



# **ESTUDIO COMPARATIVO DE LA RELACIÓN ENTRE LA TOLERANCIA A URBANIZACIÓN, DISTANCIA DE HUIDA Y HORMONA DE ESTRÉS EN AVES**

Proyecto de grado presentado como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza.

**Maite Francisca Arriagada Gajewski**

Médico veterinaria

Santiago, Chile  
2022

[Escriba aquí]

## Estudio comparativo de la relación entre la tolerancia a urbanización, distancia de huida y hormona de estrés en aves

Proyecto de grado presentado como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

Profesor Guía	Nombre Pedro Cattán Ayala
	Nota _____
	Firma _____
Profesor Coguía	Nombre César González Lagos
	Nota _____
	Firma _____
Profesor Consejero	Nombre Cristóbal Briceño Urzúa
	Nota _____
	Firma _____
Profesor Consejero	Nombre Jaime Hernández Palma
	Nota _____
	Firma _____

[Escriba aquí]

## **AGRADECIMIENTOS**

El desarrollo de esta tesis no hubiera sido posible sin el aporte y colaboración de académicos e investigadores en distintos contextos. Agradezco al Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES) la oportunidad de realizar esta investigación y a ANID PIA/BASAL FB0002 y FONDECYT de iniciación 11160271 por el financiamiento.

Primero quiero agradecer a mis profesores guías: Dr. Pedro Cattán, académico de la Universidad de Chile, y a Dr. César González-Lagos, académico de la Universidad Adolfo Ibáñez y miembro de CAPES de la Universidad Católica de Chile, por su apoyo y guía en el proceso de esta tesis.

Agradezco a mis compañeros del Magíster de áreas silvestres y conservación de la naturaleza de la Universidad de Chile, los profesionales Lunna Iturra, Miguel Espíndola y Roberto Fernández.

Agradezco a mis familiares y amigos, por su cálido e incondicional apoyo durante el desarrollo de esta tesis.

Por último, quiero dedicar esta tesis a Malvina Jaña, que no podrá leer esta dedicatoria, pero siempre está presente.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>6</b>
<b>SUMMARY</b> .....	<b>7</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>8</b>
<b>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b>	
<b>1. Urbanización y biodiversidad</b> .....	<b>9</b>
<b>2. Adaptaciones a urbanización</b> .....	<b>10</b>
2.1 Características conductuales.....	10
2.2 Distancia de huida (FID; <i>flight initiation distance</i> ) .....	11
2.3 Respuesta a estrés: Corticosterona como mediador clave.....	12
<b>METODOLOGÍA</b>	
<b>1. Obtención de datos</b>	
1.1 Tolerancia a la urbanización.....	15
1.2 Distancia de huida (FID).....	15
1.3 Concentraciones de corticosterona.....	16
<b>2. Análisis estadísticos</b> .....	<b>17</b>
2.1. Método Comparativo Filogenético.....	17
2.2 Modelo lineal mixto generalizado (aproximación bayesiana).....	18
2.3 Repetibilidad.....	18
2.3.1 Corticosterona.....	19
2.3.2 Distancia de huida (FID).....	19
2.4. Análisis de vías filogenéticas ( <i>Phylogenetic Path analyses</i> ).....	19
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>20</b>
<b>1. Repetibilidad</b> .....	<b>20</b>
1.1 Corticosterona.....	20
1.2 Distancia de huida.....	20
<b>2. Relación de corticosterona con distancia de huida</b> .....	<b>21</b>
<b>3. Análisis de vías filogenéticas</b> .....	<b>21</b>
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>24</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>28</b>

[Escriba aquí]

## **LISTA DE FIGURAS**

FIGURA 1. Árbol filogenético de especies utilizadas en análisis de vías filogenéticas..... 22

FIGURA 2. Estructuras de modelos de vías filogenéticas para explicar la relación entre corticosterona, distancia de huida y tolerancia a urbanización..... 23

## **LISTA DE TABLAS**

TABLA 1. Variables de comportamiento y fisiología..... 21

TABLA 2. Resultados modelos MCMCglmm para corticosterona inducida por estrés y distancia de huida..... 22

## RESUMEN

La urbanización genera cambios ecosistémicos (McKinney, 2002; Bonier, 2012; Johnson y Munshi-south, 2017). A estas las especies pueden responder de maneras distintas: aprovechar los recursos, adaptarse al ambiente, desplazarse a otro lugar o extinguirse (Blair, 1996; McKinney, 2002, Bell y González, 2009; Bonier, 2012). Entender los mecanismos que permiten a una especie sobrevivir en las ciudades es fundamental para la conservación.

Dados estos antecedentes, el presente estudio utilizó un enfoque macroecológico para determinar la existencia y estructura de relación entre características biológicas (comportamiento, fisiología) y nivel de tolerancia a la urbanización en aves. Específicamente, la distancia de huida como conducta y la corticosterona inducida por estrés como característica fisiológica. Esto porque ha sido hipotetizado que estos rasgos condicionan la tolerancia a la urbanización, sin embargo, las evidencias de esto son escasas y contradictorias (Isaksson y Bonier, 2020, Tablado *et al.*, 2021). Las aves fueron el modelo de estudio, debido a su facilidad de observación, por consiguiente, han sido ampliamente estudiadas y existen abundantes datos e información de este grupo taxonómico sobre las variables analizadas.

Los resultados obtenidos en este estudio indican que los valores de corticosterona inducida por estrés y de distancia de huida de individuos que habitan áreas rurales, o más naturales que zonas urbanas, poseen una variación intra-especie menor que la variación observada entre especies (repetibilidad). Lo anterior indicaría que ambas variables pueden ser consideradas atributos a nivel de especie (Hadfield y Nakagawa, 2010). Por el contrario, no se observó repetibilidad para los valores de corticosterona en concentraciones basales, ni para distancia de huida obtenida de individuos que habitan ambientes urbanos. Se encontró que existe una relación negativa entre distancia de huida observada en individuos que habitan áreas rurales y la corticosterona inducida por estrés con el índice de tolerancia a urbanización. Esto sugiere que las especies de aves que toleran la vida en la ciudad se caracterizan por bajos umbrales de temor reflejados en su comportamiento y fisiología, lo que se puede interpretar como una respuesta de estrés atenuada, lo que les permitiría sobrevivir en ambientes estresantes, como sería la urbanización (Atwell *et al.*, 2012; Reboló-Ifrán *et al.*, 2015; Tablado *et al.*, 2021).

Los resultados de este estudio aportan a la evidencia que indica que es necesario considerar las características de las especies al diseñar ambientes urbanos, ya que estas podrían ser determinantes para la conservación de la biodiversidad.

**PALABRAS CLAVES:** Urbanización, distancia de huida, corticosterona, tolerancia a urbanización, aves, análisis de vías filogenéticas, conservación.

## **SUMMARY**

Urbanization change ecosystems (McKinney, 2002; Bonier, 2012; Johnson and Munshi-south, 2017). Faced with these changes, species can respond in several ways: exploiting resources, adapting to the new conditions, displacement to a different place or extinction (Blair, 1996; McKinney, 2002, Bell and González, 2009; Bonier, 2012). Understanding the mechanisms that allow species survival in urban environments is relevant in order to make conscious conservation decisions.

Given this information, the present study used a macroecological approach to determine the existence and relationship structure between biological characteristics (i.e., behavior, physiology) and urban tolerance in birds. Specifically, we used flight initiation distance (FID) as a behavioral trait and stress-induced corticosterone as a physiological characteristic. These features have been hypothesized to condition urban tolerance; however, the evidence is scarce and contradictory (Isaksson and Bonier, 2020, Tablado *et al.*, 2021). Birds were used as an animal model because they are easy to observe, therefore, they have been widely studied and there is abundant data and information about the analyzed variables.

The results obtained in this study indicate that stress-induced corticosterone and flight initiation distance have a lower intra-species variation than the variation observed between species (i.e. repeatability), when values were obtained from individuals living in rural areas - or more natural than urban areas. This indicates that both variables can be considered species traits (Hadfield and Nakagawa, 2010). On the other hand, baseline corticosterone and flight initiation distance from urban data showed no repeatability. The flight initiation distance observed in individuals living in rural areas and stress-induced corticosterone were negatively related to urban tolerance, this suggests that species that tolerate life in the city have low thresholds of fear, which is reflected in their behavior and physiology. This is related to an attenuated stress response, that allows survival in stressful environments, such as urbanization (Atwell *et al.*, 2012; Rebolo-lfrán *et al.*, 2015; Tablado *et al.*, 2021).

The results of this study contribute to the evidence that it is necessary to consider species characteristics when designing urban environments, since they could be decisive for biodiversity conservation.

## **KEYWORDS**

*Urbanization, urban tolerance, flight initiation distance, corticosterone, phylogenetic path analysis, bird, conservation.*

## INTRODUCCIÓN

El rápido aumento de la población humana ha generado una creciente expansión de ciudades, las que causan múltiples problemas y también oportunidades para la conservación de especies (Sih *et al.*, 2011; Seto *et al.*, 2012). Las zonas urbanas se caracterizan por una alta densidad de personas y una menor cantidad de especies nativas comparadas con los hábitats que reemplazan (revisado en Evans *et al.*, 2011). El desarrollo urbano usualmente se concentra en sitios de importancia biológica, en donde se presentan altas cantidades de especies endémicas (*hotspots de biodiversidad*) (Myers *et al.*, 2000). Además, se plantea que la urbanización genera una fragmentación de hábitat duradera en el tiempo (McKinney, 2002). Por lo anterior, es necesario comprender el impacto de la expansión urbana sobre la biodiversidad, y con ello desarrollar políticas de manejo y protección de especies (McKinney, 2002; Ives *et al.*, 2016). Por ejemplo, Ives y colegas (2016) comprobaron que, a escala continental, las ciudades australianas contienen mayor cantidad de especies amenazadas por unidad de área en sectores urbanos comparados a no urbanos. Este patrón fue atribuido al desarrollo de ciudades en *hotspots* de biodiversidad.

En Chile, la problemática de la urbanización e impacto en la biodiversidad ha sido evidenciada con las crecientes observaciones de animales silvestres en casas o calles. En 2019, por ejemplo, se reporta el caso de un puma (*Puma concolor*) (Molina, 2019) y un cóndor (*Vultur gryphus*) (Delgado, 2019) en viviendas en la Región Metropolitana. Estos animales se comportaron de manera distinta frente al nuevo ambiente: mientras que el puma fue acosado y ahuyentado por perros, el cóndor se alimentó de carne que fue ofrecida por una persona. Estas diferencias en comportamiento pueden ser explicadas en función a los rasgos o características biológicas de cada especie o individuo. Mientras que el puma tiende a evitar la interacción con humanos y sus mascotas, el cóndor manifestó un comportamiento que le permitió explotar recursos de origen antrópico (Samia *et al.*, 2015; Santini *et al.*, 2018). Otra explicación es que algunas especies, solo por azar o cercanía, podrían ocurrir en zonas urbanas (por ejemplo, Sol *et al.*, 2014). La consideración de ambos factores -las características biológicas de las especies y la dispersión aleatoria- nos permitiría entender con mayor detalle la variación en tolerancia a la urbanización que puede caracterizar a las especies.



[Escriba aquí]

La macroecología permite desarrollar predicciones cuantitativas de la abundancia y distribución de especies a gran escala (Gaston y Blackburn, 2003). Frente a la creciente expansión de sistemas urbanos, un enfoque macroecológico permitiría por ejemplo determinar la vulnerabilidad de las especies frente a la urbanización como una función de las características biológicas que estas poseen (por ejemplo, Lucas *et al.*, 2019). Este enfoque se hace necesario ante la velocidad en la que ocurre el proceso de expansión urbana (Aronson *et al.*, 2014), aproximación que promete generar el conocimiento de base para el desarrollo de estrategias de conservación y desarrollo de políticas públicas (Gaston y Blackburn, 2003).

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 1. Urbanización y biodiversidad

Los cambios ambientales inducidos por el humano son más rápidos y a mayor escala que la mayoría de los cambios naturales de los ecosistemas (Sih *et al.*, 2011). Entre estos cambios ambientales de origen antrópico, la fragmentación y pérdida de hábitat son factores claves en la disminución de especies nativas, con la urbanización como un ejemplo extremo de este (Stein *et al.*, 2000, McKinney, 2002). Actualmente, más del 50% de los humanos viven en zonas urbanas, se predice que para 2050 esto aumentará a 68%. De hecho, modelos de expansión urbana a nivel global estiman que para 2030 la cobertura urbana aumentará en 1.2 millones de kilómetros cuadrados, incremento asociado, principalmente, a los *hotspots* de biodiversidad (Seto *et al.*, 2012).

El problema de esta expansión está dado en los desafíos que suponen estos ambientes urbanizados a la biodiversidad, como cambios en la estructura del hábitat, incremento de temperatura, contaminación acústica y lumínica, aumento de especies invasoras, entre otras (Bonier, 2012; Johnson y Munshi-south, 2017). Un componente clave de estos nuevos desafíos impuestos por la urbanización es la mayor presencia de humanos (comparado a ambientes menos urbanos o naturales), los que usualmente son percibidos como potenciales depredadores (Frid y Dill, 2002).

El impacto de las ciudades genera desajustes entre los fenotipos de los organismos y el medio ambiente, lo que en inglés se llama "*maladaptation*" (Bell y González, 2009). Debido a esto, la presencia de ciudades y su creciente expansión a nivel global generan potentes presiones de selección para las especies (Sih *et al.*, 2011). La mayoría de las especies tienen baja tolerancia a ambientes urbanos, lo que produce altas tasas de extinción local (Marzluff, 2001; Aronson *et*

[Escriba aquí]

*al.*, 2014; Sol *et al.*, 2014), disminución de riqueza taxonómica, funcional y filogenética (Aronson *et al.*, 2014; Sol *et al.*, 2014; Sol *et al.*, 2017), con una consecuente homogeneización biótica (Lockwood *et al.*, 2000) y un conflicto con la conservación de la vida silvestre (Stein *et al.*, 2000).

Sin embargo, se ha planteado que en las ciudades también pueden existir recursos estables durante todo el año (Parris y Hazell, 2005; Williams *et al.*, 2006), disminución de la diversidad de depredadores naturales (Rodewald *et al.*, 2011), mayor disponibilidad de refugio (Bonier, 2012), entre otras condiciones apropiadas para la persistencia y establecimiento de unas pocas especies con las características adecuadas para hacer provecho de dichos recursos.

## **2. Adaptaciones a urbanización**

La capacidad de una especie para adaptarse a la urbanización está determinada por dos factores clave; los componentes ambientales, como los remanentes de hábitat natural (Aronson *et al.*, 2014; Sayol *et al.*, 2020) y las características biológicas de las especies, las cuales permiten lidiar con los desafíos urbanos (Ducatez *et al.*, 2020; Hau *et al.*, 2010; McDonnell y Hahs, 2015; Samia *et al.*, 2015; Sayol *et al.*, 2020).

De acuerdo a esto, surgen términos para clasificar a las especies en función de su capacidad de tolerar la urbanización: (1) “explotadoras” (*exploiters*), capaces de utilizar los recursos encontrados en ambientes urbanos, por lo que se encuentran en altas densidades en estas zonas; (2) “adaptadas” (*adapters*) pueden obtener recursos desde ambientes urbanos y silvestres; y finalmente (3) las que solo viven en zonas naturales, conocidas como “evasoras” (*avoiders*), son sensibles a la urbanización y sus densidades más altas se dan en sitios menos intervenidos (Blair, 1996; McKinney, 2002).

Aunque los organismos pueden desarrollar adaptaciones evolutivas a los cambios abruptos y rápidos durante el proceso de urbanización (Winchell *et al.*, 2016; Campbell-Staton *et al.*, 2020), la conducta y características biológicas pre-existentes (exaptaciones o preadaptaciones, *sensu* McDonnell y Hahs, 2015) son consideradas las primeras herramientas que poseen las especies para adaptarse a la vida urbana (Sol *et al.*, 2013; Lowry *et al.*, 2013; Evans *et al.*, 2011).

### **2.1 Características conductuales**

[Escriba aquí]

Entre los rasgos o características biológicas de las especies que podrían explicar la capacidad de tolerar la urbanización están una mayor amplitud en la dieta, un mayor tamaño cerebral en relación con el tamaño corporal (lo cual se asocia a la plasticidad conductual) y el priorizar la reproducción futura por sobre la presente (McDonnell & Hahs, 2015; Samia *et al.*, 2015; Wong & Candolin, 2015; Santini *et al.*, 2018; Sayol *et al.*, 2020). Estos rasgos pueden compensar la discordancia entre fenotipo y el nuevo ambiente generado por la urbanización por medio de dos mecanismos (Maspons *et al.*, 2019). Primero, permite que los individuos elijan los componentes del medioambiente que mejor se ajustan a su fenotipo (Nicolaus y Edelaar, 2018). Segundo, gracias a la plasticidad conductual, los organismos pueden aprender a usar el ambiente de manera distinta (“*plastic rescue*” en inglés) (Chevin *et al.*, 2010). La plasticidad conductual se puede dividir en dos niveles, uno asociado con aprendizaje, que es la adquisición de información que influye en el funcionamiento de la conducta, y el otro con la expresión de conducta, que es el desarrollo de una respuesta motora causada por la activación del sistema nervioso (eje hipotálamo pituitaria adrenal o HPA) ante un estímulo (LeDoux, 1996; Dukas, 2004; Snell-Rood, 2013).

Tanto el aprendizaje, como la expresión de conducta, se pueden evidenciar como claves en determinar las respuestas conductuales a los cambios rápidos inducidos por el humano (Sih *et al.*, 2011). Se ha descrito que hay cambios rápidos en las frecuencias de rasgos conductuales individuales dentro de poblaciones que enfrentan fuertes presiones de selección (Ashley *et al.*, 2003; Stockwell *et al.*, 2003), por lo que la variación de comportamiento es necesaria para enfrentar ambientes urbanos y los desafíos asociados (Lefebvre *et al.*, 2004; Partecke *et al.*, 2006; Bonier *et al.*, 2007; Sol *et al.*, 2013).

## 2.2 Distancia de huida (FID; *flight initiation distance*)

A diferencia de otras características fenotípicas, las respuestas conductuales pueden modificarse rápidamente en función del contexto ecológico particular (Price *et al.*, 2003). Por ejemplo, algunos animales incrementan su actividad nocturna para reducir la interacción con humanos (Gaynor *et al.*, 2018). Esto se debe a que la mayoría de los animales teme a los humanos, cuando se define temor como cambios fisiológicos y conductuales inducidos por riesgo de depredación (Darimont *et al.*, 2015). Generalmente, el impacto del temor es mayor en zonas densamente pobladas. Incluso actividades humanas no letales, como observación de aves, generan temor, alteran poblaciones animales (Radkovic *et al.*, 2019) y comunidades silvestres (Rebolo-lfrán *et al.*, 2015; Gaynor *et al.*, 2018).

[Escriba aquí]

Medir el nivel de temor a humanos podría permitir el desarrollo de estrategias de conservación eficientes, que apunten a reducir el impacto antropogénico en los animales (Rutz *et al.*, 2020). Una forma ampliamente usada para medir el temor es a través de la distancia de huida o *flight initiation distance* (FID), que es la distancia en la que ocurre la respuesta de escape al percibir un estímulo de amenaza (Stankowich y Blumstein, 2005). Para las mediciones se utiliza, generalmente, el acercamiento de un humano (Blumstein, 2006; Samia *et al.*, 2015).

La prueba de distancia de huida es un procedimiento común para evaluar los costos de un escape temprano y los beneficios de quedarse. Esta variable entrega conocimiento sobre como especies animales (Møller, 2010), poblaciones (Díaz *et al.*, 2013) e individuos (Moiron *et al.*, 2020) perciben a los humanos (Blumstein, 2006).

Entre individuos de una misma especie la variación de distancia de huida es considerable, sin embargo, esta métrica ha mostrado consistencia (repetibilidad) a nivel de individuo (rasgo de personalidad) y a nivel de especie (rasgo especie-específico) (Blumstein, 2014; Sol *et al.*, 2018, Moiron *et al.*, 2020; Rebololfran *et al.*, 2015). Así, la magnitud de distancia de huida ha sido usada para determinar la posición de especies en el eje de variación conductual entre osadía-timidez (Blumstein, 2014). Esto último tiene consecuencias en términos de conservación biológica (Dornelas *et al.*, 2019), debido a que la posición de una especie en este eje puede determinar la capacidad de esta a sobrellevar alteraciones en su hábitat; por ejemplo, se ha descrito que especies catalogadas como “amenazadas” por la lista roja de la UICN tienen mayor distancia de huida, en comparación con especies “no amenazadas” (Jiang y Møller, 2017).

En aves, distintos estudios han reportado que una misma especie puede tener distintos valores de distancia de huida cuando viven en ambientes con distintos niveles de urbanización (Díaz *et al.*, 2013; Møller, 2008, 2010; Samia *et al.*, 2015). De hecho, se ha observado que la distancia de huida en aves aumenta desde áreas urbanas a rurales (Møller, 2010), con las distancias más cortas en sitios donde los humanos residentes entregan recursos alimenticios (Clucas y Marzluff, 2012). Incluso la misma especie de ave tiene menor distancia de huida cuando vive en la ciudad, comparado con sus congéneres en ambientes rurales (Møller *et al.*, 2019).

### 2.3 Respuesta a estrés: Corticosterona como mediador clave

Se ha planteado que las hormonas modulan la conducta de toma de riesgos y por tanto la distancia de huida (Møller *et al.*, 2019), en especial las que están ligadas al Eje hipotálamo-pituitaria-Adenal (HPA).

[Escriba aquí]

Cuando este eje es activado por un estímulo o desafío del ambiente, se secretan glucocorticoides para activar rutas metabólicas que favorecen la respuesta al estímulo (Sapolsky *et al.*, 2000; Cockrem, 2007; Blas, 2015; Schoenemann y Bonier, 2018). Los glucocorticoides cumplen la función de preparar al organismo para responder o recuperarse a desafíos. Por ejemplo, cambios en sus concentraciones desencadena el inicio de migraciones, la madurez sexual y media respuestas inmunitarias (Crespi *et al.*, 2013; Bauer *et al.*, 2016; Vitousek *et al.*, 2019).

En aves, la principal hormona asociada a este eje es la corticosterona. Cuando un animal enfrenta alguna situación de peligro, esta hormona puede condicionar un cambio en la conducta, lo que gatilla la reacción de lucha o huida (Sapolsky *et al.*, 2000; Rensel y Schoech, 2011; Crespi *et al.*, 2013, Blas, 2015). Tanto en sus niveles basales como en niveles inducidos por estrés se considera que la corticosterona tiene funciones adaptativas, ya que permite la mantención de funciones vitales (revisado en Rensel y Schoech, 2011). Sin embargo, en niveles de estrés crónicos, se podrían ver efectos negativos como cese reproductivo, daños de tejidos que pueden llevar a diabetes, inmunosupresión, entre otros (Cockrem, 2007; Blas, 2015; Vitousek *et al.*, 2019).

En ambientes urbanos se ha reportado que las concentraciones de corticosterona de individuos sometidos a estímulos estresantes son menores en comparación a individuos de la misma especie en zonas rurales (Fokidis *et al.*, 2009). Lo mismo se reporta en aves silvestres que son manipuladas (Atwell *et al.*, 2012), lo que se puede atribuir a una respuesta de estrés atenuada en zonas urbanas. Sin embargo, en algunos estudios las concentraciones de corticosterona de aves urbanas han sido reportadas más altas, y en otros estudios más bajas, en comparación con aves no urbanas (revisado en Bonier, 2012). La disparidad de resultados podría estar relacionada a que las concentraciones de corticosterona dependen de la especie, sexo y etapa de vida en que se obtuvo la concentración de la hormona, factores que usualmente no son considerados (Bonier, 2012; Iglesias-Carrasco *et al.*, 2020). Otro factor que podría explicar la falta de consistencia en la relación entre corticosterona y urbanización es la forma en que se considera el grado en que las especies son desafiadas por las ciudades, aspecto no abordado explícitamente en estudios previos (Isaksson y Bonier, 2020).

[Escriba aquí]

### **OBJETIVO GENERAL**

Explorar la relación entre capacidad de tolerar la urbanización con la distancia de huida y la respuesta a estrés mediada por corticosterona en aves.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Establecer la tolerancia a urbanización, distancia de huida y concentración de corticosterona -basal e inducida por estrés- en aves a nivel de especie.
2. Evaluar la eventual relación entre concentración de corticosterona y distancia de huida a nivel de especie.
3. Determinar, por medio de análisis de vías filogenéticas, la estructura de relación entre concentración de corticosterona, distancia de huida y variación en la tolerancia a la urbanización de distintas especies de aves.

## **METODOLOGÍA**

### **1. Obtención de datos**

#### **1.1 Tolerancia a la urbanización**

La capacidad de una especie para prosperar en ambientes urbanos fue determinada en base a más de 1300 observaciones de abundancia de diferentes especies de aves de 50 ciudades de Sudamérica, Norteamérica, Europa, Australia y África, las que fueron obtenidas desde la base de datos del proyecto FONDECYT 11160271. El grado de urbanización de sitios donde se observaron las aves fue estimado según lo planteado por Sol *et al.*, (2017): 1) altamente urbanizado (predominan edificios con presencia de parques pequeños o ausentes); 2) moderadamente urbanizado (zonas de casas con jardines y parques); 3) poco urbanizados, incluyen bosques, pastizales y zonas rurales; 4) ambientes naturales.

Con estos datos se estimó el índice de tolerancia a ambientes urbanos sugerido por Sol y colaboradores (2014). Esta métrica (UTI, *urban tolerance index*) fue estimada como la diferencia de abundancia (transformada en logaritmos) entre los hábitats más alterados (hábitats altamente urbanizados) y aquellos hábitats circundantes menos urbanizados (excluyendo áreas moderadamente urbanizadas, las que consideramos como áreas urbanas de menor grado de desarrollo). Valores positivos de UTI indican que la especie tolera las alteraciones ambientales asociadas a urbanización (explotadora -*exploiter*), mientras que valores negativos indican que son poco tolerantes (evasora -*avoider*) (Evans *et al.*, 2011). Esto último permitió separar las especies entre aquellas que toleran bien la urbanización (explotadoras urbanas) y las que no lo hacen (evasoras urbanas). Se consideraron como explotadoras urbanas a especies cuya abundancia observada en el hábitat urbano sea igual o mayor que el 95% de abundancia esperada por azar, y evasoras las que sean iguales o menores al quinto percentil de las abundancias obtenidas al azar (Sol *et al.*, 2014).

[Escriba aquí]

## **1.2 Distancia de huida (FID)**

La distancia de huida se obtiene por medio de un protocolo estandarizado ampliamente utilizado en aves (Blumstein, 2006), por lo que se revisó que las bases utilizadas lo cumplieran. Este consiste en que el observador localiza un ave mediante binoculares, luego se mueve a una velocidad normal de caminata hacia el individuo, mientras cuenta el número de pasos, los que son transformados a metros en función de la distancia cubierta por los pasos del observador (Møller, 2008). Se considera la distancia horizontal en la que el individuo vuela, así como también, la distancia de inicio (i.e. la distancia desde la que el observador empezó a caminar hacia el ave). Si el ave está sobre vegetación, la altura sobre el suelo se registra por el observador como punto de referencia. La distancia de huida se estima como la distancia euclidiana, que es la raíz cuadrada de la suma de la distancia horizontal al cuadrado y el cuadrado de la altura sobre el nivel del suelo (Blumstein, 2006).

Se utilizó la base de datos compilada por Sol *et al.* (2018), que cuenta con 11863 registros para 318 especies, como punto de partida. A esta se le agregaron los datos obtenidas por 2 búsquedas bibliográficas. La primera fue llevada a cabo entre el 29 de abril y el 12 de mayo de 2019 y la segunda entre el 23 y 25 de marzo de 2020. Para ambas búsquedas se utilizó el buscador *Google Scholar*, y como palabras clave “FID” (Flight initiation distance), “birds”, “flight distance”. Las referencias obtenidas durante estas búsquedas corresponden a Garamszegi y Moller (2017), Mikula y colaboradores (2018), Madsen y colaboradores (2009) y Piratelli y colaboradores (2015). Estos estudios tenían los datos de la distancia de huida disponibles, además de aportar con nuevas especies. Además, se complementó con datos obtenidos por el proyecto FONDECYT 1160271, en el que se tomaron datos utilizando el protocolo anteriormente detallado. Estos datos fueron colectados entre los años 2017 y 2018 en distintas ciudades de Chile (Rancagua, Talca, La Serena, Valdivia, Pucón y Puerto Varas). Al compilar la base de datos para este estudio, se filtraron los registros de distancia de huida que además contaran con información relacionada a especie, sexo, edad, tamaño de bandada y muestreador, con el fin de tener la mayor cantidad de información, sin embargo, estas variables no se utilizaron en este estudio. Esto dejó un total de 13040 observaciones de 406 especies.

## **1.3 Concentraciones de corticosterona**

Se utilizó la base de datos de acceso público <https://hormonebase.org/> (Vitousek *et al.*, 2018) como punto de inicio. Debido a que contiene solo registros de muestras plasmáticas de individuos adultos de vida libre. Esta se complementó con los datos encontrados en una



[Escriba aquí]

búsqueda en Google Scholar con las palabras clave “corticosterone”, “birds” y “glucocorticoids”. Esta se llevó a cabo hasta diciembre de 2020. Además, se le solicitaron bases de datos a algunos autores, de estas se agregó la información otorgada por Raja Aho y colaboradores (2013).

Se organizaron las columnas y los encabezados fueron: “animal” (género\_especie), “Breeding\_Cycle” (estado reproductivo), “Life\_Stage” (Etapa de vida), “Cort” (concentración de corticosterona), “N” (cantidad de individuos de la muestra), “N\_type” (registro individual o media), “Min” (concentración mínima), “Max” (concentración máxima), “Sex” (sexo del individuo), “Cort\_Status” (momento en que se tomó la muestra; Stress o Baseline), “Ref\_ID” (referencia) y “Lab\_ID” (laboratorio en que se procesó la muestra, ya que este puede afectar el análisis de las muestras).

Entre los estudios agregados, se consideraron los que no se hayan utilizado en la base de datos antes mencionada, ya sea por ser posteriores o no cumplir los requisitos de Vitousek y colaboradores (2018). Los criterios de inclusión fueron:

- 1) Las concentraciones de corticosterona basal fueron de muestras tomadas en los primeros 2 a 3 minutos (Romero y Reed, 2005).
- 2) Las concentraciones de corticosterona inducida por estrés (*peak*) fueron de muestras tomadas pasados 10 minutos post captura y tras realizar contención o manejo del individuo (Rensel y Schoech, 2011). No se incluyeron cuando los individuos fueron tratados con algún compuesto químico.
- 3) Solo individuos de vida silvestre.

Luego de considerar los criterios de inclusión se obtuvo un total de 1871 registros, de los que 1283 corresponden a concentración base y 588 a inducida por estrés.

## **2. Análisis estadísticos**

Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante el *software* estadístico R de código abierto (R core team, 2013). Se utilizaron los paquetes R *phylopath* (van der Bijl, 2018), para implementar los análisis filogenéticos de vías (PPA); MCMCglmm para los modelos de Monte Carlo vía cadenas de Markov (*Markov Chain Monte Carlo* en inglés) (Hadfield, 2010) y para la visualización de datos se utilizaron los paquetes ggtree (Yu, 2020) y ggplot (Wickham, 2016).

Todos los códigos utilizados en el análisis están disponibles en el material complementario (ver Material\_complementario).

### **2.1. Método Comparativo Filogenético**

[Escriba aquí]

Se utilizó esta aproximación estadística, ya que permite analizar correlaciones entre rasgos a través de especies. En biología evolutiva, es utilizado para comparar hipótesis respecto a las bases adaptativas de las diferencias fenotípicas entre especies (por ejemplo, asociación entre variabilidad ambiental y evolución de grandes cerebros en aves; Sayol *et al.* 2016). A pesar de tener limitaciones como requerir el uso de datos de varias especies y filogenias relativamente bien resueltas, este método permite evaluar la generalidad de las conclusiones o hipótesis derivadas de estudios locales de especies particulares.

## **2.2 Modelo lineal mixto generalizado (aproximación bayesiana)**

Los datos se analizaron utilizando modelos lineales mixtos generalizados bajo un enfoque estadístico bayesiano utilizando el método MonteCarlo basado en cadenas Markov (MCMCgImm). Este enfoque es fácil e intuitivo, además al aumentar las iteraciones del modelo, este proporciona medidas de confianza mejor respaldadas (Hadfield, 2010). Adicionalmente permite acomodar múltiples tipos de variable de respuesta (distribución gaussiana para el índice de tolerancia a la urbanización, concentración de corticosterona y distancia de huida), factores aleatorios e incorporar las relaciones filogenéticas, lo que permite considerar así la no independencia entre registros a nivel de especie (ver 2.3).

Al no contar con información a priori sobre distribuciones de los parámetros a estimar, se entregó poca información para el inicio del análisis (información a *priori* o *prior*) (Prior:  $v=1$ ;  $\nu=0,02$ ;  $\alpha.\mu=0$ ;  $\alpha.V=1000$ ), con el fin de que toda la información del análisis provenga de los datos (Hadfield, 2010). Los modelos MCMCgImm se ejecutaron con 204000 iteraciones (*nitt*) con una eliminación de las primeras 400 iteraciones (*burnin*) y se seleccionaron los parámetros cada 200 iteraciones (*thin*) de 200, lo que garantizó la convergencia y la mezcla para todos los modelos.

La convergencia de los modelos se evaluó visualmente. Se graficaron los residuos de cada parámetro del modelo y se verificó que el tamaño de muestra efectivo para todas las estimaciones fuera igual o mayor que 1000 (Hadfield, 2010). Los efectos fijos se consideraron estadísticamente significativos cuando los intervalos de credibilidad (IC) del 95% no abarcaban cero, es decir, los valores p bayesianos (p-MCMC) eran inferiores a 0,05 (Hadfield, 2010).

## **2.3 Repetibilidad**

[Escriba aquí]

Se calculó la repetibilidad, con el fin de determinar si estos eran rasgos a nivel de especie. Es decir, si la varianza del rasgo a nivel de especie es menor que la varianza interespecie y, por ende, evidencia que las variables son rasgos representativos de cada especie, y por tanto permiten la comparación entre especies (González-Voyer y von Hardenberg, 2014).

Para el cálculo de repetibilidad tanto de corticosterona como de distancia de huida, se eliminaron los valores nulos (“NA”) y se incluyeron datos duplicados, es decir, especies en las que había al menos dos o más registros de la variable a evaluar.

Tanto en corticosterona como en distancia de huida se hicieron coincidir los nombres de las especies con los utilizados por Jetz y colaboradores (2014), para poder incorporar las relaciones evolutivas entre especies (i.e. filogenia) en los análisis. Esto debido a que los registros no son independientes cuando se analizan especies con distintos grados de relación filogenética (Paradis, 2014).

Para todos estos análisis, tanto de corticosterona, como de distancia de huida, se utilizaron datos de medias y de registros individuales. Esto pudo haber generado resultados sesgados, debido a la heterogeneidad de los datos. Por esto para repetibilidad se realizó un modelo en el que se consideró el tipo de dato (media o registro individual) y otro solo con registros individuales. Ambos tuvieron resultado similares a los presentados.

### **2.3.1 Corticosterona**

Se desarrollaron modelos de repetibilidad para corticosterona basal e inducida por estrés. En este último, se realizaron 4 modelos, el primero contempló todos los datos, el segundo y el tercero consideraron el estado reproductivo y el sexo como factores fijos, respectivamente. En el cuarto modelo se utilizaron solo registros individuales.

### **2.3.2 Distancia de huida (*Flight initiation distance*)**

Se desarrollaron 3 modelos principales. Un modelo general que contempló todos los datos, un modelo con datos obtenidos en zonas rurales y el tercero con datos en zonas urbanas.

### **2.4. Análisis de vías filogenéticas (*Phylogenetic Path analyses*)**

Para evaluar la estructura de relación entre distancia de huida, corticosterona y habilidad de las especies de aves para vivir en ambientes urbanos se utilizaron análisis filogenéticos de vías (PPA) (von Hardenberg y González-Voyer, 2013). Este enfoque permite comparar hipótesis causales de la relación entre rasgos y al mismo tiempo diferenciar efectos directos e indirectos, mientras se corrige por la posibilidad de que los rasgos a nivel de especies no sean

[Escriba aquí]

independientes debido a un ancestro común. Al utilizar este método se enfrenta de mejor manera la multicolinealidad comparado a modelos lineales multivariados. Lo anterior, debido a que la varianza en la variable respuesta está particionada entre menos predictores (Gonzalez-Voyer y Von Hardenberg 2014, González-Voyer *et al.*, 2016).

Para los análisis se controló la posible no independencia de observaciones que generan ancestros comunes, por medio de un árbol de máxima credibilidad. Este fue construido con el software TREEANNOTATOR (Drummond *et al.*, 2012) y se usaron 1000 filogenias muestreadas aleatoriamente, los que se obtuvieron de los árboles de distribución pseudo-posterior disponibles en [www.birdtree.org](http://www.birdtree.org).

## RESULTADOS

Para la variable distancia de huida, la búsqueda bibliográfica permitió obtener datos para 406 especies pertenecientes a 24 órdenes. En cuanto a concentración de corticosterona se obtuvieron datos para 12 órdenes, representados por 131 especies para concentración base, y 121 especies para concentración inducida por estrés (Tabla 1).

Variable	Unidad	Rango	Especies	Órdenes
Corticosterona Base	ng/ml	1 - 773	131	12
Corticosterona inducida por estrés	ng/ml	5 - 977	121	12
Distancia de huida	metros	0 - 500	406	24

**Tabla 1. Variables de comportamiento y fisiología.** Unidad y rango de las variables utilizadas, cantidad de especies y órdenes de aves representados en los datos. En distancia de huida se obtuvieron datos iguales a 0 debido a que los individuos mantuvieron una distancia menor a un paso al acercarse el observador (Tabla 1). Esto se observó en 2 individuos de *Columba livia* y uno de *Zonotrichia capensis*.

### 1. Repetibilidad

#### 1.1 Corticosterona

La variación en concentración de corticosterona inducida por estrés dentro de especies fue significativamente menor que la variación observada entre especies, con una repetibilidad de 37% ( $R_{\text{cortm}} = 0,369$  [95% Intervalo Credibilidad IC: 0,241 - 0,509];  $n_{\text{observaciones}}=582$ ;  $n_{\text{especies}} = 126$ ). Los resultados fueron similares al considerar estado reproductivo ( $R_{\text{cortm}} = 0,335$  [95% IC 0,188 - 0,498]) y sexo ( $R_{\text{cortm}} = 0,35$  [95% IC 0,184 - 0,492]) como factores fijos. Para

[Escriba aquí]

corticosterona basal se observó una repetibilidad reducida en comparación a corticosterona inducida por estrés ( $R_{\text{cortm}} = 0,179$  [95% IC 0,018 – 0,333],  $n_{\text{observaciones}} = 1112$ ;  $n_{\text{especies}} = 128$ ).

### 1.2 Distancia de huida

La repetibilidad para distancia de huida considerando los registros provenientes de individuos de zonas rurales y urbanas (modelo general) fue de 22% ( $R_{\text{FIDm}} = 0,221$  [95% IC 0,149 – 0,294];  $n_{\text{observaciones}} = 12654$ ,  $n_{\text{especies}} = 294$ ). Al considerar solo los individuos de hábitat rurales la repetibilidad fue de 21% ( $R_{\text{FID}} = 0,206$  [95% IC 0,127 – 0,287],  $n_{\text{observaciones}} = 7508$ ,  $n_{\text{especies}} = 275$ ). Para los datos obtenidos en individuos habitando zonas urbanas la repetibilidad fue menos pronunciada ( $R_{\text{FIDm}} = 0,138$  [95% Intervalo Credibilidad 0,040 – 0,265],  $n_{\text{observaciones}} = 4694$ ,  $n_{\text{especies}} = 107$ ).

### 2. Relación de corticosterona con FID

Para explorar esta relación se utilizaron los registros de corticosterona inducida por estrés, distancia de huida general y rural, debido a que fueron las variables que presentaron una repetibilidad comparativamente mayor respecto a corticosterona base y distancia de huida urbana, lo que permite respaldar el uso de estas variables como características biológicas a nivel de especie (Nakagawa y Schielzeth, 2010).

Al utilizar los valores medios de cada variable a nivel de especie se observa una relación positiva entre distancia de huida y corticosterona inducida por estrés. La relación es estadísticamente más clara al considerar datos urbanos y rurales de distancia de huida ( $p_{\text{MCMC}} < 0,01$ ; Tabla 2), que al utilizar solo observaciones rurales ( $p_{\text{MCMC}} = 0,02$ , Tabla 2).

DISTANCIA DE HUIDA	VALOR CORT	PROMEDIO DIST. POST.	IC 95% BAJO	IC 95% ALTO	MUESTREO EFECTIVO.	pMCMC
GENERAL	Promedio	0,26	0,03	0,43	1018	<0,01
RURAL	Promedio	0,22	0,01	0,40	1117	0,02

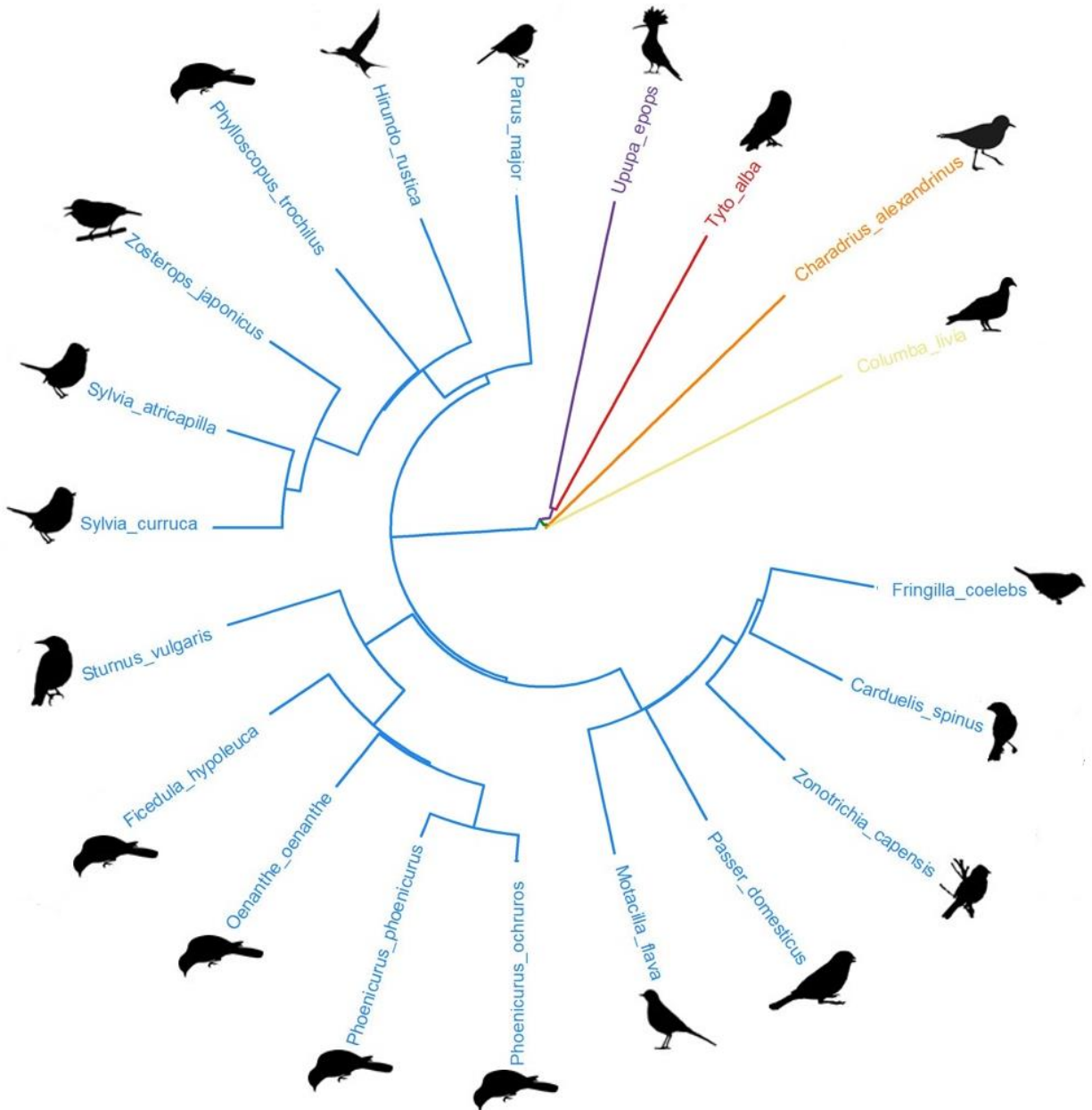
**Tabla 2. Resultados modelos MCMCgllmm para corticosterona inducida por estrés y distancia de huida.** Se utilizó el valor promedio de distancia de huida general (rural y urbana) y rural. Para corticosterona inducida por estrés se usó el valor promedio a nivel de especie (Valor Cort). Promedio Dist. Post. = promedio distancia posterior. IC= Intervalo de credibilidad.

### 3. Análisis de vías filogenéticas

[Escriba aquí]

Para este análisis se unificaron los datos de corticosterona inducida por estrés, distancia de huida e índice de tolerancia a urbanización en una sola base de datos. En esta se obtuvieron registros completos para un total de 20 especies de los órdenes Passeriformes, Charadriiformes, Columbiformes, Strigiformes y Bucerotiformes (Figura 1).

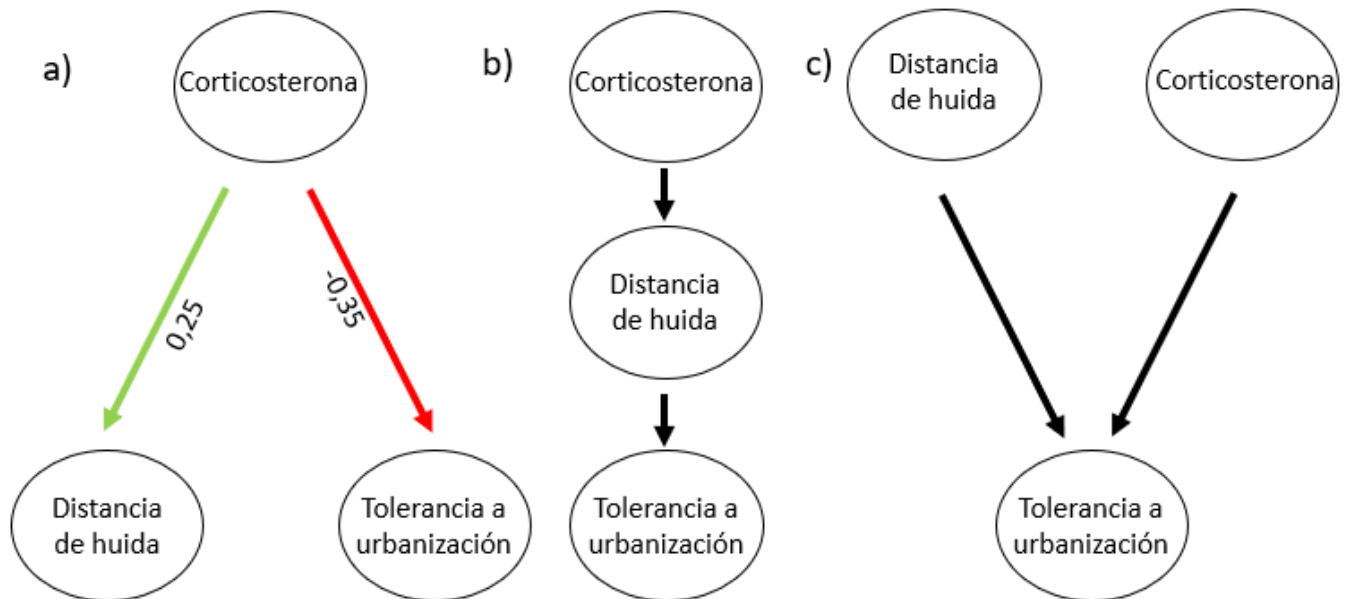
-



**Figura 1. Árbol filogenético de especies utilizadas en análisis de vías filogenéticas.** En azul especies pertenecientes al orden Passeriformes, en naranja el orden Charadriiformes, en amarillo el orden Columbiformes, en rojo el orden Strigiformes y en morado el orden Bucerotiformes.

[Escriba aquí]

De los tres modelos evaluados, el modelo A es el que mejor se ajusta a los datos ( $\Delta\text{CIC}<2$ ;  $p=0,999$ ). Este modelo indica que la corticosterona inducida por estrés tiene efectos independientes en la distancia de huida y tolerancia a la urbanización. Al aumentar la corticosterona inducida por estrés, disminuye la tolerancia a urbanización (coeficiente de vía: -0,35, Figura 2) y paralelamente se relaciona a un aumento en la distancia de huida (coeficiente de vía: 0,25, Figura 2).



**Figura 2. Estructuras de modelos de vías filogenéticas para explicar la relación entre corticosterona, distancia de huida y tolerancia a urbanización.** a) Modelo con corticosterona con efecto directo sobre distancia de huida y tolerancia a urbanización (modelo con mayor soporte estadístico;  $\Delta\text{CIC}<2$ ). Los coeficientes de vía corresponden a 0,25 (corticosterona-distancia de huida) y -0,35 (corticosterona-tolerancia a urbanización). Estos representan la correlación entre dos variables, una que se asume como causa (corticosterona inducida por estrés) y la otra como efecto (distancia de huida y tolerancia a urbanización). b) Corticosterona con efecto indirecto sobre tolerancia a urbanización, mediado por distancia de huida. c) Distancia de huida y corticosterona con efectos independientes sobre tolerancia a urbanización.

## DISCUSIÓN

La urbanización impacta la biodiversidad en una variedad de formas, sin embargo, existen especies que sobreviven e incluso triunfan en las ciudades. Respecto a esto, varios estudios han abordado las características que permiten que una especie se adapte a ambientes urbanos, en su mayoría enfocados en características ecológicas y de historia de vida (Santini *et al.*, 2018). Sin embargo, las características conductuales (Sol *et al.*, 2013, Møller *et al.*, 2019, Tablado *et al.*, 2021) y fisiológicas han sido menos exploradas (Bonier, 2012; Atwell *et al.*, 2012; Isaksson y Bonier, 2020; Tablado *et al.*, 2021).

En este estudio se utilizaron a las aves como modelo de estudio, ya que son los vertebrados más estudiados, por lo que hay información disponible sobre una amplia gama de especies y de características ecológicas, fisiológicas y de relaciones filogenéticas (Jetz *et al.*, 2014; Sayol *et al.*, 2016; Vitousek *et al.*, 2018).

Uno de los supuestos básicos de los análisis comparativos macroecológicos en un contexto filogenético es el uso de variables representativas a nivel de especie (Hadfield y Nakagawa, 2010). A pesar de la gran variabilidad en conducta y concentraciones de hormonas entre individuos y/o poblaciones animales (Bonier, 2012; Tablado *et al.*, 2021), este estudio reporta evidencia de repetibilidad intraespecífica en la distancia de huida y concentración de corticosterona inducida por estrés, una propiedad estadística que da sustento para considerar estas variables como características a nivel de especies (Freckleton, 2009).

Estudios previos han registrado repetibilidad en las concentraciones plasmáticas de corticosterona a nivel poblacional e individual (Atwell *et al.*, 2012; Lendvai *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2014), al igual que lo observado en el presente trabajo. El bajo porcentaje de repetibilidad en las concentraciones base de corticosterona puede ser explicado por factores como la estación climática, la edad, sexo o condición corporal del individuo, además de la exposición a desafíos y la habilidad de explotar recursos urbanos (Bonier, 2012; Lendvai *et al.*, 2013; Taff *et al.*, 2018). Los factores anteriores pueden influir en la secreción de corticosterona (Atwell *et al.*, 2012; Bonier, 2012; Tablado *et al.*, 2021; Taylor *et al.*, 2014), sin embargo, el sexo y estado reproductivo fueron considerados en el presente estudio.



[Escriba aquí]

La repetibilidad observada en distancia de huida en esta investigación, se alinea con lo reportado en otros estudios (Blumstein, 2003; Díaz *et al.*, 2013; Møller *et al.*, 2019; Tablado *et al.*, 2020). A pesar que hubo clara repetibilidad para zonas rurales, el porcentaje en zonas urbanas fue bajo. Lo anterior puede obedecer a la presentación de diferentes fenotipos conductuales frente a urbanización, principalmente producto de flexibilidad de comportamiento que caracteriza a aves que colonizan estos nuevos ambientes (Sol *et al.*, 2018).

Luego de obtener sustento estadístico para caracterizar las especies en función de los niveles de corticosterona inducida por estrés y distancia de huida, se evaluó la relación entre estas variables. Para esto se utilizaron solo las variables que poseían alto porcentaje de repetibilidad (>20%), es decir, corticosterona inducida por estrés, distancia de huida general y rural. Se encontró que los valores promedios de distancia de huida y corticosterona inducida por estrés se relacionan de manera positiva, lo que se puede deber a que ambas variables indican el nivel de amenaza que percibe un individuo. Esta relación difiere de lo encontrado por Tablado y colaboradores (2021), lo que se puede deber a que los datos que ellos utilizaron correspondían a la misma población. Sin embargo, en ese mismo estudio, al igual que este se encontró que la distancia de huida y la corticosterona eran menores en zonas urbanas (Tablado *et al.*, 2021).

Con la finalidad de explorar la estructura de relación entre comportamiento, fisiología y tolerancia a la urbanización, se realizó un análisis de vías filogenéticas. De los tres modelos teóricos explorados, en el que se consideró una relación independiente entre fisiología comportamiento y tolerancia a la urbanización fue el de mayor sustento estadístico. En dicho modelo, el valor promedio de corticosterona inducida por estrés a nivel de especie, tuvo una relación positiva con el valor promedio de distancia de huida y negativa – e independiente- con el índice de tolerancia a urbanización. Estas relaciones tienen sentido biológico, ya que, para sobrevivir en un ambiente estresante, como lo es el ambiente urbano, se favorece la sobrevivencia de individuos con respuesta de estrés atenuada (Atwell *et al.*, 2012; Rebolo-Ifrán *et al.*, 2015; Tablado *et al.*, 2021), por ende, permite una mayor tolerancia a urbanización. Paralelamente, una baja concentración de corticosterona inducida por estrés se relaciona con una baja distancia de huida, lo cual no necesariamente favorece directamente la tolerancia a la urbanización, según lo observado en este estudio (Figura 2). De hecho, muchas especies tolerantes a la urbanización son caracterizadas por presentar un comportamiento de timidez en ambientes naturales (distancias de huidas elevadas), pero son capaces de modificar dicho comportamiento en ambientes urbanos (Sol *et al.* 2018). Esto se alinea con hallazgos recientes

[Escriba aquí]

que sugieren que para enfrentar una vida urbana no existe una estrategia única adecuada (Sol *et al.* 2014; Santini *et al.*, 2018; Sayol *et al.*, 2020).

En biología de la conservación existen al menos 3 razones para aplicar los métodos comparativos filogenéticos, (1) identificar principios ecológicos generales que subyacen a los mecanismos que causan problemas de conservación, (2) otorga las bases para priorizar acciones de conservación o líneas de investigación debido a la premura de acción y falta de tiempo para estudiar a cada una de las poblaciones o especies afectadas, y (3) predecir que especies experimentarán problemas de conservación (revisado en Fisher y Owens 2004). Por ejemplo, se han determinado relaciones robustas entre el riesgo de extinción y los rasgos intrínsecos de las especies (especialización de hábitat, tamaño corporal e historia de vida, abundancia y tamaño de rango de geográfico; Soto-Saravia *et al.*, 2021), así como factores relacionados a las invasiones biológicas, y desarrollo de estrategias de manejo de especies amenazadas (Fisher y Owens, 2004). En este sentido, los resultados de este estudio sugieren que, si deseamos favorecer la vida urbana de algunas especies por sobre otras (i.e. especies amenazadas), debemos considerar que no todas las especies tienen la capacidad de modificar su comportamiento y por tanto necesitamos herramientas de conservación que fomenten ambientes adecuados para dichas especies en la ciudad.

A pesar del potencial que presenta la aproximación de investigación comparativa para la conservación biológica, al trabajar con bases de datos globales se deben considerar los vacíos en la información. Entre estos vacíos, se pueden presentar sesgos en las especies estudiadas (i.e. aves) debido a factores como detectabilidad y captura, carisma y estado de conservación de una especie (Ducatez y Lefebvre, 2014; Gaston y Fuller, 2017; Ibáñez-Álamo *et al.*, 2017). Adicionalmente se registra una baja cantidad de observaciones para algunas variables (i.e. hormonas), escasa representación geográfica (i.e. hemisferio sur), entre otros. Esto se debe a que la mayoría de los estudios en vida silvestre se llevan a cabo en el hemisferio norte y sobre un *subset* de especies, lo que genera baja representatividad para generalizar resultados a escala global. A pesar que el presente estudio tuvo una baja cantidad de registros, especialmente en corticosterona, hemos adicionado datos de comportamiento de distancia de huida – y algunos registros de corticosterona- para especies del hemisferio sur, específicamente de Chile.

El uso de registros de especies rurales -o zonas más naturales que ambientes urbanos, en teoría, elimina el factor de habituación a cambios ambientales producidos por humanos, el que se ha descrito en especies urbanas (Injaian *et al.*, 2020). Sin embargo, es relevante considerar

[Escriba aquí]

la habituación al evaluar las especies que sobreviven en la ciudad, ya que esta genera que se disminuya el estado de alerta (Higham y Shelton, 2011). Esta situación puede provocar susceptibilidad a depredadores, los que en ambientes urbanos corresponden animales silvestres, mascotas y humanos (Baker *et al.*, 2005).

El desafío principal al estudiar vida silvestre es la posibilidad de tener datos en distintos ambientes y épocas del año, además de encontrar al mismo individuo en más de una oportunidad. El ideal para estudios que comparen poblaciones o especies es obtener la mayor cantidad de datos de variables de interés, que en el caso de este estudio fueron mediciones de corticosterona y distancia de huida del mismo individuo (Tablado *et al.*, 2021). Por otro lado, ampliar los datos disponibles sobre especies nativas o vida silvestres es fundamental para mejorar las predicciones que se pueden realizar para la toma de decisiones.

La conservación de especies es una tarea compleja, debido a que los recursos que se destinan a esta labor, en general, son bajos, ya que dependen de la intención de conservar. Además, el creciente aumento de la población humana y la consecuente expansión de la urbanización suponen una amenaza para la biodiversidad. Por esto encontrar formas de generar medidas de protección dentro de las ciudades es una opción que se ha planteado en diversos estudios (Ikin *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2015; Ives *et al.*, 2016; Villaseñor y Escobar, 2019; Villaseñor *et al.*, 2020). Específicamente, en Chile, investigadores han comprobado que sitios dentro de zonas urbanas son usados por especies con distintos estados de amenaza (Silva *et al.*, 2015; Villaseñor y Escobar, 2019; Villaseñor *et al.*, 2020).

A pesar de lo anterior, este estudio destaca que es necesaria la incorporación del rol del comportamiento para el desarrollo de estrategias de conservación, ya que los individuos reaccionan a los desafíos ambientales, por ende, responden e influyen sobre los ecosistemas (McDougall *et al.*, 2006). Dadas estas circunstancias, los estudios que determinan las características extrínsecas e intrínsecas que permiten a una especie sobrevivir en ambientes urbanos son relevantes para tomar mayores y mejores medidas de conservación.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARONSON, M.; LA SORTE, F.; NILON, C.; KATTI, M.; GODDARD, M.; LEPCZYK, C.; WARREN, P.; WILLIAMS, N.; CILLIERS, S.; CLARKSON, B.; DOBBS, C.; DOLAN, R.; HEDBLOM, M.; KLOTZ, S.; KOOIJMAN, J.; KÜHN, I.; MARCGREGOR-FORS, I.; MCDONNELL, M.; MÖRTBERG, U.; PYSEK, P.; SIEBERT, S.; SUSHUNSKY, J.; WERNER, O.; WINTER, M.** 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 281, 20133330.
- ASHLEY, M.; WILLSON, M.; PERGAMS, O.; O'DOWD, D.; GENDE, S.; BROWN, J.** 2003. Evolutionarily enlightened management. *Biological Conservation.* 111: 115–123.
- ATWELL, J.; CARDOSO, G.; WHITTAKER, D.; CAMPBELL-NELSON, S.; ROBERTSON, K.; KETTERSON, E.** 2012. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behav. Ecol.* 23: 960-969.
- BAKER, P.; BENTLEY, A.; ANSELL, R.; HARRIS, S.** 2005. Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal review.* 35 (3-4), 302-312.
- BAUER, C.; NEEDHAM, K.; LE, C.; STEWART, E.; GRAHAM, J.; KETTERSON, E.; GREIVES, T.** 2016. Hypothalamic-pituitary-adrenal axis activity is not elevated in a songbird (*Junco hyemalis*) preparing for migration. *Comp Endocrinol.* 232, 60-66.
- BELL, G.; GONZÁLEZ, A.** 2009. Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecol Letter.* 9: 942-948.
- BLAS, J.** 2015. Stress in birds. In: **SCANES, C.** *Sturkies's Avian Physiology.* 6th ed. Elsevier. London. 779-810 pp.
- BLAIR, R.** 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications.* 6, 506–519.

[Escriba aquí]

- BLUMSTEIN, D.** 2003. Flight-Initiation Distance in Birds Is Dependent on Intruder Starting Distance. *The Journal of Wildlife Management*. 67(4), 852-857.
- BLUMSTEIN, D.** 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behavior*. 71, 389-399.
- BLUMSTEIN, D.** 2014. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. In D. Gill, & H. Brumm (Eds.), *Avian urban ecology: Behavioural and physiological adaptations* (pp. 41-53). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- BONIER, F.; MARTIN, P.; SHELDON, K.; JENSEN, J.; FOLTZ, S.; WINGFIELD, J.** 2007. Sex-specific consequences of life in the city. *Behav. Ecol.* 18, 121–129.
- BONIER, F.** 2012. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Horm. Behav.* 61, 763-772
- CAMPBELL-STATON, S.; WINCHEL, K.; ROCHETTE, N.; FREDETTE, J.; MAAYAN, I.; SCHEIZER, R.; CATCHEN, J.** 2020. Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands. *Nature Ecology & Evolution*. 4: 652-658.
- CHEVIN, L.; LANDEN, R.; MACE, G.** 2010. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biol.* 8: e1000357
- CLUCAS, B.; MARZLUFF, J.** 2012. Attitudes and actions toward birds in urban areas: human cultural differences influence bird behavior. *Auk*. 129: 8-16.
- COCKREM, J.** 2007. Stress, corticosterone responses and avian personalities. *J Ornithol.* 148 (2), 169–S178
- CRESPI, E.; WILLIAMS, T.; JESSOP, T.; DELEHANTY, B.** 2013. Life history and the ecology of stress: how do glucocorticoid hormones influence life-history variation in animals? *Funct Ecol.* 27(1), 93-106
- DARIMONT, C.; FOX, C.; BRYAN, H.; REIMCHEM, T.** 2015. The unique ecology of human predators. *Science*. 349 (6250): 858-860.
- DÍAZ, M.; MØLLER, A.; FLENSTED-JENSEN, E.; GRIM, T.; IBÁÑEZ-ALAMO, J.; JOKIMÄKI, J.; MARKÓ, G.; TRYJANOWSKI, P.** 2013. The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. *PLoS One*. 8(5) e64634.

[Escriba aquí]

- DELGADO, F.** 2019. Cóndor llegó hasta el patio de una casa en Lo Curro y se comió la carne que estaban descongelando. [consulta en línea: 12-03-2019] <https://www.biobiochile.cl/noticias/nacional/region-metropolitana/2019/01/08/condor-llego-hasta-el-patio-de-una-casa-en-lo-curro-y-se-comio-la-carne-que-estaban-descongelando.shtml>
- DORNELAS, M.; GOTELLI, N.; SHIMADZU, H.; MOYES, F.; MAGURRAN, A.; MCGILL, B.** A balance between winners and losers in the Anthropocene. *Ecology letters*. 22(5): 847-854.
- DUCATEZ, S.; LEFEBVRE, L.** 2014. Patterns of Research Effort in Birds. *Plos One*. 9:389955.
- DUCATEZ, S.; SOL, D.; SAYOL, F.; LEFEBVRE, L.** 2020. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nature Ecology & Evolution*. 4: 788-793.
- DUKAS, R.** 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35: 347-374.
- EVANS, K.; CHAMBERLAIN, D; HATCHWELL, B.; GREGORY, R.; GASTON, K.** 2011. What makes an urban bird? *Glob. Chang. Biol.* 17: 32–44.
- FISHER, D.; OWENS, I.** 2004. The comparative method in conservation biology. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 19 (7), 391-398.
- FOKIDIS, H.; ORCHINIK, M.; DEVICHE, P.** 2009. Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *Gen Comp Endocrinol*. 160: 259-270.
- FRECKLETON, R.** 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of Evolutionary Biology*. 22: 1367-1375.
- FRID, A.; DILL, L.** 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6, 1-11.
- GARAMSZEGI, L.; MØLLER, A.** 2017. Partitioning within-species variance in behaviour to within- and between-population components for understanding evolution. *Ecology Letters*. 20 (5): 599-608.

[Escriba aquí]

- GASTON, K.; BLACKBURN, T.** 2003. Macroecology and conservation biology. In Blackburn, T.; Gaston, K. editors. *Macroecology: concepts and consequences*. Oxford. Blackwell Science. 345–67.
- GASTON, K.; FULLER, R.** 2017. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in ecology and evolution*. 23(1): 14 – 19.
- GAYNOR, K.; HOJNOWSKI, C.; CARTER, N.; BRASHARES, J.** 2018. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*. 360 (6394): 1232-1235.
- GONZALEZ-VOYER, A.; GONZÁLEZ-SUÁREZ, M.; VILA, C.; REVILLA, E.** 2016. Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution*. 70, 1364–1375.
- GONZALEZ-VOYER, A.; VON HARDENBERG, A.** 2014. An introduction to phylogenetic path analysis. In *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology*. Springer. Berlin, Heidelberg. 201-229 pp.
- HADFIELD, J.** 2010. MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The **MCMCglmm** R Package. *Journal of Statistical Software*. 33(2), 1–22
- HADFIELD, J.; NAKAGAWA, S.** 2010. General quantitative genetic methods for comparative biology: phylogenies, taxonomies and multi-trait models for continuous and categorical characters.
- HARDENBERG, A. VON; GONZALEZ-VOYER, A.** 2012. Disentangling evolutionary cause-effect relationships with phylogenetic confirmatory path analysis. *Evolution*. 67(2), 378–387.
- HAU, M.; RICKLEFS, R.; WIKELSKI, M.; LEE, K.; BRAWN, J.** 2010. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 277(1697), 3203-3212.
- IBÁÑEZ-ÁLAMO, J.; RUBIO, E.; BENEDETTI, Y.; MORELLI, F.** 2017. Global loss of avian evolutionary uniqueness in urban areas. *Global Change Biology*. 23(8): 2990-2998.
- IGLESIAS-CARRASCO, M.; AICH, U.; JENNIONS, M.; HEAD, M.** 2020. Stress in the city: meta-analysis indicates no overall evidence for stress in urban vertebrates. *Proc. Royal Soc. B*. 287:20201754.

[Escriba aquí]

- IKAKA, R.; GENTLEMAN, R.** 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J Comput Gr Stat.* 5, 229-314.
- INJAIAN, A.; FRANCIS, C.; OUYANG, J.; DOMINONI, D.; DONALD, J.; FUXJAGER, M.; GOYMANN, W.; HAU, M.; HUSAK, J.; JOHNSON, M.; KIRCHER, B.; KNAPP, R.; MARTIN, L.; MILLER, W.; SCHOENLE, L.; WILLIAMS, T.; VITOUSEK, M.** 2020. Baseline and stress-induced corticosterone levels across birds and reptiles do not reflect urbanization levels. *Conservation Physiology*, 8(1).
- ISAKSSON, C.; BONIER, F.** 2020. Urban Evolutionary Physiology. In M. Szulkin, J. Munshi-South, & A. Charmantier (Eds.). *Urban Evolutionary Biology* (pp. 217-233). Oxford University Press.
- IVES, C.; LENTINI, P.; THRELFALL, C.; IKIN, K.; SHANAHAN, D.; GARRARD, G.; BEKESSY, S.; FULLER, R.; MUMAW, L.; RAYNER, L.; ROWE, R.; VALENTINE, L.; KENDAL, D.** 2016. Cities are hotspots for threatened species. *Global Ecology and Biogeography*. 25, 117–126.
- JETZ, W.; THOMAS, G.; JOY, J.; HARTMANN, K.; MOOERS, A.** 2014. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491: 444-448
- JIANG, Y.; MØLLER, A.** 2017. Antipredator escape distances of common and threatened birds. 28(6): 1498–1503.
- JOHNSON, M.; MUNSHI-SOUTH, J.** 2017. Evolution of life in urban environments. *Science*. 358, 607-618.
- LEDOUX, J.** 1996. *The emotional brain: The mysterious underpinnings of emotional life*. New York, NY, US: Simon & Schuster.
- LEFEBVRE, L.; READER, S.; SOL, D.** 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution*. 63, 233-246.
- LOCKWOOD, J.; BROOKS, T.; MCKINNEY, M.** 2000 Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Anim. Conserv.* 3, 27–35.
- LOWRY, H.; LILL, A.; WONG, B.** 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological reviews*. 88(3): 537-549.



[Escriba aquí]

- LUCAS, P.; GONZÁLEZ-SUÁREZ, M.; REVILLA, E.** 2019. Range area matters, and so does spatial configuration: predicting conservation status in vertebrates. *Ecography*. Accepted Author Manuscript. doi:10.1111/ecog.03865
- MADSEN, J.; TOMBRE, I.; EIDE, N.** 2012. Effects of disturbance on geese in Svalbard: implications for regulating increasing tourism. *Polar research*. 28: 376-389.
- MARZLUFF, J.; BOWMAN, R.; DONELLY, R.** 2001. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: *Avian ecology and conservation in an urbanized world*. Kluwer Academic. Boston, USA. 1-17 pp.
- MASPONS, J.; MOLOWNY-HORAS, R.; SOL, D.** 2019. Behaviour, life history and persistence in novel environments. *PHILOS T R SOC B*. 374: 20180056.
- MCDONNELL, M.; HAHS, A.** 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 261-280.
- MCDUGALL, P.; RÉALE, D.; SOL, D.; READER, S.** 2006. Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation*. 9(1), 39-48.
- MCKINNEY, M.** 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*. 52(10), 883-890.
- MIKULA, P.; DÍAZ, M.; ALBRECHT, T.; JOKIMÄKI, J.; KAISANLAHTI-JOKIMÄKI, M.; KROITERO, G.; MØLLER, A.; TRYJANOWSKI, P.; YOSEF, R.; HROMADA, M.** 2018. Adjusting risk-taking to the annual cycle of long-distance migratory birds. *Scientific reports*. 8: 13989.
- MOIRON, M.; LASKOWSKI, K.; NIEMELÄ, P.** 2020. Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis. *Ecology letters*. 23(2): 399-408.
- MOLINA, T.** 2019. Continúa operativo para rescatar a puma: Lleva más de 14 horas atrapado en un árbol de casa en Lo Barnechea [consulta en línea: 12-03-2019] <https://www.emol.com/noticias/Nacional/2019/01/03/932950/Puma-atrapado-en-arbol-de-una-casa-genera-amplio-operativo-para-su-rescate-en-Lo-Barnechea.html>
- MØLLER, A.** 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behav Ecol*. 21,365–371.

[Escriba aquí]

- MØLLER, A.** 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behav Ecol Sociobiol.* 63:63–75.
- MØLLER, A.; LIANG, W.; SAMIA, D.** 2019. Flight initiation distance, color and camouflage. *Current Zoology.* 65(5): 535–540.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.; MITTERMEIER, C.; DA FONSECA, G.; KENT, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403: 853–858.
- NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H.** 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews.* 85(4): 935-956.
- NICOLAUS, M.; EDELAAR, P.** 2018. Comparing the consequences of natural selection, adaptive phenotypic plasticity, and matching habitat choice for phenotype–environment matching, population genetic structure, and reproductive isolation in meta-populations. 8(8): 3815-3827.
- PARADIS, E.** 2014. Simulation of phylogenetic data. In László Zsolt Garamszegi (ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: Concepts and practice.* Heidelberg: Springer. 335–350.
- PARTECKE, J., SCHWABL, I., GWINNER, E.** 2006. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology.* 87, 1945–1952.
- PARRIS, K.; HAZELL, D.** 2005. Biotic effects of climate change in urban environments: the case of the grey-headed flying-fox (*Pteropus poliocephalus*) in Melbourne, Australia. *Biological Conservation.* 124, 267-276.
- PIRATELLI, A.; FAVORETTO, G.; DE ALMEIDA MAXIMIANO, M.** 2015. Factors affecting escape distance in birds. *Zoologia.* 32: 438–444.
- PRICE, T.; QVARNSTRÖM, A.; IRWIN, D.** 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society B.* 270, 1433-1440.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM.** 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. [www.r-project.org](http://www.r-project.org)
- RADKOVIC, A.; van DONGEN, W.; KIRAO, L.; GUAY, P.; WESTON, M.** 2019 Birdwatchers evoke longer escape distances than pedestrians in some African birds. *Journal of Ecotourism.* 18(1):1-7.

[Escriba aquí]

- RAJA AHO, S.; LEHIKONEN, E.; SUORSA, P.; NIKINMAA, M.; VAINIO, M.; VOSLOO, D.; EEVA, T.** 2013. Corticosterone secretion patterns prior to spring and autumn migration differ in free-living barn swallows (*Hirundo rustica* L.). *Oecologia*. 73:689–697.
- REBOLO-IFRÁN, N.; CARRETE, M.; SANZ-AGUILAR, A.; RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ, S.; CABEZAS, S.; MARCHANT, T.; BORTOLOTTI, G.; TELLA, J.** 2015. Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats. *Scientific reports*. 5: 13723
- RENSEL, M.; SCHOECH, S.** 2011. Repeatability of baseline and stress-induced corticosterone levels across early life stages in the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior*. 59, 497-502.
- RODEWALD, A.; KEARNS, L.; SHUSTACK, D.** 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships. *Ecological Applications*. 21, 936-943.
- ROMERO, L.; REED, J.** 2005. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp. Biochem. Physiol. A Mol Integr. Physiol*. 40, 73-79.
- RUTZ, C.; LORETTO, M.; BATES, A.; DAVIDSON, S.; DUARTE, C.; JETZ, W.; JOHNSON, M.; KATO, A.; KAYS, R.; MUELLER, T.; PRIMACK, R.; ROPERT-COUDERT, Y.; TUCKER, M.; WIKELSKI, M.; CAGNACCI, F.** 2020. COVID-19 lockdown allows researchers to quantify the effects of human activity on wildlife. *Nat Ecol Evol*. 4: 1156–1159.
- SAMIA, D.; NAKAGAWA, S.; NOMURA, F.; RANGEL, T.; BLUMSTEIN, D.** 2015. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nat commun*. 6, 8877.
- SANTINI, L.; GONZÁLEZ-SUÁREZ, M.; RUSSO, D.; GONZÁLEZ-VOYER, A.; VON HANDERBERG, A.; ANCILLOTO, L.** 2018. One strategy does not fit all: determinants of urban adaptation in mammals. *Ecology letters*. 1-12.
- SAPOLSKY, R.; ROMERO, L.; MUNCK, A.** 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr Rev*. 21, 55–89
- SAYOL, F.; MASPONS, J.; LAPIEDRA, O.; IWANIUK, A.; SZÉKELY, T.; SOL, D.** 2016. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature communications*, 7, 13971.

[Escriba aquí]

- SAYOL, F.; SOL, D.; PIGOT, A.** 2020. Brain Size and Life History Interact to Predict Urban Tolerance in Birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 8: 1-58.
- SCHOENEMANN, K.; BONIER, F.** 2018. Repeatability of glucocorticoid hormones in vertebrates: a meta-analysis. *PeerJ*. 6(Pt 24): e4398.
- SETO, K.; GUNERALP, B.; HUTYRA, L.** 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *P NATL ACAD SCI USA*. 109 (40), 16083-16088.
- SIH, A.; FERRARI, M.; HARRIS, D.** 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evol appl*. 4, 367-387.
- SILVA, C.; GARCÍA, C.; ESTAY, S.; BARBOSA, O.** Bird richness and abundance in response to urban form in a Latin American City: Valdivia, Chile as a case study. *PLoS ONE* 10(9): e0138120.
- SNELL-ROOD, E.** 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*. 85(5), 1004-1011.
- SOL, D.; GRIFFIN, A.; BARTOMEUS, I.; BOYCE, H.** 2011. Exploring or avoiding novel food resources? The novelty conflict in an invasive bird. *PLoS One*. 6 (5) e19535.
- SOL, D.; LAPIEDRA, O.; GONZÁLEZ-LAGOS, C.** 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Anim Behav*. 85, 1101-1112.
- SOL, D.; GONZÁLEZ-LAGOS, C.; MOREIRA, D.; MASPONS, J.; LAPIEDRA, O.** 2014. Urbanisation and the loss of avian diversity. *Ecol Lett*. 17, 942–995.
- SOL, D.; BARTOMEUS, I.; GONZÁLEZ-LAGOS, C.; PAVOINE, S.** 2017. Urbanisation and the loss of phylogenetic diversity in birds. *Ecol Lett*. 20, 721–729.
- SOL, D.; MASPONS, J.; GONZALEZ-VOYER, A.; MORALES-CASTILLA, I.; GARAMSZEGI, L.; MØLLER, A.** 2018. Risk-taking behavior, urbanisation and the pace of life in birds. *BEHAV ECOL SOCIOBIOL*. 72, 59.
- SOTO-SARAVIA, R.; GARRIDO-CAYUL, C.; AVARIA-LLAUTUREO, J.; BENÍTEZ-MORA, A.; HERNÁNDEZ, C.; GONZÁLEZ-SUAREZ, M.** 2021. Threatened neotropical birds are big, ecologically specialized and found in less anthropized refuges. *Avian Conservation and Ecology*. 16(2): 18.

[Escriba aquí]

- STANKOWICH, T.; BLUMSTEIN, D.** 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc. R. Soc. B.* 272, 2627-2634.
- STEIN, B.; KUTNER, L.; ADAMS, J.** 2000. *Precious Heritage*. Oxford (United Kingdom): Oxford University Press.
- STOCKWELL, C.; HENDRY, A.; KINNISON, M.** 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 18, 94–101.
- TABLADO, Z.; BOTSCH, Y.; BÓKONY, V.; ANGELIER, F.; LENDVAI, A.; JENNI-EIERMANN, S.; JENNI, L.** 2021. Factors modulating the behavioral and physiological stress responses: Do they modify the relationship between flight initiation distance and corticosterone reactivity? *Hormones and Behavior.* 132: 10497.
- TAYLOR, C.; SCHOENLE, L.; VITOUSEK, M.** 2014. The repeatability of glucocorticoids: A review and meta-analysis. *General and Comparative Endocrinology.* 260: 136-145.
- VAN DER BIJL, W.** 2018. phylopath: Easy phylogenetic path analysis in R. *PeerJ.* 6, e4718.
- VILLASEÑOR, N.; ESCOBAR, M.** 2019. Cemeteries and biodiversity conservation in cities: how do landscape and patch-level attributes influence bird diversity in urban park cemeteries? *Urban Ecosystems.* 22(6): 1037-1046
- VILLASEÑOR, N.; CHIANG, L.; HERNÁNDEZ, J.; ESCOBAR, M.** 2020. Vacant lands as refuges for native birds: An opportunity for biodiversity conservation in cities. *Urban Forestry & Urban Greening.* 49: 126632.
- VITOUSEK, M.; JOHNSON, M.; DONALD, J.; FRANCIS, C.; FUXJAGER, M.; GOYMANN, W.; HAU, M.; HUSAK, J.; KIRCHER, B.; KNAPP, R.; MARTIN, L.; MILLER, E.; SCHOENLE, L.; UEHLING, J.; WILLIAMS, T.** 2018. HormoneBase, a population-level database of steroid hormone levels across vertebrates. *Scientific Data* 5:180097.
- VITOUSEK, M.; JOHNSON, M.; DOWNS, C.; MILLER, E.; MARTIN, L.; FRANCIS, C.; DONALD, J.; FUXJAGER, M.; GOYMANN, W.; HAU, M.; HUSAK, J.; KIRCHER, B.; KNAPP, R.; SCHOENLE, L.; WILLIAMS, T.** 2019. Macroevolutionary Patterning in Glucocorticoids Suggests Different Selective Pressures Shape Baseline and Stress-Induced Levels. *Am Nat.* 193:866–80.
- WICKHAM, H.** 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- WILLIAMS, N.; MCDONNELL, M.; PHELAN, G.; KEIM, L.; VAN DER REE, R.** 2006. Range expansion due to urbanization: increased food resources attract grey-headed flying foxes (*Pteropus poliocephalus*) to Melbourne. *Austral Ecology.* 31, 190-198.

[Escriba aquí]

- WINCHELL, K.; REYNOLDS, G.; PRADO-IRWIN, S.; PUENTE-ROLÓN, A.; REVELL, L.** 2016. Phenotypic shifts in urban areas in the tropical lizard *Anolis cristatellus*. *Evolution*. 70(5): 1009-1022.
- WONG, B.; CANDOLIN, U.** 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* 26(3), 665–673.
- YU, G.** 2020. Using ggtree to visualize data on tree-like structures. *Current Protocols in Bioinformatics*. 69-96.