



Respuesta y estructuración de los ensamblajes de aves al disturbio causado por la actividad volcánica

Luis Enrique Sánchez-Ramos^{1,2,*} , Adolfo G. Navarro-Sigüenza¹

(1) Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 04510 Ciudad de México, CDMX, México.

(2) Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México 04510 Ciudad de México, CDMX, México.

* Autor de correspondencia: L.E. Sánchez-Ramos [sanchez_ramos@live.com.mx]

> Recibido el 21 de enero de 2022 - Aceptado el 14 de julio de 2022

Como citar: Sánchez-Ramos, L.E., Navarro-Sigüenza, A.G. 2022. Respuesta y estructuración de los ensamblajes de aves al disturbio causado por la actividad volcánica. *Ecosistemas* 31(3): 2348. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2348>

Respuesta y estructuración de los ensamblajes de aves al disturbio causado por la actividad volcánica

Resumen: La diversidad taxonómica y funcional de un ensamblaje de aves está determinada por diversos procesos ecológicos y evolutivos. Conforme se establecen las especies, las condiciones bióticas y abióticas cambian configurando el proceso de sucesión o colonización. En ocasiones, estos procesos son alterados por eventos catastróficos que impactan de formas diversas a las especies funcionando como filtros ecológicos. En este trabajo se realiza una revisión bibliográfica sobre el disturbio volcánico como agente de perturbación que inicia procesos de sucesión ecológica en los ensamblajes de aves. Se analiza el impacto de estos fenómenos naturales sobre otros taxones y se construye una hipótesis sobre las posibles afectaciones y el proceso de sucesión que rige a las aves. Se concluye que hay un patrón en el filtro ecológico causado por el disturbio volcánico, inhibiendo principalmente a las especies que se alimentan de recursos vegetales como las granívoras, nectarívoras y frugívoras, mientras que facilita la incorporación de las especies carroñeras. La relación del ensamblaje de aves con los efectos de las erupciones volcánicas es un tema poco estudiado y con gran potencial para la investigación.

Palabras clave: adaptación; filtro ecológico; perturbación; plasticidad; sucesión ecológica

Response and structuring of bird assemblages to disturbance caused by volcanic activity

Abstract: The taxonomic and functional diversity of bird assemblages is determined by diverse ecological and evolutionary processes. As species establish, biotic and abiotic conditions change, shaping the processes of succession or colonization. Sometimes these processes are altered by catastrophic events that impact species in different ways, functioning as ecological filters. In this work, we performed a bibliographic review of the volcanic disturbance as an agent of disturbance that trigger processes of ecological succession in bird assemblages. We analyze the impact of volcanic disturbance on other taxa and built a hypothesis on the possible effects, and the patterns of succession process that affect the birds. We concluded that there is a pattern in the ecological filter caused by the volcanic disturbance, mainly inhibiting the species that feed on plant resources such as granivorous, nectarivorous, and frugivorous species, while facilitating the incorporation of scavenger species. The relationship between the assemblage of birds and the volcanic disturbance is a little studied scientific area and has great potential for further research.

Keywords: adaptation; ecological succession; environmental filtering; perturbation; plasticity

Introducción

La composición de especies de una comunidad está determinada por diversos procesos ecológicos y evolutivos, entre los que se encuentran la dinámica poblacional, interacciones bióticas, dispersión, migración, especiación y extinción (Diamond 1975; Alonso et al. 2006; Scheiner y Willig 2008; Cavender-Bares et al. 2009). Durante la conformación de una comunidad, las especies pioneras que colonizan y se establecen en una localidad son parte del pool preexistente de especies y suelen ser aquellas que toleran la perturbación. Conforme la comunidad se establece, se incorporan nuevas especies capaces de competir con las especies establecidas, mientras que otras migran o se extinguen localmente (Diamond 1975; Cody 1999; Cavender-Bares et al. 2009; Shipley 2010; Fukami 2015). Estos procesos ecológicos y evolutivos, además de

influir en la estructura de la comunidad, también modifican varias de las propiedades funcionales del ecosistema como la productividad, el flujo de nutrientes y la disponibilidad de nichos debido al fenómeno conocido como efecto de prioridad (Chase 2003; Fukami 2015). Este efecto se refiere a la forma en que las especies interactúan entre ellas dependiendo del orden particular en que se incorporan a una comunidad a través de un proceso de sucesión ecológica. Así, una especie pionera afectará a la presencia y a las interacciones bióticas de una especie que se integra posteriormente a la comunidad mediante dos mecanismos, la inhibición y la facilitación (Diamond 1975; Connell y Slatyer 1977; Cody 1999; Shipley 2010; Fukami 2015). La preferencia de nicho de una especie pionera disminuye la disponibilidad de recursos para otra, como alimento o espacio, inhibiendo la abundancia de otras especies que necesiten el mismo recurso por una exclusión competitiva o simili-

tud limitante. Por otra parte, las acciones de las especies pioneras también son capaces de modificar las condiciones del hábitat, creando espacios funcionales para otras especies como refugio o sombra y, facilitando la disponibilidad de alimento, resultado de la ingeniería de ecosistemas (Diamond 1975; Cody 1999; Shipley 2010; Fukami 2015; Kraft et al. 2015).

La composición de las comunidades también responde a los cambios en el ambiente y la diferente capacidad de respuesta de las especies a dichos cambios (Diamond 1975; Cody 1999; Shipley 2010; Córdova-Tapia y Zambrano 2015; Kraft et al. 2015; Salgado-Negret y Paz 2015). Dentro de una comunidad cada especie posee atributos particulares que en conjunto forman la composición funcional (Shipley 2010); y dado que las especies responden a los cambios ambientales a través de sus propios rasgos funcionales de respuesta (Córdova-Tapia y Zambrano 2015; Salgado-Negret y Paz 2015), aquellas adaptadas a un cambio ambiental en particular aumentarán su abundancia relativa dentro de la comunidad, mientras que las que responden negativamente disminuirán su abundancia relativa; es decir, las especies pasan por un filtro ambiental (Hanski 1982; Shipley 2010). En este punto, tanto los cambios ambientales como las especies presentes pueden conducir los procesos del ecosistema (Shipley 2010; Fukami 2015; Kraft et al. 2015; Salgado-Negret y Paz 2015). Analizando la respuesta a nivel de ensamblaje (conjunto de especies relacionadas filogenéticamente que forman parte de la comunidad, e.g., ensamblaje de aves), se ha encontrado que las especies que pasan por un filtro ambiental llegan a presentar agrupamiento filogenético debido al conservadurismo de nicho entre especies cercanas (Cavender-Bares et al. 2009; Montaña-Centellas et al. 2020).

En esta contribución, se tiene como objetivo revisar la información disponible sobre los procesos y mecanismos en torno a las erupciones volcánicas y su influencia en los ecosistemas, destacando las afectaciones y procesos de sucesión secundaria en aves. Describimos diferentes propuestas sobre la estructuración de las comunidades, reglas de ensamblaje, disturbio volcánico y efectos sobre las aves. Así, proponemos dinámicas en la estructuración de los ensamblajes de aves después de una erupción volcánica a partir de la documentación de las respuestas fisiológicas, conductuales o poblacionales de las aves, los procesos ecológicos observados en otros grupos taxonómicos y la perturbación por otros fenómenos naturales estocásticos.

Disturbio y fenómenos naturales como causantes de estrés ecológico: el caso de los volcanes

Las definiciones de disturbio, perturbación y estrés aplicados a la ecología de comunidades han sido ampliamente discutidas, sin alcanzarse aún un consenso, y frecuentemente son utilizadas como sinónimos (Rykiel 1985; Battisti et al. 2016). Dado que eventualmente los cambios ambientales son resultado del disturbio y la perturbación subsecuente (Sergio et al. 2018), los múltiples conceptos coinciden en que son eventos que alteran algún nivel ecológico o componente ambiental afectando la organización de los ecosistemas o los ciclos biológicos de los organismos (Rykiel 1985; Pickett et al. 1989; Battisti et al. 2016). Para Rykiel (1985), los conceptos de disturbio, perturbación y estrés se manejan como causa y efecto. El disturbio es la causa, fuerza física, agente o proceso causante de la perturbación. La perturbación es el efecto o respuesta de un componente ecológico ante la disrupción de un proceso y el estrés es la respuesta fisiológica de un individuo ante los cambios en un proceso ecológico ocasionados por el disturbio.

La perturbación generalmente se aborda desde un punto de vista que implica el deterioro ambiental (Rykiel 1985), pero también como un proceso natural que conduce a la aparición de un mosaico de hábitats y procesos de sucesión ecológica que aumentan la diversidad beta (Angelstam 1998; Brawn et al. 2001). Los fenómenos naturales estocásticos como los huracanes (Lain et al. 2017), las nevadas (Zhang et al. 2016), las inundaciones (Sergio et al. 2018),

las sequías (Smith 1983; Shipley 2010), los incendios (Freeman et al. 2017) o la actividad volcánica (Payne y Egan 2019) son agentes de disturbio que a veces generan efectos catastróficos en los ecosistemas (Sergio et al. 2018) y, dependiendo de los requerimientos ambientales de cada especie, estas perturbaciones pueden tener efectos negativos o positivos (Angelstam 1998; Brawn et al. 2001).

Desde el origen de la Tierra, la actividad volcánica ha sido un agente primario para el funcionamiento de los sistemas bióticos y abióticos del planeta (litósfera, biósfera, hidrósfera y atmósfera), interactuando directa o indirectamente con los organismos (Stetter 2005; Dingwell et al. 2012; Crisafulli et al. 2015). Estas interacciones han intervenido en los procesos ecológicos durante diversas etapas del proceso evolutivo de las especies, disminuyendo o aumentando la disponibilidad de recursos como alimento y hábitat (Elizalde 2014). Diversos estudios paleoecológicos con fósiles de microorganismos y plantas han mostrado que los cambios climáticos causados por las erupciones volcánicas han modificado la dominancia y equitatividad de los ensamblajes, lo que lleva a inferir cambios en las interacciones bióticas (Payne y Egan 2019).

La actividad volcánica engloba varios tipos de disturbio con consecuencias diversas y complejas (del Moral y Grishin 1999), al grado que es necesario analizarlos individualmente. Los disturbios por actividad volcánica se clasifican por su tipo de impacto en primarios o directos, y secundarios o indirectos. Los disturbios volcánicos primarios son aquellos que se originan por la interacción directa entre la actividad volcánica y el ecosistema afectado; estos son la lava, el flujo piroclástico, las avalanchas de escombros, los depósitos de ceniza y tephra, los lahares y las ondas de choque (Dale et al. 2005; Macías-Vázquez y Capra-Pedol 2005; Tabla 1). En cambio, los disturbios volcánicos secundarios requieren de la interacción con otros fenómenos naturales, entre estos encontramos el cambio climático, sismos, tsunamis, inundaciones, hambrunas y enfermedades (Dale et al. 2005; Macías-Vázquez y Capra-Pedol 2005).

La intensidad, extensión espacial y duración de la perturbación depende del estilo eruptivo del volcán (i.e., hawaiano, estromboliano, vulcaniano y pliniano), tipo de disturbio volcánico y la distancia entre el sitio afectado y el volcán (Dale et al. 2005; Payne y Egan 2019; Tabla 1). Algunos disturbios como los lahares y la acumulación de ceniza tienen una menor intensidad de perturbación que se refleja en la pérdida parcial de flora y fauna, contrario a la lava y los flujos piroclásticos que pueden aniquilar completamente a la biota (Payne y Egan 2019; Tabla 1; Fig. 1). Cuando la perturbación es baja, el ecosistema se restaura en cuestión de meses o pocos años gracias a la sucesión ecológica secundaria. En cambio, cuando la biota se pierde en su totalidad, se necesitan varias décadas, o a veces siglos, para que se establezca un ecosistema diferente al predecesor debido a la sucesión ecológica primaria (del Moral y Grishin 1999; Dale et al. 2005; Edwards 2005; Fukami 2015).

El resultado de los impactos físicos y químicos en los organismos por el disturbio se denomina estrés fisiológico (Payne y Egan 2019). Los impactos físicos son aquellos que inciden directamente sobre el organismo (e.g., la caída de ceniza, las ondas de choque, los flujos piroclásticos o la lava) y provocan efectos que incluyen la irritación de membranas mucosas, el bloqueo de poros o estomas, alteración en la reflectancia de las flores, pérdida del follaje, y la sepultura e incineración de organismos, entre otros (del Moral y Grishin 1999; Dale et al. 2005; Martínez et al. 2013; Payne y Egan 2019). Los impactos químicos se producen por el cambio en la concentración de algunos compuestos químicos en el aire, agua y suelo. Los gases expulsados durante las erupciones contienen cantidades considerables de CO₂, SO₂, HCl y HF, además de metales pesados como Zn, Cu, Cd, F, Pb y Ba (Smith et al. 1983; Bond et al. 2012; Payne y Egan 2019). Esto se traduce en cambios en el régimen de precipitaciones y temperaturas regionales, así como en la modificación del pH en el suelo y agua, con consecuencias como el envenenamiento en animales y la defoliación y necrosis en plantas (Dale et al. 2005; Payne y Egan 2019).

Tabla 1. Tipos de disturbios volcánicos primarios, su perturbación consecuente sobre la vegetación y la extensión, intensidad y duración de los daños sobre la vegetación. Basado en Dale et al. (2005), Crisafulli et al. (2015) y, Payne y Egan (2019).

Table 1. Types of primary volcanic disturbance, effects on vegetation, and extent, intensity and duration of damage. Based on Dale et al. (2005), Crisafulli et al. (2015), and Payne and Egan (2019).

Características del disturbio				Impacto en la vegetación	
Tipo de disturbio volcánico	Extensión del área afectada	Intensidad del daño	Duración del efecto	Perturbación (espesor de los depósitos de material)	Diferencias entre la vegetación nueva y la vegetación típica
Lava	Poca-Media (cientos de m ² -decenas km ²)	Alta	Siglos	Entierros o incendios	Existen cambios drásticos porque no deja residuos. Sucesión ecológica primaria.
Flujo piroclástico	Poca-Media (cientos de m ² -decenas km ²)	Alta	Décadas-Siglos	Entierros (cm hasta decenas de m)	Existen cambios drásticos porque no deja residuos. Sucesión ecológica primaria.
Avalanchas de escombros	Media (pocas decenas de km ²)	Moderada-Alta	Décadas-Siglos	Entierros (varias decenas de m)	Cambios moderados si deja residuos. Sucesión ecológica primaria.
Lahares	Media (pocas decenas de km ²)	Baja-Moderada	Años	Entierra hierbas y arbustos (cm hasta pocos m)	No hay diferencias considerables. Sucesión ecológica secundaria.
Tephra y depósito de ceniza	Grande (hasta miles de km ²)	Baja-Alta	Años-Décadas	Abrasión del dosel, toxicidad química, entierra hierbas y arbustos (mm hasta >50 cm)	No hay diferencias considerables. Sucesión ecológica secundaria.
Onda de choque	Media (pocas decenas de km ²)	Media	Años-Décadas	Derriba las copas de la vegetación alta	No hay diferencias considerables. Sucesión ecológica secundaria.



Figura 1. Bosque incinerado tras una erupción volcánica. Se observa la incorporación de herbáceas. Volcán de Colima, cortesía de Christian Villicaña.

Figure 1. Burned forest after a volcanic eruption. the presence of herbaceous plants is observed. Volcán de Colima, courtesy of Christian Villicaña.

La actividad volcánica y sus efectos en las aves

Las aves, por su capacidad de dispersión y diversidad funcional, son constantes en las comunidades y ecosistemas terrestres, pero que ha sido relativamente poco estudiado desde el punto de vista del efecto que la actividad volcánica tiene sobre individuos, poblaciones y comunidades. Entre las descripciones más detalladas sobre las afectaciones al ensamblaje de aves por disturbio volcánico está la de [Dalsgaard et al. \(2007\)](#), quienes entre 1997 y 2006 monitorearon el ensamblaje de aves del volcán Soufrière Hills en la isla de Montserrat, en las Antillas Menores. Durante este periodo, el volcán presentó al menos tres erupciones que impactaron notablemente en algunas especies de aves, manifestándose en una disminución drástica de su abundancia relativa. La respuesta a la perturbación por los disturbios volcánicos no fue similar en todas las especies. Similar a otros tipos de disturbio, las aves de la isla Montserrat pasaron por un filtro ecológico donde los rasgos funcionales determinaron su capacidad de respuesta ([Salgado-Negret y Paz 2015](#); [Sergio et al. 2018](#)). En este caso las aves nectarívoras y granívoras sufrieron mayor impacto al limitarse la disponibilidad de su alimento.

[Dalsgaard et al. \(2007\)](#) destacan la escasez de estudios relacionados con el impacto de las erupciones volcánicas sobre las aves, restringido a solo tres artículos posteriores a la erupción del 18 de mayo de 1980 del Monte Santa Helena, en Estados Unidos ([Hayward et al. 1982](#); [Andersen y MacMahon 1986](#); [Manuwal et al. 1987](#)). En la presente revisión hemos encontrado al menos una decena más de artículos previos a [Dalsgaard et al. \(2007\)](#), sin embargo, siguen siendo pocos estudios ([Tabla 2](#); [Tabla A1](#)). En los últimos 15 años se han publicado otros dieciséis artículos relacionados con aves y disturbio volcánico que abordan al menos once procesos ecológicos ([Tabla 2](#); [Tabla A1](#)). Muchos estudios se centran en Norteamérica, posiblemente por la cercanía de los centros de investigación ([Edwards 2005](#)), siendo la dinámica poblacional y la sucesión ecológica primaria los temas más estudiados. Las limitaciones para desarrollar proyectos se deben en parte a la dificultad que existe para predecir una erupción volcánica ([Dalsgaard et al. 2007](#)), a pesar de ser un fenómeno natural relativamente común, al punto de registrarse varias docenas de erupciones alrededor del planeta anualmente ([Crisafulli et al. 2015](#)).

La sucesión ecológica primaria se aborda más frecuentemente que la secundaria porque la mayoría de los estudios se realizan después de una erupción altamente destructiva del tipo pliniano ([Crisafulli et al. 2015](#); [Payne y Egan 2019](#)). Las erupciones plinianas son las que generalmente capturan la atención de los investi-

gadores por el alto impacto sobre los ecosistemas ([Fig. 2](#)). La sucesión secundaria se presenta principalmente en volcanes con erupciones relativamente cíclicas y con mucha expulsión de ceniza como los volcanes de estilo eruptivo estromboliano, remarcando que las erupciones no se pueden predecir con exactitud ([Macías-Vázquez y Capra-Pedol 2005](#); [Dingwell et al. 2012](#)). Por lo tanto, se hacen necesarios más estudios enfocados en la sucesión secundaria, los procesos de recuperación de ecosistemas maduros y la comprensión de las interacciones interespecíficas durante la sucesión ecológica ([Abe et al. 2011](#)). Se han identificado parcialmente las reglas de ensamblaje o filtrado ecológico para las aves afectadas por disturbios, pero no para los del tipo volcánico.

Cabe mencionar que en esta revisión no se consideran las aves marinas debido a sus particulares condiciones de sucesión ecológica. Muchas especies nidifican en el suelo y forrajean en el mar ([Byrd et al. 1980](#)), pero aún se carece de estudios que aborden la deposición de material volcánico en los ecosistemas marinos para reconocer cambios en las relaciones inter e intraespecíficas de las aves marinas.

Respuesta de los ensamblajes de aves a los cambios ambientales catastróficos

Los disturbios volcánicos ocasionan procesos de sucesión ecológica primaria y secundaria ([del Moral y Grishin 1999](#); [Dale et al. 2005](#); [Edwards 2005](#); [Payne y Egan 2019](#)). En cada uno de estos procesos el ensamblaje de aves responde de manera particular, especialmente por las diferencias en la perturbación, pero se mantienen algunos patrones poblacionales como cambios en la tasa de natalidad y mortalidad, variación en la supervivencia de los adultos, limitación en la disponibilidad de recursos y a su vez, disminución o crecimiento de las poblaciones ([Fukami 2015](#); [Crisafulli et al. 2015](#); [Payne y Egan 2019](#)). A nivel de comunidades hay un reajuste espacial de las especies por cambios en la disponibilidad de recursos, modificación de las dominancias relativas y alteraciones en las interacciones bióticas y en la composición taxonómica y funcional ([Crisafulli et al. 2015](#); [Payne y Egan 2019](#)). Una erupción volcánica tiene efectos regionales, causando distintos tipos de disturbio y desencadenando ambos procesos de sucesión ecológica ([Payne y Egan 2019](#); [Sánchez-Ramos et al. 2022](#); [Fig. 3](#)). Para analizar la respuesta de los ensamblajes de aves ante eventos catastróficos hay que considerar ambos procesos. En esta revisión, la sucesión ecológica primaria alude a la perturbación por lava y flujo piroclástico y, la sucesión ecológica secundaria a los efectos por ceniza volcánica, flujo piroclásticos y ondas de choque ([Tabla 1](#)). Cabe re-

Tabla 2. Número de artículos en aves por tema y tipo de disturbio volcánico. Lista de artículo en la [Tabla A1](#) del apéndice.

Table 2. Total of bird research by topics and types of volcanic disturbance. List of papers in [Table A1](#) of the Appendix.

Tema	Ceniza	Erupción submarina	Flujo piroclástico	Gases	Lava, ceniza, tephra y gases	No especificado	Total
Adaptación al hábitat	2						2
Depredación de nidos						1	1
Dinámica poblacional	4		2			2	8
Ecología nutricional del suelo		1					1
Ensamblaje de aves	2					1	3
Estatus de conservación	1						1
Fisiología	1						1
Plasticidad en la dieta	1						1
Polinización	2						2
Respuesta al disturbio				1			1
Sucesión ecológica			2		1	4	7
Total	13	1	4	1	1	8	28



Figura 2. Erupción del Volcán de Colima el 10 de julio de 2015. Cortesía de Christian Villicaña.

Figure 2. Eruption of Volcán de Colima on July 10, 2015. Courtesy of Christian Villicaña.



Figura 3. Los flujos piroclásticos y los lahares cubren las barrancas sepultando la biota por completo. Por otra parte, el material incandescente promueve incendios en los bosques aledaños. Fotografía del Volcán de Colima, cortesía de Christian Villicaña.

Figure 3. Pyroclastic density currents and lahars cover the ravines burying the biota. On the other hand, volcano incandescent material promotes wildfires in the surrounding forests. Volcán de Colima, courtesy of Christian Villicaña.

cordar que las aves se ven implicadas en un proceso de filtrado ambiental como todas las especies de la región, así que los rasgos funcionales de respuesta, la preferencia de nicho y las relaciones interespecíficas marcarán la dirección del ensamblaje (Fukami 2015; Salgado-Negret y Paz 2015; Fig. 4).

El ritmo y patrón de establecimiento de una comunidad después de un disturbio está fuertemente relacionada con su legado biológico (Shingley 2010; Fukami 2015; Crisafulli et al. 2015), es decir, con la presencia de individuos supervivientes, propágulos, semillas, esporas de microorganismos y materia orgánica como restos de madera, además de las características del paisaje, el contexto biogeográfico y los factores estocásticos (Diamond 1975; Crawford et al. 1995; Edwards 2005; Shingley 2010; Crisafulli et al. 2015; Fukami

2015; Kraft et al. 2015; Salgado-Negret y Paz 2015; Sergio et al. 2018). La contingencia histórica (Fukami 2015) explica los efectos de prioridad y las consecuencias del orden de colonización sobre las interacciones bióticas; sin embargo, existen otras propuestas sobre el proceso de ensamblaje de una comunidad que complementan los mecanismos necesarios para la estructuración después de un disturbio.

El contexto de la contingencia histórica coincide con algunas propuestas que se basan en las interacciones bióticas, pero difiere parcialmente de otras. Las reglas de ensamblaje no siempre se ajustan a todas las comunidades y taxones, por lo que en esta revisión no nos centramos en todas (Shingley 2010). En 1975, Diamond propuso que la competencia interespecífica es el factor

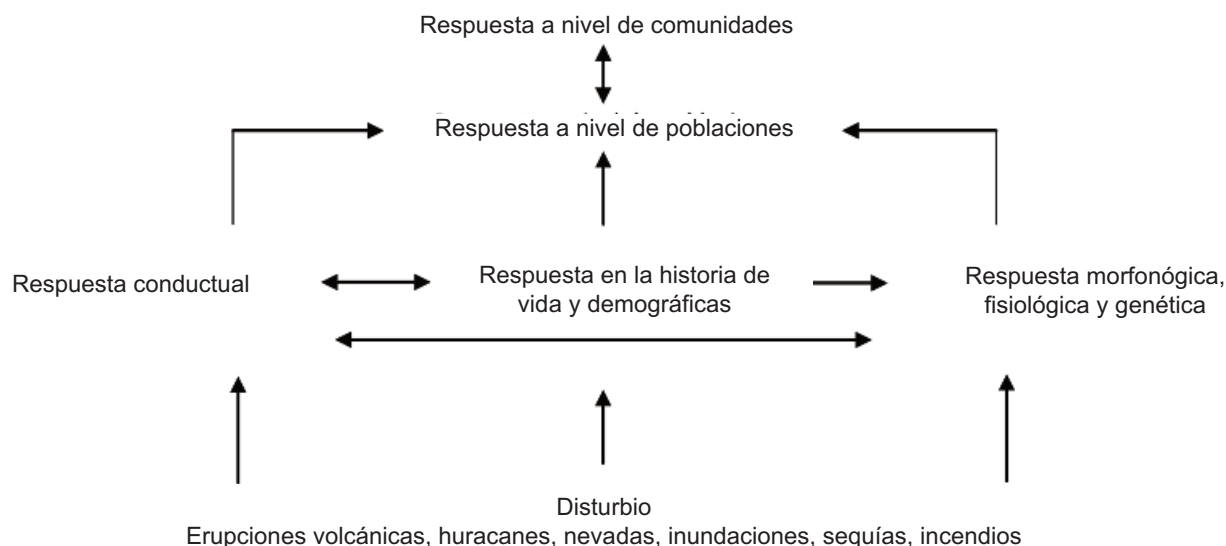


Figura 4. Respuesta de las aves a los disturbios por fenómenos naturales estocásticos. Modificado de Sergio et al. (2018).

Figure 4. Response of birds to disturbance by stochastic natural phenomena. Based on Sergio et al. (2018).

principal que estructura a las comunidades. Menciona que las diferentes combinaciones de especies podrían tener estabilidad bajo ciertas condiciones de hábitat o como parte de una comunidad, pero esa estabilidad se puede perder al cambiar las condiciones del hábitat o la estructura de la comunidad. Otras propuestas se basan en los filtros ambientales, de los cuales existen dos analogías, la determinista y la estocástica (Shiple 2010; Fig. 5). En la variante determinista se permite el flujo de especies aún cuando no están adaptadas al filtro, por lo que diferentes procesos de ensamblaje desembocan en una comunidad bastante similar; en la estocástica, por otro lado, sólo las especies adaptadas pasan el filtro ambiental y la comunidad resultante varían drásticamente (Shiple 2010).

Crisafulli et al. (2015) proponen que un filtro ambiental para las comunidades afectadas por un evento estocástico consta de tres condicionantes: 1) la dispersión, donde la capacidad de dispersión de las especies es la clave para acceder a la localidad; 2) el ambiente, los individuos tienen que ser tolerantes a las condiciones del hábitat y; 3) las interacciones bióticas, una vez establecidos las especies tienen que interactuar intra- e interespecíficamente (Crisafulli et al. 2015). Las especies con los atributos funcionales capaces de superar los filtros se establecen en la comunidad mientras que las especies no adaptadas son excluidas del sitio (Shiple 2010). En el proceso de sucesión ecológica las condiciones bióticas y abióticas cambian constantemente a través del tiempo debido al efecto de prioridad y a los cambios ambientales, lo que conduce a un cambio en los filtros relacionados con las interacciones bióticas y el ambiente (Edwards 2005; Shiple 2010; Crisafulli et al. 2015; Fukami 2015).

La dinámica poblacional es explicada parcialmente por las reglas de la constancia de la biomasa y del ensamblaje núcleo-satélite. Tras un disturbio, una cantidad determinada de biomasa y nutrientes es redistribuida e incorporada gradualmente entre las especies durante el transcurso de la sucesión ecológica. Wilson (1999), con su regla de la biomasa constante, propone que existe una cantidad determinada de biomasa y nutrientes, por lo que los cambios poblacionales pueden estar correlacionados entre pares de especies, manteniendo un balance (Wilson 1999). A su vez, las respuestas individuales de las especies ante los disturbios terminan repercutiendo en las interacciones bióticas y el flujo de nutrientes (Sergio et al. 2018). Las especies adaptadas a los disturbios son tolerantes al estrés o prefieren sitios con alta perturbación (Shiple 2010), sobreviviendo al filtro ambiental estocástico. La regla estocástica del ensamblaje núcleo-satélite (Hanski 1982) menciona que

en las comunidades existen dos tipos de especies: 1) las especies núcleo, que son habituales en la regional y localmente abundantes (especies tolerantes al estrés) y; 2) las especies satélite, regional y localmente raras y menos espaciadas en el espacio del nicho (especies competidoras-especialistas). Las especies núcleo y satélite cambian durante el proceso de sucesión ecológica (Hanski 1982).

Sucesión ecológica primaria

No existe un modelo generalizado para la sucesión ecológica primaria por disturbio volcánico como lava o flujos piroclásticos, pero diversos autores reconocen varias fases en la secuencia de reemplazo en las especies vegetales dominantes siguiendo el patrón de sucesión: 1) cianobacterias, 2) líquenes y musgos, 3) helechos, 4) herbáceas anuales, 5) herbáceas perennes, 6) arbustos, 7) árboles sucesionales tempranos y, 8) árboles sucesionales tardíos (Cano-Santana y Meave 1996; del Moral y Grishin 1999; Dale et al. 2005; Crisafulli et al. 2015). En un inicio, cuando la superficie está cubierta por roca proveniente de la lava o el flujo piroclástico, los primeros organismos en colonizar el terreno en busca de refugio son artrópodos como arañas, hormigas o saltamontes (Edwards 2005). En esta primera fase, ciertos artrópodos, como las arañas, se hacen imprescindibles para el proceso de sucesión (e.g., la telaraña ayuda a retener el suelo, esporas o semillas, propiciando el establecimiento de líquenes, musgos, helechos y herbáceas; Crawford et al. 1995; Edwards 2005). Con la llegada de los artrópodos algunas aves generalistas e insectívoras pueden alimentarse (e.g., familias Corvidae, Strigidae y Troglodytidae; Crisafulli et al. 2015). Cuando las herbáceas se establecen en la comunidad aparecen en dimensiones pequeñas otros recursos alimenticios, de tal modo que algunas especies nectarívoras (e.g., Trochilidae), granívoras (e.g., Cardinalidae, Passerellidae) y frugívoras (e.g., Fringillidae) explotan los nuevos recursos disponibles (del Moral y Grishin 1999). Las condiciones del entorno con un suelo aún rocoso y una estructura de la vegetación poco compleja, limitan la presencia de especies de gran tamaño corporal (Fig. 6).

La sucesión, sin embargo, puede tomar distintas direcciones dependiendo de las condiciones ambientales y el pool de especies (Dale et al. 2005; Crisafulli et al. 2015; Fukami 2015). Algunos sitios permanecerán con herbáceas y otros con arbustos o árboles, según sea el tipo de vegetación predominante en la región (Crisafulli et al. 2015). En las fases avanzadas de sucesión ecológica se integran especies con requerimientos más especialistas en su dieta, refugio o sitio de anidación, en un proceso gradual que lleva décadas. Un ejemplo se puede encontrar en el Monte Santa He-

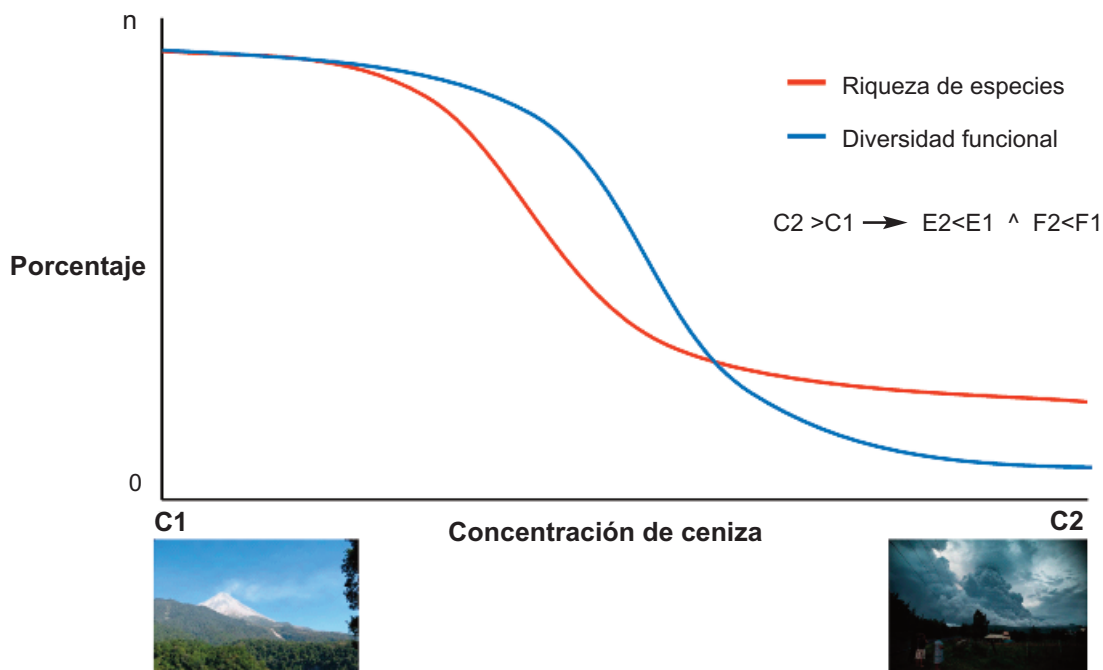


Figura 5. Riqueza taxonómica y funcional de acuerdo con la concentración de ceniza. Cuando la concentración de ceniza aumenta ($C2 > C1$) el ensamblaje de aves pasa por un filtro ecológico reflejado en una disminución en la riqueza de especies ($E2 < E1$) y en la diversidad funcional ($F2 < F1$).

Figure 5. Taxonomic and functional richness according to the ash concentration. If the ash concentration increases ($C2 > C1$), the ecological filter is present reflecting a decline in species richness ($E2 < E1$) and functional diversity ($F2 < F1$).



Figura 6. Crecimiento de plantas herbáceas, la vegetación poco compleja ofrece recursos para aves de dimensiones pequeñas. Fotografía del Volcán de Colima, cortesía de Christian Villicaña.

Figure 6. Growing of herbaceous plants, the vegetation structure with low-complexity offers resources for small birds. Volcán de Colima, courtesy of Christian Villicaña.

lena, en Estados Unidos. Después de la erupción de 1980 en los sitios con mayor perturbación prácticamente desaparecieron las aves. En el primer lustro posterior a la erupción la riqueza de aves rondaba en aproximadamente 5 especies. Antes de completar la primera década el ensamblaje de aves no sobrepasaba las 10 especies. Se produjo un incremento pronunciado de especies entre los 15 y 25 años después de la erupción (Crisafulli et al. 2015).

Sucesión ecológica secundaria consecuente de la deposición de ceniza

La perturbación por ceniza volcánica se inicia en el suelo, donde se acumulan diversos impactos físicos y químicos como la erosión, deposición de ceniza, abrasión, toxicidad química, cambios en el pH, incineraciones o inundaciones (Crisafulli et al. 2015; Payne y Egan 2019). En primera instancia, los organismos afectados son aquellos que se desarrollan bajo tierra como micorrizas, bacterias y animales fosoriales, además de aquellos que interactúan directamente sobre la superficie del suelo como plantas, animales con desplazamiento reptante o que forrajeen directamente sobre el suelo (Abe y Hasegawa 2008; Crisafulli et al. 2015; Iburgüengoytia et al. 2016). La deposición de ceniza limita el acceso a las semillas y a los invertebrados afectando de manera directa a las aves granívoras (e.g., Cardinalidae y Passerellidae: Edwards 2005; Abe y Hasegawa 2008), insectívoras o que se alimentan de lombrices (e.g., Turdidae: Grimm et al. 1985; Chaneton et al. 2014), además de aves carnívoras que se alimentan de serpientes, lagartijas y roedores (e.g., Strigidae, Accipitridae, Falconidae y Laniidae: Grimm et al. 1985). Es posible que la ceniza no solo limite el acceso al recurso que se encuentra en el suelo, sino que los impactos físicos y químicos aniquilen a los organismos de hábitos fosoriales después de varios días de exposición a la ceniza volcánica (Edwards 2005; Crisafulli et al. 2015).

En ocasiones los cambios físico-químicos del suelo exceden los umbrales fisiológicos de las plantas con consecuencias fatales (Crisafulli et al. 2015). Por ejemplo, la deposición de tephra y ceniza sobre el suelo puede ocasionar la pérdida de hierbas y arbustos cuando los depósitos son menores de 200 mm de espesor, pero al exceder los 700 mm de espesor los árboles también fallecen (Crisafulli et al. 2015). Cuando se pierden las hierbas y arbustos, las aves granívoras (e.g., Columbidae, Cardinalidae y Passerellidae), nectarívoras (e.g., Trochilidae) y frugívoras (e.g., Trogonidae, Thraupidae y Fringillidae) son las más afectadas (Dalsgaard et al. 2007; Abe y Hasegawa 2008). Cuando las concentraciones de ceniza también matan a los árboles pueden quedar extensiones cubiertas por árboles muertos en pie (Crisafulli et al. 2015), inicialmente aprovechados por diversos artrópodos (Edwards 2005). Se ha observado que después de las erupciones los artrópodos son el primer grupo de animales que regresa al sitio en busca de refugio (Edwards 2005). La disponibilidad de árboles muertos en pie y de artrópodos puede atraer a aves insectívoras (e.g., Picidae y Troglodytidae) y particularmente a especies que aniden en cavidades (e.g., Picidae: Stokland et al. 2012).

Pero no siempre las hierbas y arbustos mueren, a veces solo se reduce la producción de flores y disminuye la disponibilidad de néctar (Abe y Hasegawa 2008). En un hábitat perturbado por la ceniza y con una evidente disminución de néctar, las aves nectarívoras emigran, la polinización disminuye y el crecimiento de frutos se reduce (Abe y Hasegawa 2008; Sekercioglu 2011). Además, la polinización por parte de las aves también puede verse reducida debido a cambios en la reflectancia de los pétalos florales por la deposición de ceniza. Experimentos con abejas europeas (*Apis mellifera*) han demostrado que estos insectos identifican las flores cubiertas de ceniza pasadas unas horas tras la perturbación (Martínez et al. 2013), lo que podría aplicarse también a las aves nectarívoras (Dale et al. 2005). Sin embargo, el consumo de ceniza podría provocar efectos negativos en las aves (Martínez et al. 2013). Aún con todo, estudios en condiciones naturales han mostrado que la ceniza propicia la desaparición de las herbáceas y las flores (Abe y Hasegawa 2008; Payne y Egan 2019).

Tras las erupciones del volcán Santa Helena en 1980 y, del volcán Puyehue-Caulle en 2011, se registró una disminución poblacional de los artrópodos, por lo que se determinó que la ceniza volcánica también tiene un efecto insecticida (Edwards y Schwartz 1981; Marske et al. 2007; Chaneton et al. 2014; Fernández-Arhex et al. 2015). Los análisis demostraron que estas cenizas fueron muy abrasivas y estaban compuestas mayormente por SiO₂ y Al₂O₃, sustancias con propiedades insecticidas (Fernández-Arhex et al. 2015). Por esta razón, funcionó como insecticida de amplio espectro en los artrópodos con exposición sostenida, reduciendo temporalmente sus poblaciones (Fernández-Arhex et al. 2015). Este fenómeno no solo repercute en el ensamblaje de artrópodos, sino que impacta en las interacciones bióticas de la comunidad, en los hábitos alimenticios de animales insectívoros y en el flujo de energía entre flora y fauna porque disminuye la herbivoría por insectos (Grimm et al. 1985; Chaneton et al. 2014). Marske et al. (2007) observaron que los efectos insecticidas se manifestaron principalmente en los insectos del dosel arbóreo, afectando negativamente a las aves insectívoras que forrajean durante el vuelo o en el dosel (e.g., Tyrannidae, Parulidae, Vireonidae). Por otra parte, las especies insectívoras que forrajean sobre los troncos de los árboles (e.g., Picidae, Dendrocolaptidae, Troglodytidae y Parulidae) no presentan las mismas dificultades para encontrar su alimento (Sánchez-Ramos, comunicación personal). La posición vertical de los troncos impide que la ceniza se acumule en las mismas concentraciones que en el suelo o en las hojas, por consiguiente, los insectos que habitan en la corteza de los árboles no son afectados en la misma magnitud que aquellos que habitan en la copa del árbol o en el suelo (Sánchez-Ramos, comunicación personal).

Algunas especies son capaces de ajustar sus hábitos alimenticios ante la escasez del componente principal de su dieta. Grimm et al. (1985) analizaron la dieta de una población de tecolote llanero (*Athene cunicularia*) en las inmediaciones del Monte Santa Helena entre 1980 y 1981. En 1980, su dieta se componía de un 96% de insectos y un 4% de mamíferos. Con la disminución de la densidad de insectos después de la erupción (Edwards y Schwartz 1981) los insectos pasaron a representar solo el 68% de sus presas, mientras que los mamíferos aumentaron al 32% (Grimm et al. 1985). No solo cambió la disponibilidad entre insectos y mamíferos, también dentro de cada grupo taxonómico cambiaron las especies más depredadas, reflejando los cambios en la composición de especies y su abundancia relativa (Grimm et al. 1985).

Por otro lado, la descomposición de los animales muertos debido a la intoxicación por ceniza y gases volcánicos atrae a los animales carroñeros como algunos insectos y aves (e.g., Cathartidae: Alarcón et al. 2016). La llegada de insectos carroñeros a los cadáveres se produce cuando los niveles de ceniza disminuyen, y sus larvas sirven como alimento para algunas aves insectívoras (e.g., Troglodytidae: Vázquez-Reyes et al. 2019). Por su parte, las aves carroñeras tienen un papel bastante importante en el control y reducción de cadáveres, evitando que puedan servir como un caldo de cultivo y vector de enfermedades (Buechley y Sekercioglu 2016). Algunas especies como el cóndor andino (*Vultur gryphus*) han adquirido rasgos fisiológicos, conductuales o ecológicos que les confieren resistencia ante los eventos eruptivos (Emslie 1988; Kitzberger 2013; Alarcón et al. 2016).

La evidencia muestra que las especies con dieta nectarívora, frugívora o granívora son las más afectadas por la ceniza a causa de la pérdida de las herbáceas y arbustos (Dalsgaard et al. 2007; Abe y Hasegawa 2008; Crisafulli et al. 2015). Las insectívoras responden acorde a su estrategia de forrajeo y las carnívoras dependen de la respuesta de sus presas (Grimm et al. 1985). Por otra parte, las carroñeras son facilitadas por el incremento en la disponibilidad de alimento. Las especies con dieta generalista son poco mencionadas en los estudios, aunque por la plasticidad de su dieta se esperaría que sean tolerantes a la perturbación. Con los datos disponibles se comienza a evidenciar el conservadurismo de nicho en las familias de aves y, al igual que la vegetación, muestran un patrón de sucesión relacionado con sus atributos funcionales. La

sucesión ecológica se inicia cuando la concentración de ceniza disminuye y se reincorporan plantas y otros animales. Posteriormente, comienzan a colonizar aves con tolerancia al estrés y, por último, en los estadios más avanzados, aves de gran tamaño y con alimentación restringida.

Cuando el disturbio es por onda de choque, se pierden las copas de los árboles y algunos son derrumbados (Payne y Egan 2019). En este caso, la perturbación se asimila a los huracanes o nevadas porque pierden estratos de forrajeo, se homogeneiza el hábitat funcionalmente y las especies se congregan en un espacio reducido (Waide 1991; Zhang et al. 2016). Las relaciones interespecíficas son afectadas y ocurren cambios en la abundancia relativa; se sugiere que la preferencia de hábitat, la dieta principal y el comportamiento de congregación son determinantes en estos casos (Zhang et al. 2016). Las aves que permanecen después del disturbio muestran plasticidad en sus estrategias de forrajeo puesto que el cambio en la estructura vegetal disminuye los estratos. Además, aumenta la participación de especies en las bandadas mixtas, los posibles beneficios son mayor vigilancia contra los depredadores y aumento en la eficacia de alimentación (Zhang et al. 2016).

En ocasiones la perturbación por lava o flujo piroclástico no incinera por completo la biota, sino que inicia incendios severos, asemejándose a incendios causados por otro tipo de disturbio. Las características de los incendios se mantienen: presencia de fuego, altas temperaturas y en ocasiones acompañados por vientos. Se han registrado procesos de sucesión secundaria que pueden adaptarse a los incendios por disturbio volcánico. En los sitios quemados severamente, durante el primer año hay un aumento abrupto en la abundancia poblacional. La presencia de árboles quemados facilita la presencia de escarabajos descortezadores y de pájaros carpinteros (Greenberg et al. 2013; Hutto y Patterson 2016). También comienzan a crecer pastos que proveen alimento a los granívoros y aumenta la presencia de insectos voladores que atraen a aves insectívoras (Woinarski y Recher 1997; Hutto y Patterson 2016). Poco después ocurre un aumento poblacional de especies insectívoras capaces de forrajear y nidificar en árboles muertos (Greenberg et al. 2013; Hutto y Patterson 2016). Después del primer año, la disponibilidad de alimento decrece y las especies son sustituidas por otras con preferencia al espacio abierto, como insectívoros que cazan al vuelo (Brawn et al. 2001; Hutto y Patterson 2016). Cuando los pastos son sustituidos por los matorrales, aparecen las especies que prefieren los hábitats cerrados. Después de 5 o 6 años, el rápido crecimiento de la vegetación promueve la llegada de especies que forrajea sobre las ramas y troncos. Después de 10 años, la abundancia de las especies asociadas con los árboles muertos disminuye y se integran al ensamblaje especies de mayor tamaño corporal (Hutto y Patterson 2016).

Consideraciones para futuras investigaciones

A pesar de las limitaciones en su estudio, se reconoce la importancia de las erupciones volcánicas en el funcionamiento, desarrollo y evolución de la vida (Stetter 2005; Dingwell et al. 2012; Crisafulli et al. 2015). Dentro de los fenómenos naturales estocásticos, la actividad volcánica es la que genera la perturbación más intensa y está presente en todo el planeta (Rykiel 1985; Brawn et al. 2001; Battisti et al. 2016; Sergio et al. 2018; Payne y Egan 2019). Sin embargo, la imposibilidad de predecir una erupción volcánica hace que resulte muy complicado programar censos específicos previos a una erupción, por lo que el mantenimiento de proyectos de monitorización de las aves a largo plazo (e.g., SACRE de SEO-Birdlife; <https://www.seguimientodeaves.org/sacre/>), resultaría de vital importancia en aquellas zonas con elevada actividad sísmica. De acuerdo con sus características (Tabla 2), los volcanes estrombolianos son buena opción para desarrollar estudios a largo plazo, ya que su relativa periodicidad permite realizar muestreos antes y después de un evento estocástico. Por ejemplo, el Volcán de Colima en México es un estratovolcán que presenta una erupción de tipo pliniano aproximadamente cada 100 años, siendo la última en 2015 (erupciones previas en 1818 y 1913: Capra et al. 2016;

Reyes-Dávalos et al. 2016). Al conocer este ciclo, se planteó un monitoreo de aves previo a la erupción, de esta manera, es posible disponer con datos pre y post erupción (Sánchez-Ramos et al. 2022).

Como se ha mostrado en esta revisión, una erupción volcánica ocasiona sucesión ecológica primaria y secundaria, apreciables a diferentes distancias al cráter. Para estudios futuros, aconsejamos comparar la perturbación entre distintas áreas y bajo distintos tipos de disturbio volcánico, en la medida de lo posible, para así poder comparar los cambios que ocurren en la diversidad taxonómica y funcional y, registrar la recuperación y pérdida de las interacciones interespecíficas. Conocer estos procesos servirá para obtener una mejor comprensión sobre los umbrales fisiológicos de las especies, cambios conductuales y el proceso de estructuración de las comunidades biológicas en ecosistemas con perturbación recurrente por disturbio volcánico (e.g., islas volcánicas o montañas continentales).

Agradecimientos

La financiación de esta investigación fue proporcionada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-Beca 691886) mediante el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por el Patronato del Nevado de Colima y Cuencas Adyacentes A.C. y, por la Dirección General de Asuntos de Personal Académico, UNAM (PAPIIT, proyecto IN214621). Agradecemos a Sonia Navarro-Pérez, José Villa-Castillo, Alejandro Gordillo-Martínez, Lucía Capra-Pedol, Emmanuel Guevara-Lazcano, Andrés Lira-Noriega, Irma Trejo-Vázquez, Luis Daniel Avila Cabadilla, Lorenzo Vázquez-Selem y dos revisores anónimos por sus valiosas contribuciones en el desarrollo de este trabajo. A Christian Villicaña por proporcionarnos las fotografías del Volcán de Colima.

Contribución de los autores

Luis Enrique Sánchez-Ramos: Conceptualización, Investigación, Redacción – Revisión y edición. Adolfo G. Navarro-Sigüenza: Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Conceptualización, Redacción – Revisión y edición.

Referencias

- Abe, H., Hasegawa, M. 2008. Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecological Research* 23:141-150.
- Abe, H., Ueno, S., Tsumura, Y., Hasegawa, M. 2011. Expanded Home Range of Pollinator Birds Facilities Greater Pollen Flow of *Camellia japonica* in a Forest Heavily Damaged by Volcanic Activity. En: Isagi, Y., Suyama, Y. (eds.), *Single-Pollen Genotyping*, pp. 47-62. Springer, Tokio, Japón.
- Alarcón, P.A.E., Lambertucci, S.A., DONázar, J.A., Hiraldo, F., Sánchez-Zapata, J.A., Blanco, G., Morales, J.M. 2016. Movement decisions in natural catastrophes: how a flying scavenger deals with a volcanic eruption. *Behavioral Ecology* 27(1):75-82.
- Alonso, D., Etienne, R.S., McKane, A.J. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 21:451-457.
- Andersen, D.C., MacMahon, J.A. 1986. An assessment of ground-nest depredation in a catastrophically disturbed region, Mount St. Helens, Washington. *Auk* 103:622-626.
- Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9:593-602.
- Battisti, C., Poeta, G., Fanelli, G. 2016. The Concept of Disturbance. En: Battisti, C., Poeta, G., Fanelli, G. (eds.), *An Introduction to Disturbance Ecology*, pp. 7-12. Springer International Publishing, Suiza.
- Bond, A.L., Evans, W.C., Jones, I.L. 2012. Avian mortality associated with a volcanic gas seep at Kiska Island, Aleutian Islands, Alaska. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:146-151.
- Brawn, J.D., Robinson, S.K., Thompson III, F.R. 2001. The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:251-276.

- Buechley, E.R., Sekercioglu, C.H. 2016. The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation* 198:220-228.
- Byrd, G.V., Divoky, G., Bailey, E. 1980. Changes in Marine Bird and Mammal Populations on an Active Volcano in Alaska. *Society for Northwestern Vertebrate Biology* 61:50-62.
- Cano-Santana, Z., Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-69.
- Capra, L., Macías, J.L., Cortés, A., Dávila, N., Saucedo, R., Osorio-Ocampo, S., Arce, J.L., et al. 2016. Preliminary report on the July 10-11, 2015 eruption at Volcán de Colima: Pyroclastic density currents with exceptional runouts and volume. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 310: 39-49.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693-715.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: When should history matter? *Oecologia* 136:489-498.
- Chaneton, E.J., Mazía, N., Garibaldi, L.A., Chaij, J., Kitzberger, T. 2014. Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología Austral* 24:51-63.
- Cody, M.L. 1999. Assembly rules at different scales in plant and bird communities. En: Weiherm E., Keddy, P. (eds.), *Ecological Assembly Rules*, pp. 165-205. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Córdova-Tapia, F., Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3), 78-87. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>
- Crawford, R.L., Sugg, P.M., Edwards, J.S. 1995. Spider Arrival and Primary Establishment on Terrain Depopulated by Volcanic Eruption at Mount St. Helens, Washington. *The American Midland Naturalist* 133:60-75.
- Crisafulli, C.M., Swanson, F.J., Halvorson, J.J., Clarkson, B.D. 2015. Volcano Ecology: Disturbance Characteristics and Assembly of Biological Communities. En: Sigurdsson, H. (ed.), *The Encyclopedia of Volcanoes*, pp. 1265-1284. Elsevier Academic Press, Estados Unidos.
- Dale, V.H., Delgado-Acevedo, J., MacMahon, J. 2005. Effects of modern volcanic eruptions on vegetation. En: Marti, J., Ernst, G.G.J. (eds.), *Volcanoes and the Environment*, pp. 227-249. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Dalsgaard, B., Hilton, G.M., Gray, G.A.L., Aymer, L., Boatwain, J., Daley, J.F., Martin, J., et al. 2007. Impacts of a volcanic eruption on the forest bird community of Montserrat, Lesser Antilles. *Ibis* 149:298-312.
- Del Moral, R., Bliss, L.C. 1993. Mechanisms of Primary Succession: Insights Resulting from the Eruption of Mount St Helens. *Advances in Ecological Research* 24:1-66.
- Del Moral, R., Grishin, S. 1999. Volcanic disturbances and ecosystem recovery. *Ecosystems of Disturbed Ground* 2:137-155.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of Species Communities. En: Diamond, J.M., Cody, M.L. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 342-444. Harvard University Press, Boston, Estados Unidos.
- Dingwell, D.B., Lavallée, Y., Kueppers, U. 2012. Volcanic ash: A primary agent in the Earth system. *Physics and Chemistry of the Earth Parts A/B/C* 45-46:2-4.
- Edwards, J.S. 2005. Animals and volcanoes: survival and revival. En: Marti, J., Ernst, G.G.J. (eds.), *Volcanoes and the Environment*, pp. 250-272. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Edwards, J.S., Schwartz, L.M. 1981. Mount St. Helens ash: a natural insecticide. *Canadian Journal of Zoology* 59:714-715.
- Elizalde, L. 2014. Volcanism and arthropods: a review. *Ecología Austral* 24:3-16.
- Emslie, S.D. 1988. The fossil history and phylogenetic relationships of condors (Ciconiiformes: Vulturidae) in the New World. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:212-228.
- Fernández-Arhex, V., Amadio, M.E., Enriquez, A.S., Pietrantuono, A.L., Becker, G., Bruzzone, O.A. 2015. Effect of volcanic ash over Orthoptera survival in Patagonia. *Ecología Austral* 25:80-85.
- Freeman, J., Kobziar, L., White Rose, E., Cropper, W. 2017. A critique of the historical-fire-regime concept in conservation. *Conservation Biology* 31:976-985.
- Fukami, T. 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:1-23.
- Greenberg, C.H., Waldrop, T.A., Tomcho, J., Phillips, R.J., Simon, D. 2013. Bird response to fire severity and repeated burning in upland hardwood. *Forest Ecology and Management* 304:80-88.
- Grimm, D.M., Ratti, J.T., Friesz, R. 1985. Effects of Volcanic Ash on Food Habits of Burrowing Owls at Moses Lake, Washington. *Northwest Science* 59(1):40-44.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of Regional Distribution: the Core and Satellite Species Hypothesis. *Oikos* 38:210-221.
- Hayward, J.L., Miller, D.E., Hill, C.R. 1982. Mount St. Helens ash: Its impact on breeding Ring-billed and California Gulls. *Auk* 99:623-631.
- Hutto, R.L., Paterson, D.A. 2016. Positive effects of fire on birds may appear only under narrow combinations of fire severity and time-since-fire. *International Journal of Wildland Fire* 25:1074-1085.
- Ibargüengoytia, N.R., Cabezas-Cartes, F., Boretto, J.M., Piantoni, C., Kurbish, E.L., Fernández, M.S., Lara-Resendiz, R.A., et al. 2016. Volcanic ash from Puyehue-Cordon Caulle eruptions affects running performance and body condition of Phymaturus lizards in Patagonia, Argentina. *Biological Journal of the Linnean Society* 118:842-851.
- Kitzberger, T. 2013. Impact of extreme and infrequent events on terrestrial ecosystems and biodiversity. En: Levin, S.A. (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, pp. 209-223. Academic Press, Amsterdam, Países Bajos.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29:592-599.
- Lain, E.J., Zenzal, T.J., Moore, F.R., Barrow, W.C., Diehl, R.H. 2017. Songbirds are resilient to hurricane disturbed habitats during spring migration. *Journal of Avian Biology* 48:815-826.
- Macías-Vázquez, J.L., Capra-Pedol, L. 2005. *Los volcanes, sus amenazas*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, México.
- Manuwal, D., Huff, M.H., Bauer, M.R., Chappell, C.B., Hegstad, K. 1987. Summer birds of the upper subalpine zone of Mount Adams, Mount Rainier and Mount St Helens, Washington. *Northwest Science* 61:82-91.
- Marske, K.A., Ivie, M.A., Hilton, G.M. 2007. Effects of Volcanic Ash on the Forest Canopy Insects of Montserrat, West Indies. *Environmental Entomology* 36:817-825.
- Martínez, A.S., Masciocchi, M., Villacide, J.M., Huerta, G., Daneri, L., Bruchhausen, A., Rozas, G., et al. 2013. Ashes in the air: the effects of volcanic ash emissions on plant-pollinator relationships and possible consequences for apiculture. *Apidologie* 44:268-277.
- Montaño-Centellas, F.A., McCain, C., Loiselle, B.A. 2020. Using functional and phylogenetic diversity to infer avian community assembly along elevational gradients. *Global Ecology and Biogeography* 29:232-245.
- Payne, R.J., Egan, J. 2019. Using palaeoecological techniques to understand the impacts of past volcanic eruptions. *Quaternary International* 499:278-289.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., Collins, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54:129-136.
- Reyes-Dávila, G.A., Arámbula-Mendoza, R., Espinasa-Pereña, R., Panthurst, M.J., Navarro-Ochoa, C., Savov, I., Vargas-Bracamontes, D.M., et al. 2016. Volcán de Colima dome collapse of July, 2015 and associated pyroclastic density currents. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 320: 100-106.
- Rykiel, J.E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10:361-365.
- Salgado-Negret, B., Paz, H. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios, ecosistémicos. En: Salgado-Negret (ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo, conservación de la biodiversidad: protocolos, aplicaciones*, pp. 12-35. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Sánchez-Ramos, L.E., Navarro-Pérez, S., Trejo-Vázquez, R.I., Lira-Noriega, A., Guevara-Lazcano, E., Navarro-Sigüenza, A.G. 2022. Diversidad, ecología y vulcanismo: los ensamblajes de aves del Complejo Volcánico de Colima. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 93 (2022): e933973
- Scheiner, S.M., Willig, M.R. 2011. A general theory of ecology. *Theoretical Ecology* 1:21-28.

- Sekercioglu, C.H. 2011. Functional Extinctions of Bird. *Science* 331:1019-1020.
- Sergio, F., Blas, J., Hiraldo, F. 2018. Animal responses to natural disturbance and climate extremes: a review. *Global and Planetary Change* 161:28-40.
- Shipley, B. 2010. *From plant traits to vegetation structure. Chance and Selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Smith, D.B., Zielinski, R.A., Taylor, H.E., Sawyer, M.B. 1983. Leaching characteristics of ash from the May 18 1980, eruption of Mount St. Helens volcano, Washington. *Bulletin of Volcanology* 46:103-124.
- Stetter, K.O. 2005. Volcanoes, hydrothermal venting, and the origin of life. En: Marti, J., Ernst, G.G.J. (eds.), *Volcanoes and the Environment*, pp. 175-206. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Vázquez-Reyes, L.D., Cayetano-Rosas, H., Caballero-Jiménez, R., Saldaña-Cervantes, R. 2019. Opportunistic Feeding on Fly Maggots By Spotted Wren (*Campylorhynchus gularis*). *The Southwestern Naturalist* 64:143-145.
- Waide, R.B. 1991. Summary of the Response of Animal Populations to Hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23:508-512.
- Wilson, J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. En: Weiher, E., Keddy, P. (eds.), *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances retreats*, pp.130-164. Cambridge University Press, Cambridge. Reino Unido.
- Woinarski, J.C.Z., Recher, H.F. 1997. Impact and response: a review of the effects of fire on the Australian avifauna. *Pacific Conservation Biology* 3:183-205.
- Zhang, Q., Hong, Y., Zou, F., Zhang, M., Lee, T.M., Song, X., Rao, J. 2016. Avian responses to an extreme ice storm are determined by a combination of functional traits, behavioural adaptations and habitat modifications. *Scientific Reports* 6:22344.

Apéndice / Appendix

Tabla A1. Lista de estudios relacionados con aves y disturbio por actividad volcánica.

Table A1. List of researches related to birds and volcanic disturbance.

Autores / año	Tema	Especie(s) analizada(s)	Localidad	Tipo de disturbio volcánico
Johnson y Brush 1972	Adaptación al hábitat	<i>Chlorospingus pileatus</i>	Cordillera de Talamanca, Costa Rica	Ceniza
Byrd et al. 1980	Dinámica poblacional	<i>Oceanodroma furcata</i> , <i>Oceanodroma leucorhoa</i> , <i>Phalacrocorax pelagicus</i> , <i>Phalacrocorax urile</i> , <i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Larus glaucescens</i> , <i>Rissa tridactyla</i> , <i>Rissa brevirostris</i> , <i>Uria aalge</i> , <i>Uria lomvia</i> , <i>Cepphus columba</i> , <i>Aethia psittacula</i> , <i>Fratercula corniculata</i> , <i>Fratercula cirrhata</i> , <i>Troglodytes troglodytes</i> y <i>Melospiza melodia</i>	Isla de Fuego, Alaska	No especificado
Butcher 1981	Dinámica poblacional	<i>Icterus</i>	Monte Santa Helena, EEUU	Ceniza
Hayward et al. 1982	Dinámica poblacional	<i>Larus delawarensis</i> y <i>Larus californicus</i>	Monte Santa Helena, EEUU	Ceniza
Grimm et al. 1985	Plasticidad en la dieta	<i>Athene cunicularia</i>	Monte Santa Helena, EEUU	Ceniza
Andersen y MacMahon 1986	Depredación de nidos	<i>Junco hyemalis</i> y <i>Sialia currucoides</i>	Monte Santa Helena, EEUU	No especificado
Manuwal et al. 1987	Ensamblaje de aves	Ensamblaje de 55 especies	Monte Santa Helena, EEUU	No especificado
Arendt et al. 1999	Estatus de conservación	<i>Icterus oberi</i>	Isla Montserrat	Ceniza
Schipper et al. 2001	Sucesión ecológica	Ensamblaje de 45 especies	Long, Papúa Nueva Guinea	Flujo piroclástico
Pitman y Ballance 2002	Dinámica poblacional	<i>Phoebastria immutabilis</i> , <i>Phoebastria nigripes</i> , <i>Puffinus pacificus</i> , <i>Puffinus aricularis</i> , <i>Phaethon aethereus</i> , <i>Phaethon rubricauda</i> , <i>Sula dactylatra</i> , <i>Sula granti</i> , <i>Sula sula</i> , <i>Fregata minor</i> , <i>Fregata magnificens</i>	Isla San Benedicto, México	No especificado
Hilton et al. 2003	Dinámica poblacional	<i>Icterus oberi</i>	Isla Montserrat	Ceniza
Dalsgaard et al. 2007	Ensamblaje de aves	<i>Columba squamosa</i> , <i>Geotrygon mystacea</i> , <i>Coccyzus minor</i> , <i>Eulampis jugularis</i> , <i>Orthorynchus cristatus</i> , <i>Elaenia martinica</i> , <i>Cichlherminia lherminieri</i> , <i>Margarops fuscus</i> , <i>Margarops fuscatus</i> , <i>Cincloerchia ruficauda</i> , <i>Coeroba flava</i> y <i>Icterus oberi</i>	Isla Montserrat	Ceniza
Abe y Hasegawa 2008	Polinización	<i>Zosterops japonicus</i>	Islas Izu, Japón	Ceniza
Fairchild 2009	Sucesión ecológica	Ensamblaje de aves	Volcán Arenal, Costa Rica	No especificado
Kurosawa 2009	Sucesión ecológica	Ensamblaje de aves de 21 especies	Ishikari, Japón	No especificado
Drew et al. 2010	Dinámica poblacional	<i>Aethia cristatella</i> y <i>Aethia pusilla</i>	Kasatochi, Alaska	Flujo piroclástico
William et al. 2020	Dinámica poblacional	<i>Oceanodroma furcata</i> , <i>Oceanodroma leucorhoa</i> , <i>Phalacrocorax urile</i> , <i>Phalacrocorax pelagicus</i> , <i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Larus glaucescens</i> , <i>Rissa tridactyla</i> , <i>Uria spp.</i> , <i>Cepphus columba</i> , <i>Synthliboramphus aleuticus</i> , <i>Aethia psittacula</i> , <i>Aethia pusilla</i> , <i>Aethia pygmaea</i> , <i>Aethia cristatella</i> , <i>Fratercula corniculata</i> y <i>Fratercula cirrhata</i>	Kasatochi, Alaska	Flujo piroclástico
Abe et al. 2011	Polinización	<i>Zosterops japonicus</i>	Islas Izu, Japón	Ceniza
Bond et al. 2012	Respuesta al disturbio	Ensamblaje de aves	Isla Kiska, Alaska	Gases
Larsen 2013	Sucesión ecológica	Ensamblaje de aves	Monte Santa Helena, EEUU	No especificado
Walker et al. 2013	Sucesión ecológica	Ensamblaje de aves de 6 especies terrestres y 14 marinas	Kasatochi, Alaska	Flujo piroclástico
Katrínardóttir 2015	Dinámica poblacional	<i>Numenius phaeopus</i>	Islandia	Ceniza
Brattstrom 2015	Sucesión ecológica	<i>Sula dactylatra</i> , <i>Fregata sp.</i> , <i>Puffinus sp.</i> , <i>Phaethon aethereus</i> , <i>Phaethon rubricauda</i> , <i>Sula leucogastra</i> , <i>Sula nebouxi</i> , <i>Sula granti</i> y <i>Phoebastria immutabilis</i>	Isla San Benedicto, México	Lava, ceniza, tephra y gases
Alarcón et al. 2016	Adaptación al hábitat	<i>Vultur gryphus</i>	Puyehue-Caulle, Chile	Ceniza
May 2016	Sucesión ecológica	Ensamblaje de aves	Monte Santa Helena, EEUU	No especificado
Plaza et al. 2019	Fisiología	<i>Vultur gryphus</i>	Puyuhue-Caulle, Chile	Ceniza
Aerts et al. 2020	Ecología nutricional del suelo	<i>Larus fuscus</i>	Isla Surtsey	Erupción submarina
Sánchez-Ramos et al. 2022	Ensamblaje de aves	Ensamblaje de 397 especies	Volcán de Colima, México	Ceniza

Referencias del Apéndice

- Abe, H., Hasegawa, M. 2008. Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem: the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecological Research* 23:141-150.
- Abe, H., Ueno, S., Tsumura, Y., Hasegawa, M. 2011. Expanded Home Range of Pollinator Birds Facilitates Greater Pollen Flow of *Camellia japonica* in a Forest Heavily Damaged by Volcanic Activity. En: Isagi, Y., Suyama, Y. (eds.), *Single-Pollen Genotyping*, pp. 47-62. Springer, Tokio, Japón.
- Aerts, R., van Logtestijn, R. S. P., Leblans, N. I. W., Sigurdsson B. D. 2020. Effects on sea birds and soil development on plant and soil nutritional parameters after 50 years of succession on Surtsey. *Surtsey Research* 14:85-90.
- Alarcón, P.A.E., Lambertucci, S.A., Donázar, J.A., Hiraldo, F., Sánchez-Zapata, J.A., Blanco, G., Morales, J.M. 2016. Movement decisions in natural catastrophes: how a flying scavenger deals with a volcanic eruption. *Behavioral Ecology* 27(1):75-82.
- Andersen, D.C., MacMahon, J.A. 1986. An assessment of ground-nest depredation in a catastrophically disturbed region, Mount St. Helens, Washington. *Auk* 103:622-626.
- Arendt, W.J., Gibbons, D., Gray, G. 1999. Status of the volcanically threatened Montserrat Oriole *Icterus oberi* and other forest birds in Montserrat, West Indies. *Bird Conservation International* 9:351-372.
- Bond, A. L., Evans, W. C., Jones, I. L. 2012. Avian mortality associated with a volcanic gas seep at Kiska Island, Aleutian Islands, Alaska. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:146-151.
- Brattstrom, B.H. 2015. Bárcena Volcano 1952: a 60-year report on the repopulation of San Benedicto Island, Mexico, with a review of the ecological impacts of disastrous events. *Pacific Conservation Biology* 21:38-59.
- Butcher, G.S. 1981. Northern Orioles disappear with Mt. St. Helens ashfall. *The Murrelet* 62:15-16.
- Byrd, G.V., Divoky, G., Bailey, E. 1980. Changes in Marine Bird and Mammal Populations on an Active Volcano in Alaska. *Society for Northwestern Vertebrate Biology* 61:50-62.
- Dalsgaard, B., Hilton, G.M., Gray, G.A.L., Aymer, L., Boatswain, J., Daley, J.F., Martin, J., et al. 2007. Impacts of a volcanic eruption on the forest bird community of Montserrat, Lesser Antilles. *Ibis* 149:298-312.
- Drew, G.S., Dragoo, G.S., Renner, M., Piatt, J.F. 2010. At-sea Observations of Marine Birds and Their Habitats before and after the 2008 Eruption of Kasatochi Volcano, Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 43:325-334.
- Fairchild, K.C. 2009. Avian community assembly following volcanic disturbance at Volcán Arenal, Costa Rica and Mount St. Helens, USA. Tesis, Universidad Estatal de Oregon, Estados Unidos.
- Grimm, D.M., Ratti, J.T., Friesz, R. 1985. Effects of Volcanic Ash on Food Habits of Burrowing Owls at Moses Lake, Washington. *Northwest Science* 59(1):40-44.
- Hayward, J.L., Miller, D.E., Hill, C.R. 1982. Mount St. Helens ash : Its impact on breeding Ring-billed and California Gulls. *Auk* 99:623-631.
- Hilton, G.M., Atkinson, P.W., Gray, G.A.L., Arendt, W.J., Gibbons, D.W. 2003. Rapid decline of the volcanically threatened Montserrat oriole. *Biological Conservation* 111:79-89.
- Johnson, N.K., Brush, A.H. 1972. Analysis of polymorphism in the sooty-capped bush tanager. *Systematic Biology* 21:245-262.
- Katrínardóttir, B., Alves, J.A., Sigurjónsdóttir, H., Hersteinsson, P., Gunnarsson, T.G. 2015. The effects of habitat type and volcanic eruptions on the breeding demography of icelandic whimbrels *numenius phaeopus*. *PLOS ONE* 10:1-15.
- Kurosawa, R. 2009. Disturbance-induced bird diversity in early successional habitats in the humid temperate region of norther Japan. *Ecological Research* 24:687-696.
- Larsen, E.A. 2013. Avian community responses to ecological disturbance and recovery at Mount St. Helens, WA, USA. Tesis de Doctorado, Universidad de Maryland, Estados Unidos.
- Manuwal, D., Huff, M.H., Bauer, M.R., Chappell, C.B., Hegstad, K. 1987. Summer birds of the upper subalpine zone of Mount Adams, Mount Rainier and Mount St Helens, Washington. *Northwest Science* 61:82-91.
- May, H. 2016. Bird community responses to passive versus active management on Mount St. Helens, Washington. Tesis, The Evergreen State College, Estados Unidos.
- Pitman, R.L., Ballance, L.T. 2002. The Changing Status of Marine Birds Breeding at San Benedicto Island, Mexico. *The Wilson Bulletin* 114(1):11-19.
- Plaza, P.I., Wiemeyer, G., Blanco, G., Alarcón, P., Hornero-Méndez, D., Donázar, J.A., Sánchez-Zapata, J.A., et al. 2019. Natural hazards and wildlife health: The effects of a volcanic eruption on the Andean Condor. *The Condor* 121:1-15.
- Sánchez-Ramos, L.E., Navarro-Pérez, S., Trejo-Vázquez, R.I., Lira-Noriega, A., Guevara-Lazcano, E., Navarro-Sigüenza, A.G. 2022. Diversidad, ecología y vulcanismo: los ensamblajes de aves del Complejo Volcánico de Colima. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 93 (2022): e933973
- Schipper, C., Shanahan, M., Cook, S., Thornton, W.B. 2001. Colonization of an Island Volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an Emergent Island, Motmot, in Its Caldera Lake. III. Colonization by Birds. *Journal of Biogeography* 28(11/12):1339-1352.
- Walker, L.R., Sikes, D.S., Degange, A.R., Jewett, S.C., Michaelson, G., Talbot, S.L., Talbot, S.S., et al. 2013. Biological legacies: Direct early ecosystem recovery and food web reorganization after a volcanic eruption in Alaska. *Ecoscience* 20(3):240-251.
- Williams, J.C., Drummond, B.A., Buxton, R.T. 2010. Initial Effects of the August 2008 Volcanic Eruption on Breeding Birds and Marine Mammals at Kasatochi Island, Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42:306-314.