estas modificaciones alteran los recursos que explotan los distintos gremios. Por ejemplo, las aves insectívoras suelen ser afectadas por la urbanización debido a que la vegetación leñosa ornamental en ciudades tiende a albergar una menor cantidad de insectos que la vegetación nativa, lo que genera una menor oferta de alimento (Ordóñez-Delgado et al. 2022). Al contrario, las aves granívoras presentarían mayor tolerancia a la urbanización, e incluso pueden ser favorecidas por cambios antrópicos (Chace and Walsh 2006; Perepelizin and Faggi 2009). En áreas urbanas, las aves generalistas con una dieta omnívora parecen incrementar su abundancia (Clergeau et al. 1998; Lim and Sodhi 2004; Walker and Shochat 2010).

En América Latina, el interés por la ecología de aves en ecosistemas urbanos aumentó de forma considerable en los últimos años (Muñoz-Pacheco and Villaseñor 2021). Sin embargo, a pesar de ser la región con mayor diversidad de aves y presentar uno de los mayores niveles de urbanización a nivel global, los esfuerzos científicos por evaluar las relaciones entre las variables del ambiente urbano y la comunidad de aves aún son bajos en comparación con otros continentes (Escobar-Ibáñez and MacGregor-Fors 2017). Esto limita nuestro entendimiento sobre las dinámicas comunitarias y la mitigación de los impactos negativos de la urbanización sobre la avifauna.

En Chile, gran parte de las investigaciones sobre las aves en ambientes urbanos se enfocaron en espacios verdes (Estades 1995; Urquiza and Mella 2002; Mella and Loutit 2007; Amaya-Espinel et al. 2019; Villaseñor and Escobar 2019; Arévalo et al. 2022), ignorando la mayor parte del ecosistema urbano. La carencia de investigaciones a través de la ciudad limita nuestra comprensión de los factores que influyen sobre la comunidad de aves en ambientes urbanos y restringe la elaboración de estrategias para la conservación de aves en ciudades (Benito et al. 2019).

Con el objetivo de aportar evidencia científica robusta que contribuya a planificar y manejar el hábitat urbano para conservar aves en ciudades, estimamos la diversidad de la comunidad de aves de acuerdo con el porcentaje y la agregación espacial de la vegetación leñosa. A su vez, analizamos las respuestas de los gremios que conforman la

comunidad de aves a variables del hábitat local y del paisaje en la ciudad de Santiago de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio comprende el área urbana de la ciudad de Santiago en la Región Metropolitana en Chile central (33°26'16'' S - 70°39'01'' O) (Figura 1). La ciudad de Santiago se ubica a una altitud media de 567 m s. n. m., en una zona con clima templado mediterráneo, con cuatro estaciones bien definidas. La temperatura media anual es ~14 °C; la temperatura media del mes más cálido es 21 °C, y la del mes más frío, 9 °C (Luebert and Plischoff 2006). Las precipitaciones alcanzan 200 mm/año; ocurren principalmente durante el invierno austral (julio-septiembre). Santiago tiene una superficie ~650 km² y alberga más de 6 millones de habitantes (INE 2017), que corresponden a más del 35% de la población total del país. Presenta 3.7 m² de espacios verdes por habitante (Reyes Pácke and Figueroa 2010). La vegetación urbana está dominada por especies exóticas, y el arbolado urbano presenta una mayor diversidad de especies y cobertura en zonas con mayores

ingresos económicos por sobre las áreas más pobres (Hernández and Villaseñor 2018). La presión por urbanización en esta zona es creciente, y a pesar de ser uno de los *hotspots* de biodiversidad a nivel mundial (Myers et al. 2000), menos del 1% de la superficie se encuentra protegida en esta región (INE 2017).

Sitios y puntos de muestreo

Los sitios de muestreo se encuentran en el área urbana de la ciudad de Santiago. Esta área comprende zonas residenciales, comerciales, industriales y verdes al interior de la ciudad (Villaseñor et al. 2021). Para seleccionar los sitios de muestreo, se realizó un muestreo aleatorio estratificado de acuerdo con dos atributos del arbolado urbano: el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa y su agregación espacial en el paisaje. En base a la cobertura de vegetación leñosa (ráster con resolución de 0.46x0.46 m, derivado de imágenes satelitales WorldView-2, DigitalGlobe, del año 2014), para cada sitio se calculó —para cada km²— el porcentaje de cobertura y su agregación espacial, el último mediante el índice de agregación según Ecuación 1.

$$IA = [g_{ii} / \max \rightarrow g_{ii}] \times 100 \quad \text{Ecuación 1}$$

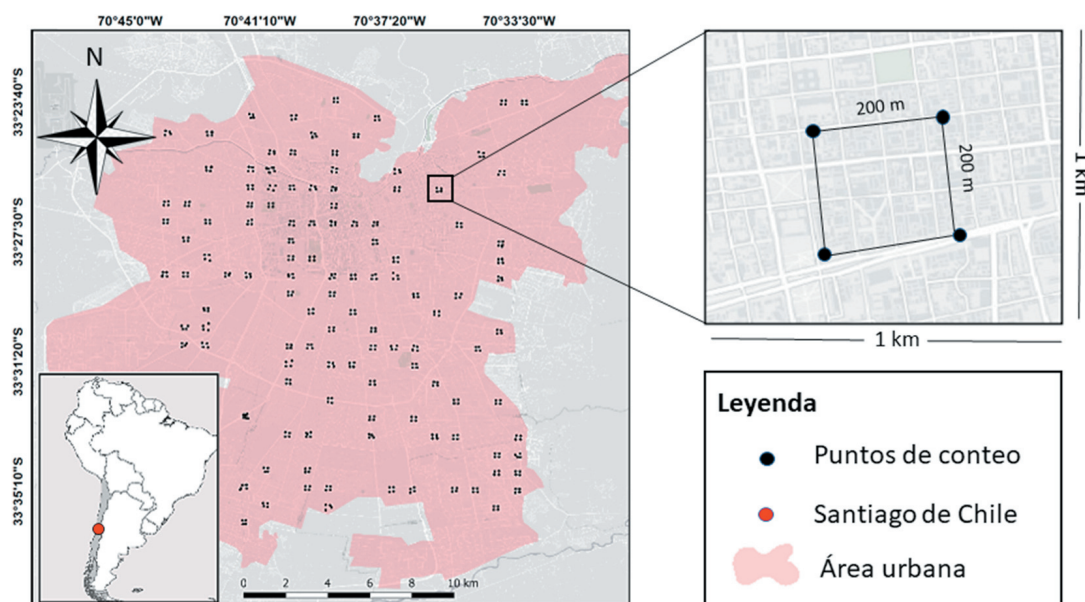


Figura 1. Área de estudio en la ciudad de Santiago, Región Metropolitana, Chile. Se evaluaron 4 puntos de conteo en cada uno de los 118 sitios de muestreo (1 km²) (ver ejemplo de su disposición espacial en el cuadro de detalle), evaluando un total de 469 puntos de muestreo en el área urbana de la ciudad.

Figure 1. Study area in Santiago City, Metropolitan Region, Chile. Four counting points were evaluated in all the 118 sampling sites (1 km²) (see example of their spatial arrangement in the detail picture), evaluating a total of 469 sampling points in the city.

donde g_{ii} = número de adyacencias similares (uniones) entre píxeles de tipo de parche (clase) i basado en el método de conteo único, y $\max \rightarrow g_{ii}$ = número máximo de adyacencias similares (uniones) entre píxeles de tipo parche (clase) basado en el método de conteo único. Este índice de agregación es una proporción igual al número de píxeles adyacentes a píxeles de la misma clase, dividido por el número máximo posible de adyacencias de la misma clase y expresado como porcentaje; los valores más altos indican mayor agregación de la vegetación (McGarigal and Cushman 2002). Para calcular este índice usamos `land.metrics`, del paquete `spatialEco` (Evans 2017) en R 3.4.1 (R Core Team 2017). Ambas variables (cobertura y agregación) se estratificaron utilizando cuartiles, creando cuatro categorías para cada una (Tabla 1). Finalmente, mediante un muestreo aleatorio estratificado se seleccionaron 118 sitios de muestreo (Figura 1), permitiendo muestrear diferentes combinaciones de las categorías (1-4) de las variables de interés (para detalles metodológicos ver Villaseñor et al. 2021). En cada sitio de muestreo (1 km²) se establecieron cuatro puntos de muestreo asociados al árbol/arbusto accesible más cercano a los vértices de un cuadrado de 200 m de lado localizado en el centro del sitio. En total, se evaluaron 469 puntos de muestreo en el área urbana de la ciudad (no se pudo acceder a 3 puntos de conteo) (Figura 1).

Evaluación de aves

Las aves se evaluaron en temporada reproductiva (noviembre 2017-enero 2018) y no reproductiva (julio 2018-agosto 2018). En cada punto de muestreo se registraron todas las aves vistas y escuchadas durante 5 minutos en parcelas circulares de 50 m de radio máximo. Las aves registradas por sobre este radio se consideraron solo para estimar la riqueza del sitio de muestreo. Todas las evaluaciones se realizaron entre las 7:00 y 11:30 h en días con buenas condiciones meteorológicas. Cada punto de muestreo se

evaluó dos veces en cada temporada (en días diferentes).

Clasificación en gremios

Para agrupar las especies en gremios, clasificamos cada especie de ave registrada según los atributos de historia de vida dieta, sustrato de forrajeo, sustrato del nido utilizado y tamaño corporal (Material Suplementario-Tabla S1). En el caso de la dieta, consideramos el ítem trófico predominante. La manera de clasificar las especies según la dieta se basó en la propuesta por Gutiérrez-Tapia et al. (2018), que se complementó con otras clasificaciones locales (Estades and Temple 1999). La clasificación del sustrato de forrajeo dominante y sustrato de nido se basó en la información disponible en la literatura sobre la historia de vida de las especies registradas (Martínez and González 2017; Medrano et al. 2018). Finalmente, para clasificar el tamaño corporal establecimos cuatro categorías dentro del rango de variación del largo total de las especies registradas. La medida del largo total de cada especie se obtuvo de guías de campo (Jaramillo 2005; Martínez and González 2017).

Variables ambientales

Se utilizaron dos escalas para caracterizar el ambiente: variables a nivel de paisaje y variables a nivel de hábitat local. Las variables a nivel de paisaje comprenden el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa y su agregación espacial en los sitios de muestreo (de 1 km²), tal como se describió más arriba. Para caracterizar el hábitat local, en el centro de cada punto de muestreo establecimos parcelas de 11 m de radio para caracterizar el microhábitat y otra de 50 m de radio para caracterizar el punto de muestreo (radio 50 m) (Benito et al. 2019). En parcelas de 11 m se estimó visualmente en terreno el porcentaje de cobertura en el plano del estrato herbáceo y el porcentaje cubierto por superficies impermeables y construcciones (Varela 2003; Benito et al. 2019).

Tabla 1. Rango de valores de las variables de paisaje (cobertura y agregación espacial de la vegetación leñosa) en las cuatro categorías de valores creadas a través de su estratificación utilizando cuartiles.

Table 1. Range values for landscape variables (cover and spatial aggregation of woody vegetation) included in the four categories of values created through their stratification using quartiles.

Variables de paisaje	Categorías			
	1	2	3	4
Cobertura de vegetación leñosa en 1 km ² (%)	2.95-8.37	8.39-11.61	11.7-17.84	18.03-37.35
Agregación de la cobertura leñosa en 1 km ²	88.58-90.26	90.30-90.99	91.0-92.04	92.10-94.81

En parcelas de 50 m calculamos el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa a través de fotointerpretación de imágenes satelitales de alta resolución (Benito et al. 2019). Calculamos también los metros lineales de caminos en base a una cobertura de la red vial (*shapefile*) (IDE Chile 2019). Ambos cálculos se realizaron en el programa ArcMap™ 10.3 (Environmental Systems Research Institute, Inc., 2015).

Análisis de datos

Para evaluar diferencias en la diversidad de la comunidad de aves en relación con el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa en el paisaje y su agregación espacial, en cada temporada estimamos la riqueza total de especies para cada una de las categorías (1-4) de las variables a nivel de paisaje según el estimador $chao1$, que basa la estimación del número de especies de una comunidad en el número de especies raras en la muestra (Chao 1984). También calculamos el índice de Shannon (H') y el índice de equitatividad de Pielou (J') como medida del grado de homogeneidad en la abundancia de especies (Caballero et al. 2004), para cada una de las categorías (1-4) de las variables de paisaje. Tanto para la riqueza total como para ambos índices se calcularon intervalos de confianza al 95% mediante remuestreo utilizando el Software Past 3.25 (Hammer et al. 2001). Para que este resultado entregue una representación total de la comunidad de aves, se consideraron todas las aves registradas por categoría y la abundancia total de cada especie.

Para determinar la asociación entre los gremios de aves y las variables del hábitat local y del paisaje (expresadas como variables continuas), realizamos análisis de correspondencias canónicas para cada temporada con el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2018) en el Software R (R Core Team 2019). Este análisis permite evaluar y validar las asociaciones existentes entre las variables

dependientes (abundancia de los gremios) e independientes (variables del hábitat local y de paisaje) (Badii et al. 2007). Para este análisis utilizamos la abundancia promedio de cada gremio registrado por punto de muestreo (el promedio del primer conteo y su repetición). Debido a la sensibilidad del método a los grupos poco frecuentes, solo consideramos los gremios registrados al menos en el 10% del total de los puntos de muestreo evaluados (Poos and Jackson 2012). Todas las especies de cada gremio con datos de abundancia (sin considerar aquellas que solo aportaron al valor de riqueza) fueron consideradas dentro de los análisis.

RESULTADOS

Evaluación de aves y clasificación en gremios

Registramos un total de 42 especies de aves, 37 nativas (dos endémicas), cuatro exóticas y una indeterminada (Material Suplementario-Tabla S1), con totales parciales de 35 y 30 especies durante la temporada reproductiva y no reproductiva, respectivamente.

En cuanto a la clasificación de gremios de aves de acuerdo con su dieta, identificamos siete gremios (Tabla 2). Los gremios con mayor número de especies fueron el granívoro, seguido por aves invertebradívoras (incluyen anélidos, moluscos o artrópodos en su dieta, ver Codesido et al. 2008) y omnívoras, con riquezas totales de 12 (28.6%), 11 (26.2%) y 10 (23.8%) especies, respectivamente. Según el sustrato de forrajeo, identificamos cuatro gremios en los que las aves que forrajean en el suelo representaron el 42.9% (18) de las especies, seguido por aquellas que forrajean en vegetación (14 especies; 33.3%) y el aire (9 especies; 21.4%). Con respecto al sustrato del nido, identificamos siete gremios, donde más de la mitad de las especies utilizan la vegetación para nidificar (22 especies; 52.4%), seguidas de aquellas que nidifican en el suelo

Tabla 2. Clasificación de los gremios.

Table 2. Classification of guilds.

Clasificación	Gremio (número de especies)
Dieta	Invertebradívoro (14), granívoro (14), carnívoro (7), omnívoro (4), nectarívoro (1), frugívoro (1), folívoro (1)
Sustrato de forrajeo	Suelo (18), vegetación (14), aire (9), agua (1)
Sustrato de nido	Vegetación (23), suelo (8), cavidad secundaria (6), parásito (1), acantilado (1), cavidad primaria (2), edificación (1)
Tamaño corporal [†]	Pequeño (18), mediano (10), grande (5), muy grande (9)

[†]Rangos mínimos y máximos para clasificar los gremios según su tamaño. Pequeño: 0-20 cm. Mediano: 20-29 cm. Grande: 29-37 cm. Muy grande: 37-80 cm

(7 especies; 16.7%) y aves nidificadoras en cavidades secundarias (6 especies; 14.3%), es decir, especies que utilizan cavidades naturales o construidas por otras aves para nidificar. De acuerdo con el tamaño corporal, agrupamos en cuatro gremios a las especies de aves registradas según su largo total. Las aves pequeñas representaron el 42.9% (18) de las especies, seguido por las medianas (10 especies; 23.8%), muy grandes (9 especies; 21.4%) y grandes (5 especies; 11.9%).

VARIABLES AMBIENTALES

En las variables de paisaje, el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa en 1 km² varió entre 2.9% y 37.3%, mientras que el índice de agregación de la cobertura de vegetación leñosa en 1 km² varió entre 88.9 y 94.7 (Tabla 4). Las variables del hábitat local presentaron un amplio rango de variación, destacando la dominancia de la cobertura de superficies impermeables (promedio=53.5%) (Tabla 3).

Comunidad de aves y vegetación leñosa en el paisaje

La riqueza de especies de aves fue significativamente superior en los niveles más altos de cobertura (3 y 4), tanto en la temporada reproductiva como no reproductiva (Figura 2A). En cambio, la riqueza de especies

de aves solo fue significativamente más alta en los niveles de mayor agregación de la cobertura de vegetación (3 y 4) durante la temporada reproductiva (Figura 2A). El índice de diversidad de Shannon (*H'*) fue más alto tanto a mayores niveles de cobertura como de agregación de la cobertura de vegetación leñosa en el paisaje en ambas temporadas evaluadas (Figura 2B). También el índice de equitatividad de Pielou (*J'*) fue más alto tanto a mayor cobertura como agregación de la cobertura de vegetación leñosa en el paisaje (Figura 2C), evidenciando una distribución homogénea de la abundancia en sitios con alta cobertura y agregación de vegetación leñosa.

Gremios de aves y variables del hábitat local y del paisaje

Los resultados del CCA muestran que los dos primeros ejes explican entre un 23.3 y 14.1% de la varianza en la matriz de datos para los gremios analizados (Tabla 4). La relación gremio-medio ambiente (inercia total) fue mayor para el sustrato de nido (Tabla 4), lo que indicaría un patrón comunitario más fuerte para ese criterio de clasificación. También el CCA reveló una clara distinción entre las variables ambientales que muestran dominancia de superficies construidas respecto a aquellas que describen una mayor cobertura vegetal. Las variables asociadas al

Tabla 3. Código de nombres para las variables en los análisis de correspondencia canónica (CCA), promedio (\pm error estándar) y rangos de las variables del paisaje y del hábitat local.

Table 3. Variable name codes for canonical correspondence analyses (CCA), mean (\pm standard error) and range values of landscape and local habitat variables.

Variable	Código CCA	Promedio (\pm EE)	Rango
VARIABLES DE PAISAJE			
Cobertura de vegetación leñosa en 1 km ² (%)	CVL.1 km ²	12.8 (\pm 0.29)	3-37
Agregación de la cobertura leñosa en 1 km ²	AVL.1 km ²	91.1 (\pm 0.05)	89-95
VARIABLES DE HÁBITAT LOCAL			
Cobertura herbácea en 11 m (%)	CH.11mr	12.05 (\pm 0.76)	0-95
Superficie impermeable en 11 m (%)	CSI.11mr	53.5 (\pm 1.01)	0-100
Construcciones en 11 m (%)	CE.11mr	14.19 (\pm 0.71)	0-70
Cobertura leñosa en 50 m (%)	CVL.50mr	16.84 (\pm 0.52)	0-83
Longitud caminos en 50 m (m)	LC.50mr	197.1 (\pm 3.91)	18-608

Tabla 4. Valores de inercia y varianza acumulada en cada biplot de los análisis de correspondencia canónica (CCA).

Table 4. Inertia values and cumulative variance for each biplot from the canonical correspondence analyses (CCA).

	Dieta		Sustrato Forrajeo		Sustrato Nido		Tamaño	
	Rep.	No Rep.	Rep.	No Rep.	Rep.	No Rep.	Rep.	No Rep.
Inercia total	0.45	0.45	0.32	0.24	0.79	0.75	0.56	0.66
Eje 1	12.4	15.6	12.9	13.4	16.5	15.8	14.8	13.4
Eje 2	1.8	1.7	1.7	0.7	6.8	6.3	5.9	7.0
Varianza acumulada (%)	14.2	17.3	14.6	14.1	23.3	22.1	20.7	21.4

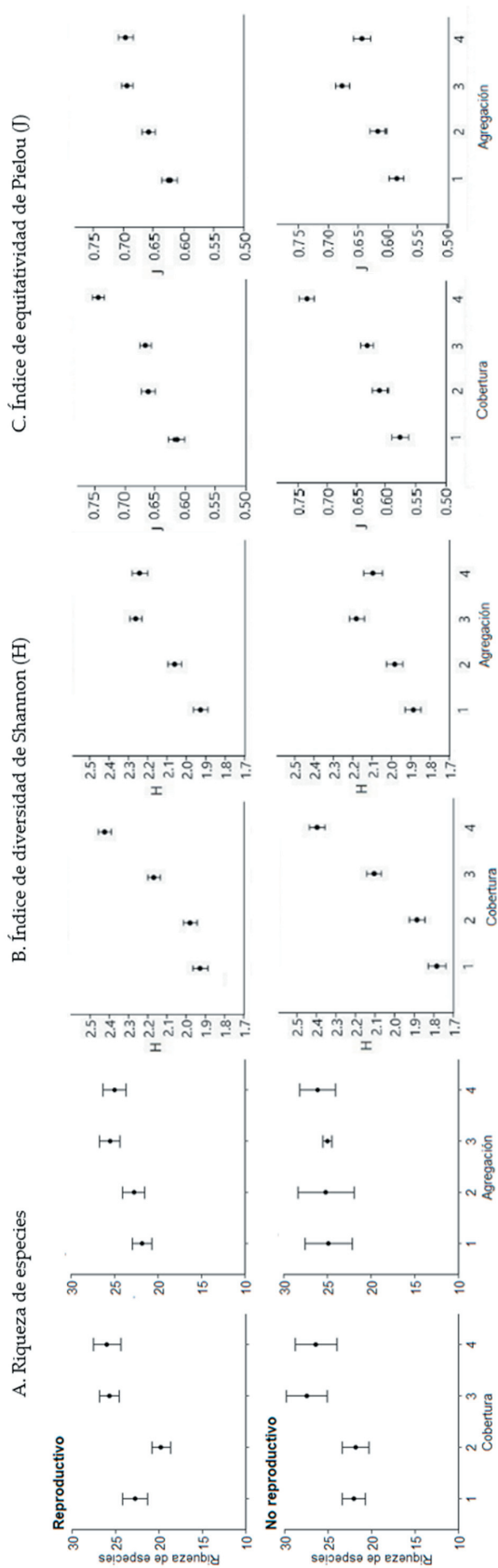


Figura 2. (A) Riqueza de especies, (B) índice de Shannon (H') e (C) índice de equitatividad de Pielou (J'), de acuerdo con el porcentaje de cobertura y agregación de la vegetación leñosa en el paisaje (1 km²), para las temporadas reproductiva y no-reproductiva (ver Tabla 1 para rangos de las categorías).
Figure 2. (A) Species richness, (B) Shannon index (H') and (C) Pielou's evenness index (J'), according to the percentage cover and aggregation of woody vegetation cover, for the reproductive and non-reproductive seasons (see Table 1 for category ranges).

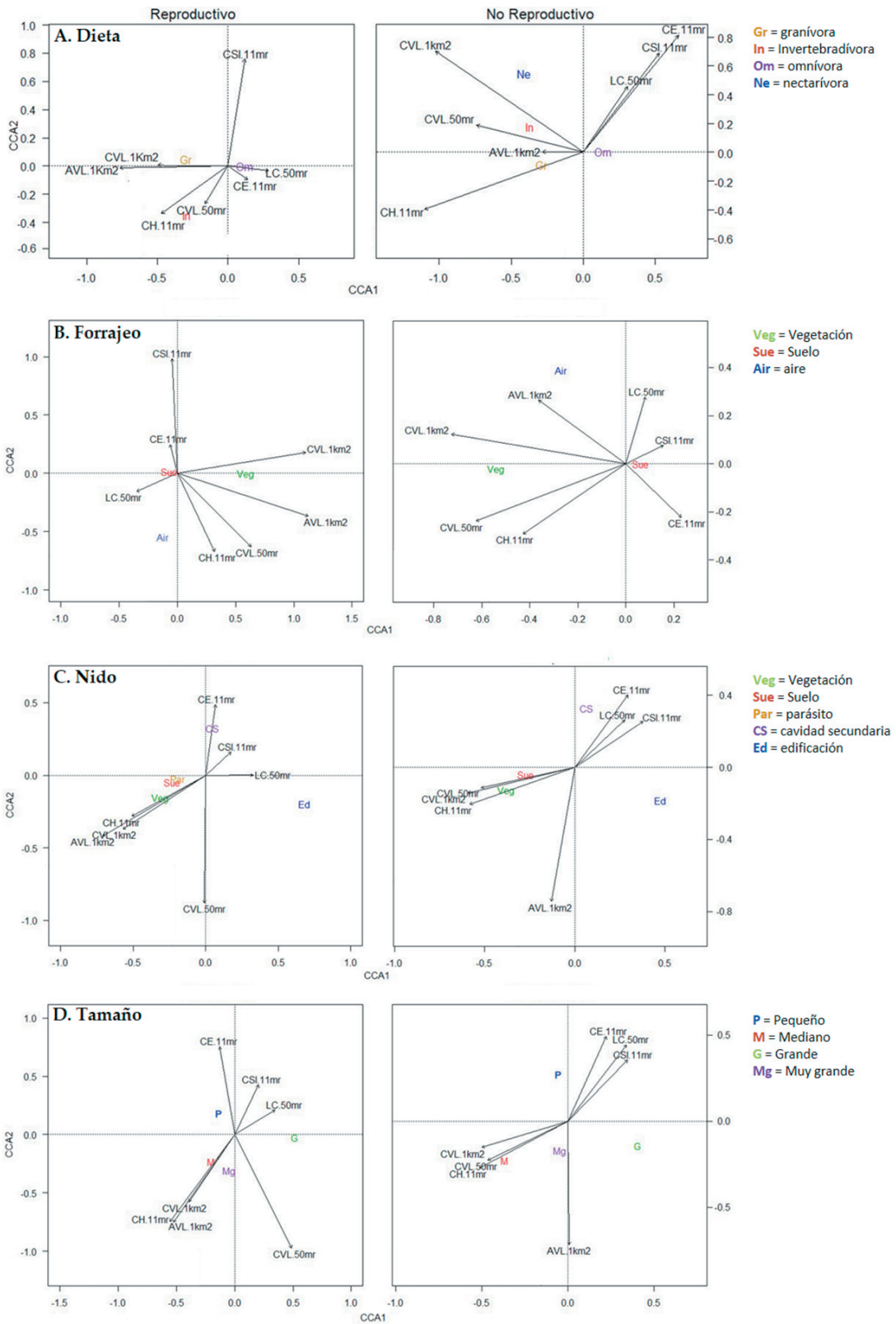


Figura 3. Leyenda en la página siguiente

Figure 3. Legend on next page

Figura 3. Biplots de gremios de aves y las variables del hábitat local y del paisaje de acuerdo con análisis de correspondencia canónica para las temporadas reproductiva y no reproductiva. Gremios de aves según: (A) ítem trófico principal, (B) sustrato utilizado para forrajear, (C) sustrato utilizado para nidificar y (D) tamaño corporal (ver Tabla 3 para códigos de las variables ambientales).

Figure 3. Biplots of bird guilds and local habitat and landscape variables according to canonical correspondence analyses for breeding and non-breeding seasons. Bird guilds according to: (A) main trophic item, (B) foraging substrate, (C) nesting substrate and (D) body size (see Table 3 for environmental variable codes).

ambiente construido (longitud de caminos en 50 m [LC 50mr], superficie impermeable [CSI 11mr] y construcciones en 11 m [CE 11mr]) se encontraron opuestas a las variables asociadas a la cobertura vegetal, tanto a escala de paisaje (cobertura de vegetación leñosa en 1 km² [CVL 1 km²] y agregación de la cobertura leñosa en 1 km² [AVL 1 km²]) como a escala del hábitat local (cobertura herbácea en 11 m [CH 11mr], cobertura leñosa en 50 m [CVL 50mr]) (Figura 3).

Al analizar los gremios de aves de acuerdo con el tipo de dieta, las aves invertebradívoras se asociaron durante ambas temporadas a sitios en los que la cobertura de la vegetación leñosa fue mayor en ambas escalas de análisis (50 m y 1 km²) (Figura 3A). En la temporada reproductiva, las aves granívoras se asociaron fuertemente con variables a nivel de paisaje (cobertura de la vegetación leñosa y su agregación espacial en 1 km²), mientras que en el período no reproductivo se asociaron a variables de la vegetación tanto a escala de paisaje como local (Figura 3A). Las aves nectarívoras solo estuvieron presentes en el período no reproductivo, y se asociaron positivamente con variables de la vegetación local y de paisaje (Figura 3A). Por otro lado, el gremio de las aves omnívoras se asoció con variables del ambiente construido en ambas temporadas, como la longitud de caminos en 50 m (LC 50mr) y el porcentaje de cobertura de superficie impermeable en 11 m (CSI 11mr) (Figura 3A).

De acuerdo con el sustrato utilizado para forrajear, en ambas temporadas, el gremio de aves que forrajea en la vegetación se asoció con variables de la vegetación (Figura 3B), como el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa en 1 km² y en 50 m. Por el contrario, las especies que forrajea en el suelo se asociaron levemente a variables relacionadas con un mayor nivel de construcción en ambas temporadas (Figura 3B). El gremio de aves que forrajea en el aire se asoció a una mayor cantidad de caminos junto a variables de la vegetación, como la agregación de la vegetación leñosa (1 km²) en temporada no reproductiva y el porcentaje de la cobertura herbácea (11 m) en la temporada reproductiva (Figura 3B).

Con respecto al sustrato donde se construye el nido, en ambas temporadas, los gremios de aves que nidifican en la vegetación y las que nidifican en el suelo se asociaron con variables de la vegetación, como la cobertura herbácea (11 m) y con el porcentaje de cobertura de vegetación leñosa a escala de hábitat local y de paisaje (50 m y 1 km²). La única especie parásita de nido también presentó este patrón (gremio considerado en los análisis solo en la temporada reproductiva). El gremio de las aves nidificadoras en cavidades secundarias se asoció en ambas temporadas con la cobertura de construcciones en 11 m de radio (Figura 3C).

En cuanto a los gremios según tamaño corporal, los de especies medianas y muy grandes se asocian a sitios con mayor cobertura de vegetación en ambas temporadas, tanto a escala de paisaje (1 km²) como local (50 m de radio). El gremio de especies pequeñas tendió a asociarse a sitios dominados por construcciones (CE 11mr) y superficie impermeable (CSI 11mr) en ambas temporadas (Figura 3D).

DISCUSIÓN

El aumento de la cobertura de vegetación leñosa y su agregación en el paisaje promovieron una mayor riqueza, diversidad y equitatividad de la comunidad de aves en la ciudad de Santiago de Chile. La mayoría de los gremios de aves se asociaron positivamente con variables de la vegetación a diferentes escalas (tanto a nivel del hábitat local como del paisaje). Nuestro estudio brinda una buena representación de la respuesta de la comunidad de aves de la ciudad de Santiago: registramos 42 especies de aves, que representan ~90% de las aves documentadas en siete años en la ciudad (Gutiérrez-Tapia et al. 2018).

Comunidad de aves y vegetación leñosa en el paisaje

Registramos una mayor riqueza de especies de aves en los niveles superiores de cobertura y agregación de la vegetación leñosa. Estas variables estarían moderadamente correlacionadas (coeficiente

de correlación=0.55), por lo que no podemos identificar los efectos de estas variables por separado. Sin embargo, estudios previos han encontrado que una alta cobertura de la vegetación leñosa en el paisaje permite mantener una alta riqueza de especies de aves nativas independiente del nivel de agregación la cobertura (Villaseñor et al. 2021).

La comunidad de aves fue más diversa y las abundancias de las especies fueron más homogéneas en sitios con mayor cobertura de la vegetación leñosa a escala de paisaje (1 km²). Una mayor cobertura de vegetación leñosa en el paisaje urbano se asociaría a una mayor cantidad de recursos, como sitios de nidificación y refugio (Welch 1994), favoreciendo una mayor diversidad de la comunidad de aves en la ciudad (Clergeau et al. 1998). Áreas urbanas con baja cobertura y agregación de la vegetación leñosa en el paisaje (1 km²) presentaron una comunidad de aves menos diversa y con mayor dominancia de unas pocas especies. En estas áreas dominan especies no nativas como *Passer domesticus* y *Columba livia*. Estas especies son muy abundantes en sitios con una alta superficie construida y menor cobertura vegetal en la ciudad de Santiago de Chile (Amaya-Espinel et al. 2019; Benito et al. 2019).

Las respuestas de las aves fueron consistentes en temporada reproductiva y no reproductiva. Sin embargo, se evidenciaron algunos cambios estacionales en la respuesta de la comunidad de aves, reflejando cambios en el ensamble de especies debido a migraciones latitudinales. En el caso del colibrí *Sephanoides sephanioides* solo estuvo presente en la temporada no reproductiva, ya que durante los meses estivales se desplaza hacia el sur del país. En el caso del migrante austral *Elaenia albiceps*, solo se registró durante la temporada reproductiva ya que luego migra hacia el norte de Brasil y sur de Colombia (Martínez and González 2017).

Gremios de aves y variables del hábitat local y del paisaje: Dieta

De acuerdo con la dieta, los gremios de aves invertebradoras, granívoras y nectarívoras se asociaron positivamente a variables de la vegetación, mientras que solo el gremio de las aves omnívoras se asoció positivamente con variables del ambiente construido. Las aves invertebradoras tendrían una mayor oferta de artrópodos en sitios con mayor cobertura vegetal (Dragos et al. 2017), lo que

umentaría su éxito de forrajeo. El gremio de aves nectarívoras estuvo representado solo por una especie de colibrí, *S. sephanioides*, presente en la ciudad de Santiago en época no-reproductiva. Por su alto metabolismo, *S. sephanioides* debe alimentarse de manera constante durante las primeras horas del día (López-Calleja and Bozinovic 2003); una mayor cobertura vegetal aseguraría una mayor provisión de flores para alimentarse.

El gremio de aves granívoras se asoció con variables de la vegetación, resultado que coincide con otros estudios realizados en ciudades de Latinoamérica (e.g., Ortega-Álvarez and MacGregor-Fors 2009; Perepelizin and Faggi 2009). Este resultado tendría que ver con que la presencia de suelo desnudo (desprovisto de vegetación), escenario muy común bajo árboles en parques y plazas de Santiago, sumado a que la vegetación leñosa ornamental de estos sitios entrega una oferta de semillas durante gran parte del año (Perepelizin and Faggi 2009; Castro et al. 2018), aumentando el éxito de forrajeo en este grupo.

Solo el gremio de aves omnívoras se asoció positivamente con ambientes más construidos. Este resultado coincide con el patrón reportado en la literatura, en el que los omnívoros, debido a sus dietas generalistas, tienden a aumentar con el nivel de construcción (Chace and Walsh 2006; Walker and Shochat 2010; Amaya-Espinel et al. 2019).

Sustrato de forrajeo

El gremio de aves que forrajean en la vegetación se asoció positivamente con variables de la vegetación tanto a escala del hábitat local como del paisaje. Esto confirma su dependencia de la vegetación (Melles et al. 2003) y su sensibilidad al aumento de la superficie construida. Muchas especies clasificadas en este estudio como forrajeadores de vegetación también se alimentan principalmente de invertebrados; los sitios con mayor cobertura de vegetación leñosa proveen una importante oferta de insectos (Rousseau et al. 2015).

El gremio de aves que forrajean en el aire, como golondrinas y aves rapaces, se asoció tanto al largo de caminos de ambientes construidos como a variables indicadoras de vegetación leñosa. Esta combinación de características del hábitat (vegetación y sitios más abiertos) podrían facilitar las condiciones de forrajeo para estas especies. También el gremio de

aves que forrajean en el suelo presentó una leve asociación con sitios más construidos, resultado que coincide con otros estudios en ambientes urbanos (Emlen 1974; Chace and Walsh 2006). En este estudio, muchas especies clasificadas como forrajeadoras en el suelo corresponden a aves granívoras, gremio que tendría mayor éxito de forrajeo en sitios con mayor nivel de construcción (Amaya-Espinel et al. 2019; Perepelizin and Faggi 2009).

Sustrato del nido

Los gremios de aves que nidifican en la vegetación, en el suelo y el parásito de nido se asociaron positivamente a variables de la vegetación confirmando estudio previos (Lim and Sodhi 2004). Este patrón ocurre no sólo en temporada reproductiva, sino también durante la temporada no reproductiva, probablemente porque la vegetación brindaría refugio durante todo el año (Rousseau et al. 2015). Las aves que nidifican en el suelo también se asociaron a una mayor cobertura vegetal, lo que coincide con otros estudios en ambientes urbanos (Marzluff 2001). Las superficies construidas no presentarían las condiciones de microhábitat para la construcción de nidos que requieren aves que nidifican en el suelo (Evans et al. 2010), por lo que necesitarían cobertura vegetal en ciudades (e.g., prados, arbustos).

La respuesta del parásito de nido, *Molothrus bonariensis*, obedecería a que la mayoría de las especies que parasita en la zona central de Chile corresponden a especies que nidifican en la vegetación (Marín 2011). A pesar de ser abundante en la matriz urbana de la ciudad de Santiago (Benito et al. 2019), *M. bonariensis* careció de registros durante la temporada no reproductiva. Esto se debería a que en la época no reproductiva esta especie tiende a agruparse formando bandadas que se concentran en espacios verdes dominadas por prados (e.g., Villaseñor and Escobar 2019; Arévalo et al. 2022).

El gremio de las aves nidificadoras en cavidades secundarias se asoció a sitios con un mayor nivel de construcción, resultado que coincide con otros estudios en ambientes urbanos (Lim and Sodhi 2004). En sistemas con menor intervención antrópica, este gremio comúnmente depende de aves nidificadoras de cavidades primarias (gremio con datos insuficientes para su análisis en este estudio) y de árboles muertos y de gran tamaño (Land et al. 1989). En nuestro estudio, la respuesta a nivel de gremio está dominada por la

respuesta de *P. domesticus*, especie que utiliza construcciones humanas para refugiarse y nidificar (e.g., Lim and Sodhi 2004) y es muy abundante en la ciudad de Santiago (Benito et al. 2019).

Tamaño corporal

Las aves de tamaño pequeño se asociaron a variables del ambiente construido. Este patrón estaría influenciado por *P. domesticus*, el ave más abundante en la ciudad de Santiago (Benito et al. 2019). Las aves de tamaño medio se asociaron a variables de la vegetación debido a que este gremio está conformado principalmente por especies que se alimentan de invertebrados. Las aves de tamaño muy grande se asociaron con variables de la cobertura de vegetación leñosa y su agregación en el paisaje, posiblemente reflejando la respuesta de las aves rapaces, grupo que habitualmente necesita parches de vegetación leñosa más extensos (Hostetler and Holling 2000) para descansar y utilizar como sitio de forrajeo en zonas urbanas (e.g., Muñoz and Celis-Díez 2016).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados de nuestro trabajo presentan información útil para manejadores y planificadores urbanos. Esta información contribuiría a la elaboración de estrategias para un desarrollo urbano sostenible que promueva la conservación de aves en ciudades. En este sentido, nuestros resultados evidencian que el aumento de la cobertura vegetal en las áreas urbanas, tanto a escala local como de paisaje, promovería una mayor diversidad en la comunidad de aves urbanas y beneficiaría a gremios particularmente sensibles al aumento de la superficie construida (e.g., aves invertebradívoras). De manera que implementar programas de forestación urbana que permitan aumentar la cobertura vegetal en zonas de baja cobertura, contribuiría en gran medida a mantener una comunidad diversa de aves.

Considerando que cuando un terreno se urbaniza se remueve la vegetación, es necesario generar políticas ambientales que permitan mantener la cobertura vegetal en la ciudad, principalmente leñosa (Benito et al. 2019; Villaseñor et al. 2021). Si consideramos que el desarrollo inmobiliario en la ciudad de Santiago, así como en la mayoría de las grandes metrópolis, se basa en la construcción

en altura (Ciccolella and Mignaqui 2008; Vergara 2017; Gago and Martínez 2021), los techos verdes y jardines verticales podrían ser una alternativa para aumentar la cobertura vegetal para las aves en ambientes urbanos y mejorar la conectividad entre espacios verdes urbanos (e.g., Fernández-Canero and González-Redondo 2010; Chiquet et al. 2012). Finalmente, es necesario aumentar la cantidad de estudios sobre aves en ecosistemas urbanos para poder entregar evidencia científica

robusta que aporte a ciudades más amigables con la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a quienes colaboraron en la toma de datos, en el procesamiento de imágenes y cálculo de coberturas, y los comentarios de tres revisores anónimos y P. Perrig. NRV agradece el financiamiento de ANID - FONDECYT Postdoctorado No. 317019 y ANID - FONDECYT Inicio No. 11201045.

REFERENCIAS

- Alberti, M., J. M. Marzluff, E. Shulenberger, G. Bradley, C. Ryan, and C. Zumbrunnen. 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience* 53:1169-1179. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[1169:IHIEOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[1169:IHIEOA]2.0.CO;2).
- Amaya-Espinel, J. D., M. Hostetler, C. Henríquez, and C. Bonacic. 2019. The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. *Landscape and Urban Planning* 190:103578. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.05.009>.
- Arévalo, C., J. D. Amaya-Espinel, C. Henríquez, J. T. Ibarra, and C. Bonacic. 2022. Urban noise and surrounding city morphology influence green space occupancy by native birds in a Mediterranean-type South American metropolis. *Scientific Reports* 12:4471. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08654-7>.
- Badii, M. H., J. Castillo, K. Cortez, A. Wong, and P. Villalpando. 2007. Análisis de correlación canónica (ACC) e investigación científica. *Innovaciones de Negocios* 4:405-422. <https://doi.org/10.29105/rinn4.8-9>.
- Benito, J. F., M. A. H. Escobar, and N. R. Villaseñor. 2019. Conservación en la ciudad: ¿Cómo influye la estructura del hábitat sobre la abundancia de especies de aves en una metrópoli Latinoamericana? *Gayana* 83:114-125. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382019000200114>.
- Bingwen, Z. 2014. Urbanización excesiva y urbanización superficial: una comparación entre América Latina y China. *En CEPAL (División de Desarrollo Sostenible y Asentamientos Humanos de la Comisión Económica para América Latina y el Caribe). Urbanización y Políticas de vivienda en China y América Latina y el Caribe*. Santiago, Chile: Naciones Unidas. Pp. 200.
- Caballero, H., G. Varona, and Y. García. 2004. Estructura ecológica de las comunidades de corales de la costa oriental de bahía de cochinos, Cuba. *Revista Investigación Marina* 25:23-36.
- Cadena, P., and L. Letelier. 2018. Determinantes de los Delitos de Mayor Connotación Social en la Región Metropolitana. Análisis en base a un modelo de regresión logística. *Política Criminal* 13(26):1170-1189. <https://doi.org/10.4067/S0718-33992018000201170>.
- Castro, S. A., N. Guerrero-Leiva, M. Bolados, and J. A. Figueroa. 2018. Riqueza y distribución de la flora urbana de Santiago de Chile: una aproximación basada en interpolación IDW. *Caderno de Pesquisa* 30: 41-54. <https://doi.org/10.17058/cp.v30i1.12198>.
- Chace, J. F., and J. J. Walsh. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74:46-69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265-270. <https://doi.org/10.2307/4615964>.
- Chiquet, C., J. W. Dover, and P. Mitchell. 2013. Birds and the urban environment: the value of green walls. *Urban Ecosystems* 16:453-462. <https://doi.org/10.1007/s11252-012-0277-9>.
- Ciccolella, P., and I. Mignaqui. 2008. Metrópolis latinoamericanas: fragilidad del Estado, proyecto hegemónico y demandas ciudadanas. Algunas reflexiones a partir del caso de Buenos Aires. *Cuadernos del Cendes* 25(69):47-68.
- Clergeau, P., J. P. Savard, G. Mennechez, and G. Falardeau. 1998. Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. *The Condor* 100(3):413-425. <https://doi.org/10.2307/1369707>.
- Codesido, M., C. González-Fischer, and D. Bilenca. 2008. Asociaciones entre diferentes patrones de uso de la tierra y ensambles de aves en agroecosistemas de la región pampeana, Argentina. *Ornitología Neotropical* 19(suppl.): 575-585.
- Colding, J., and S. Barthel. 2017. An urban ecology critique on the "Smart City" model. *Journal of Cleaner Production* 164:95-101. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2017.06.191>.
- Cunha, J. M. P. da, and J. Rodríguez. 2009. Crecimiento urbano y movilidad en América Latina. *Revista Latinoamericana de Población* 3(4-5):27-64. <https://doi.org/10.31406/relap2009.v3.i1.n4-5.1>.
- Demmert, L. 2001. Construyendo ciudades inseguras: temor y violencia en Argentina. *Revista EURE* 28(82):5-20. <https://doi.org/10.4067/S0250-71612001008200001>.
- Ditchkoff, S., and S. Saalfeld. 2006. Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosyst* 9:5-12. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-3262-3>.

- Dragoş, M., A. Petrescu, and G. L. Merciu. 2017. Analysis of vegetation from satellite images correlated to the bird species presence and the state of health of the ecosystems of Bucharest during the period from 1991 to 2006. *Geographica Pannonica* 21:9-25. <https://doi.org/10.5937/GeoPan1701009D>.
- Emlen, J. T. 1974. An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *The Condor* 76: 184-197. <https://doi.org/10.2307/1366729>.
- Estades, C. F., and S. Temple. 1999. Dicluidous-Forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological applications* 9:573-585. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0573:DFBCIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0573:DFBCIA]2.0.CO;2).
- Estades, C. F. 1995. Aves y vegetación urbana: el caso de las plazas. *Boletín Chileno de Ornitología* 2:7-13.
- Evans, K. L., D. E. Chamberlain, B. J. Hatchwell, R. D. Gregory, and K. J. Gaston. 2011. What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17:32-44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02247.x>.
- Farina, A. 2000. The Cultural Landscape as a Model for the Integration of Ecology and Economics. *BioScience* 50:313-320. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0313:TCLAAM\]2.3.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0313:TCLAAM]2.3.CO;2).
- Fernández-Canero, R., and P. González-Redondo. 2010. Green roofs as a habitat for birds: A review. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 9(15):2041-2052. <https://doi.org/10.3923/javaa.2010.2041.2052>.
- Gago, C., and U. J. Martínez. 2021. Grandes proyectos urbanos en metrópolis latinoamericanas: estudios de caso en el contexto de las prácticas neoliberales. *Investigaciones Geográficas* 106:e60464.
- Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewsky, C. L. Redman, J. Wu, X. Bai, and J. M. Briggs. 2008. Global Change and the Ecology of Cities. *Science* 319:756-760. [10.1126/science.1150195](https://doi.org/10.1126/science.1150195).
- Gutiérrez-Tapia, P., M. I. Azócar, and S. A. Castro. 2018. A citizen-based platform reveals the distribution of functional groups inside a large city from the Southern Hemisphere: e-Bird and the urban birds of Santiago (Central Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 91:1-16. <https://doi.org/10.1186/s40693-018-0073-x>.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- Hernández, H. J., and N. R. Villaseñor. 2018. Twelve-year change in tree diversity and spatial segregation in the Mediterranean city of Santiago, Chile. *Urban Forestry and Urban Greening* 29:10-18. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2017.10.017>.
- Hostetler, M., and C. S. Holling. 2000. Detecting the scales at which birds respond to structure in urban landscapes. *Urban Ecosystems* 4:25-54. <https://doi.org/10.1023/A:1009587719462>.
- IDE Chile 2019. Red Vial Nacional, Infraestructura de Datos Geoespaciales, Santiago, Chile.
- INE. Compendio estadístico 2017. Ministerio de Economía, Fomento y Turismo, Instituto Nacional de Estadísticas, Santiago Chile.
- Jaramillo, A. 2005. *Aves de Chile*. Lynx Ediciones. Barcelona, España.
- Kowarik, I. 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution* 159:1974-1983. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.02.022>.
- Lahosa, J. M. 2002. Delincuencia y ciudad. Hacia una reflexión geográfica comprometida. *Revista Bibliográfica de Geografía y Ciencias Sociales* 7(349). URL: ub.es/geocrit/b3w-349.htm.
- Land, D., W. R. Marion, and T. E. O'Meara. 1989. Snag availability and cavity nesting birds in slash pine plantations. *The Journal of wildlife management* 53:1165-1171. <https://doi.org/10.2307/3809628>.
- Lim, H. C., and N. S. Sodhi. 2004. Responses of avian guilds to urbanization in a tropical city. *Landscape and Urban Planning* 66:199-215. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00111-7](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00111-7).
- López-Calleja, M. V., and F. Bozinovic. 2003. Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephaniodes sephaniodes*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 134:283-295. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00263-5](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00263-5).
- Luebert, F., and P. Plissock. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. Primera edición. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- MacGregor-Fors, I., and J. F. Escobar-Ibáñez. 2017. *Avian Ecology in Latin American Cityscapes*. Primera edición. Springer. Xalapa, Veracruz, México. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63475-3>.
- Marin, M. 2011. Sobre la biología reproductiva de la Diuca (*Diuca diuca*) en Chile central. *Ornitología Neotropical* 22:369-378.
- Martínez-Piña, D., and G. González-Cifuentes. 2017. *Las Aves de Chile*. Guía de Campo y Breve Historia Natural. Ediciones del Naturalista. Santiago, Chile.
- Marzluff, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. *En* M. Marzluff, R. Bowman and R. Donnelly (eds.). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Primera edición. Springer, New York, New York, USA. Pp. 425. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9>.
- Mcgarigal, K., and S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0335:CEOEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0335:CEOEAT]2.0.CO;2).
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 27:247-260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>.
- Medrano, F., R. Barros, H. V. Norambuena, R. Matus, and F. Schmitt. 2018. *Atlas de las Aves Nidificantes de Chile*. Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile. Santiago, Chile.

- Mella, J., and A. Loutit. 2007. Ecología comunitaria y reproductiva de aves en cerros islas y parques de Santiago. *Boletín Chileno de Ornitología* 13:13-27.
- Melles, S., S. Glenn, and K. Martin. 2003. Urban Bird Diversity and Landscape Complexity: Species-environment Associations Along a Multiscale Habitat Gradient. *Conservation Ecology* 7:5. <https://doi.org/10.5751/es-00478-070105>.
- Miller, J., and R. Hobbs. 2002. Conservation Where People Live and Work. *Conservation Biology* 16:330-337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00420.x>.
- Muñoz, C., and J. L. Celis-Diez. 2016. Observación de un peuquito (*Accipiter chilensis*) depredando una paloma (*Columba livia*) en un parque urbano de Santiago, Chile. *Revista Chilena de Ornitología* 22:197-199.
- Muñoz-Pacheco, C. B., and N. R. Villaseñor. 2021. Avian species richness in cities: A review of the Spanish-language literature from the Southern Cone of South America. *Urban Ecosystems* <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01180-w>.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- Oksanen, J., G. L. Simpson, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, et al. 2018. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-1. URL: CRAN.R-project.org/package=vegan.
- Ordóñez-Delgado, L., C. Iñiguez-Armijos, M. Díaz, A. Escudero, E. Gosselin, L. P. Waits, and C. I. Espinosa. 2022. The Good, the Bad, and the Ugly of Urbanization: Response of a Bird Community in the Neotropical Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10:844944. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.844944>.
- Orellana, J. I., C. Smith-Ramírez, J. R. Rau, S. Sade, A. Gantz, and C. E. Valdivia. 2014. Phenological synchrony between the austral thrush *Turdus falcklandii* (Passeriformes: Turdidae) and its food resources within forests and prairies in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 87:11. <https://doi.org/10.1186/s40693-014-0011-5>.
- Ortega-Álvarez, R., and I. MacGregor-Fors. 2009. Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban Planning* 90:189-195. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.11.003>.
- Perepelizin, P., and A. M. Faggi. 2009. Diversidad de aves en tres barrios de la ciudad de Buenos Aires, Argentina. *Multequina* 18:71-85.
- Poos, M., and D. Jackson. 2012. Addressing the removal of rare species in multivariate bioassessments: The impact of methodological choices. *Ecological Indicators* 18:82-90. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.008>.
- R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing (version 3.6.2), Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Rousseau, J. S., J. P. L. Savard, and R. Titman. 2015. Shrub-nesting birds in urban habitats: their abundance and association with vegetation. *Urban Ecosystems* 18:871-884. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0434-4>.
- Urquiza, A., and J. Mella. 2002. Riqueza y diversidad de aves en parques de Santiago durante el período estival. *Boletín Chileno de Ornitología* 9:12-21.
- Vergara, J. E. 2017. Verticalización. La edificación en altura en la Región Metropolitana de Santiago (1990-2014). *Revista Invi* 32(90):9-49. <https://doi.org/10.4067/S0718-83582017000200009>.
- Villaseñor, N. R., M. A. H. Escobar, and H. J. Hernández. 2021. Can aggregated patterns of urban woody vegetation cover promote greater species diversity, richness and abundance of native birds? *Urban Forestry and Urban Greening* 61:127102. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127102>.
- Villaseñor, N. R., and M. A. H. Escobar. 2019. Cemeteries and biodiversity conservation in cities: how do landscape and patch-level attributes influence bird diversity in urban park cemeteries? *Urban Ecosystems* 22:1037-1046. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00877-3>.
- Walker, J. S., and E. Shochat. 2010. Scalar effects of vegetation on bird communities in an urbanizing desert ecosystem. *Urban Ecosystems* 13:155-167. <https://doi.org/10.1007/s11252-009-0112-0>.
- Welch, J. 1994. Street and park trees of Boston: a comparison of urban forest structure. *Landscape and Urban Planning* 29:131-143. [https://doi.org/10.1016/0169-2046\(94\)90023-X](https://doi.org/10.1016/0169-2046(94)90023-X).