

00322

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

133

FACULTAD DE CIENCIAS



"MODELOS PREDICTIVOS COMO HERRAMIENTA PARA EL ESTUDIO DE CAMBIOS ESTACIONALES DEL NICHOS DE ALGUNAS AVES MIGRATORIAS NEOTROPICALES"

T E S I S

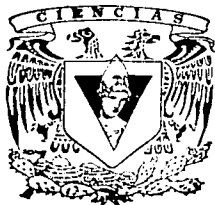
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

YOSHINORI JORGE NAKAZAWA UEJI

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



2003



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

A



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA  
 INSTITUTO VETERINARIO Y ZOOTÉCNICO  
 UNAM

**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
 Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
 Facultad de Ciencias  
 Presente

**TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Modelos predictivos como herramienta para el estudio de cambios estacionales del nicho de algunas aves migratorias neotropicales"

realizado por Yoshinori Jorge Nakazawa Ueji

con número de cuenta 09853553-2 . quien cubrió los créditos de la carrera de:  
 Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
 Propietario

Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza

Propietario

Dr. A. Townsend Peterson

Propietario

Dr. Octavio R. Rojas Soto

Suplente

M. en C. Elsa M. Figueroa Esquivel

Suplente

Biol. Luis Antonio Sánchez González

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



Este trabajo se desarrolló en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM, como parte de las actividades del Taller "Faunística, sistemática y biogeografía de Vertebrados Terrestres e Insectos de México", a cargo de los Dres. Jorge Lorente Bousquets y Adolfo G. Navarro S.

Apoyo financiero para la realización de este trabajo fue obtenido de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (IN 214200), el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (R 27961) y el programa de becas tesis de licenciatura (PROBETEL) de la UNAM.

**A mis padres y hermanos**

7

## AGRADECIMIENTOS

La ayuda, la participación y el apoyo de muchas personas fue requerida para la realización de este trabajo y me gustaría agradecerles a todas ellas:

Primero quiero agradecer al Dr. Adolfo Navarro, quien además de ser un muy buen profesor y director de tesis ha sido también un gran amigo. Gracias por la formación y apoyo que me has brindado y las oportunidades que me has ofrecido desde que ingresé al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias.

También quiero agradecer al Dr. Townsend Peterson quien, de igual manera, formó parte importante en la realización de este trabajo y en mi formación académica.

A mis sinodales: Dr. Octavio Rojas, M. en C. Elsa Figueroa y Biol. Luis Antonio Sánchez, cuyos conocimientos, comentarios e ideas guiaron en gran parte la etapa de análisis de este trabajo.

A Erick y Magali, por su amistad y colaboración en la formulación y en las etapas iniciales de este trabajo.

Al Dr. Víctor Sánchez Cordero, Paty y Miguel, quienes fueron de gran ayuda en el manejo del Sistema de Información Geográfica.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer y al Dr. Miguel Ángel Ortega por los comentarios hechos a este trabajo y el apoyo durante mi estancia en Kansas.

A la Universidad de Kansas por el apoyo concedido para que la estancia en dicha universidad se llevara a cabo.

A los curadores de las colecciones científicas de las siguientes instituciones: American Museum of Natural History, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum (University of Minnesota), Natural History Museum (British Museum), Carnegie Museum of Natural History, California Academy of Sciences, Canadian Museum of Nature, Denver Museum of Natural History, Delaware Museum of Natural History, Florida Museum of Natural History, Fort Hays State College, Field Museum, Iowa State University, University of Kansas, Los Angeles County Museum, Leiden Natuurhistorische Museum, Louisiana State University Museum of Zoology, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore Laboratory of Zoology, University of Michigan, Museo de Historia Natural de París, Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley Univ.), Museo de Zoología (Facultad de Ciencias UNAM), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History Museum, Southwestern College, Texas A&M University, University of Arizona, University of British Columbia,

University of California Los Angeles, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate Zoology, United States National Museum y Peabody Museum (Yale University), por brindarnos el acceso a sus datos. Apoyo financiero para la construcción de la base de datos del Atlas fue obtenido de Conabio (A002, E018), CONACyT, DGAPA-UNAM (IN 218598 y 214200), British Council México, National Science Foundation y la Comisión de Cooperación Ambiental para América del Norte.

A los investigadores, estudiantes y amigos del Museo de Zoología, especialmente a Blanca, Gordillo, Samuel, Fer, Gaby (Ibáñez) y César por permitirme trabajar entre ustedes durante la realización de este trabajo.

A mis amigos Giuseppe, Andrés, Ro, Ju, Mehua, Jorge, Olachea y Mariana del Olmo con quienes compartí casi toda la carrera y muchas experiencias inolvidables.

A mis compañeros de la carrera y amigos Gaby (Deras), Nanda, Esteban, Chente, Bernardo, Gaby (Marmolejo), Itzel, Marisol, Marcos, Eugenio, Kasia, Irene, Diego, Paula y Lety.

A PROBETEL, CONACyT y DEGAPA por el apoyo financiero otorgado para la realización de este trabajo.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
NICHOS .....	4
MODELAJE DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN.....	5
ANTECEDENTES .....	8
OBJETIVOS .....	11
MÉTODOS .....	12
OBTENCIÓN DE DATOS BIOLÓGICOS .....	12
PROCESAMIENTO DE DATOS.....	14
MODELAJE DEL NICHOS ECOLÓGICO.....	15
VISUALIZACIÓN Y PROCESAMIENTO DE RESULTADOS.....	15
ANÁLISIS DE RESULTADOS.....	19
RESULTADOS .....	23
ANÁLISIS POR GRUPO.....	28
DISCUSIÓN .....	33
LITERATURA CITADA .....	39
APÉNDICE 1.....	47
APÉNDICE 2.....	50



## INTRODUCCIÓN

Las aves han sido frecuentemente utilizadas como modelo de estudio para diferentes ramas de la Biología debido a que este grupo es uno de los más conocidos (Mayr 1989 y 1997, Navarro y Sánchez-González 2003), además de que son un grupo de animales que son relativamente fácil de observar, lo que permite su estudio. La ecología y la biología de la conservación son dos de las disciplinas que han utilizado a las aves como indicadoras de cambios ambientales (e. g. degradación y destrucción de hábitat) debido a que son muy sensibles a la actividad antrópica y pueden percibirse de manera casi inmediata cambios en la riqueza y abundancia de las especies dentro de sitios con cambios ambientales (Flather y Sauer 1996, Rappole *et al.* 1993).

Rappole *et al.* (1993) definen, "ave migratoria neotropical" como cualquier especie del Hemisferio Occidental cuyas poblaciones, completas o en parte, se reproducen al norte del Trópico de Cáncer e inviernan al sur de esta línea imaginaria, y exceptúan aves estrictamente pelágicas. Este grupo está constituido por 338 de las 650 especies de aves que viven regularmente en el continente americano al norte de México y son de gran importancia dentro de las comunidades avifaunísticas neotropicales, ya que forman parte de ella durante varios meses del año (Rappole *et al.* 1993).

México es el país latinoamericano que cuenta con el mayor número de aves migratorias neotropicales con un total de 313 especies, representando alrededor del 30% de la avifauna total mexicana, incluyendo aves residentes de invierno (aves migratorias que generalmente provienen del norte y que permanecen en México durante el invierno) y las consideradas como aves de paso o transitorias (aves migratorias que atraviesan a México durante sus migraciones para llegar a sus sitios de invierno y reproducción), por lo que se considera el centro de distribución de aves neotropicales en invierno, (Rappole *et al.* 1993, Howell y Webb 1995, Navarro y Sánchez-González 2003).

Cambios en la riqueza y abundancia avifaunística de un lugar en particular llevaron a descubrir que algunos de ellos son producidos por un fenómeno particular conocido como migración (Berthold 1993). El estudio de este fenómeno ha llamado la atención y ha sido estudiado por gran cantidad de naturalistas, incluyendo a los primeros de ellos, como Aristóteles, quien a partir de observaciones locales se formuló una sencilla pregunta: ¿a dónde van las aves?, refiriéndose a las aves que veía sólo durante una temporada y en otra temporada no se encuentran en el mismo lugar (Berthold 1993). Es así como se da el primer

acercamiento al estudio de las aves migratorias, con esta pregunta que no fue contestada sino mucho tiempo después.

Tomando en cuenta los trabajos de Aristóteles y con los suyos propios, el Emperador Frederick II (1245, en Beebe 1988) en los primeros capítulos de "*De Arte Venandi cum Avibus*" profundiza en el estudio de la conducta migratoria e intenta describir las causas inmediatas que desencadenan esta conducta en cierta temporada del año. A este autor se le atribuye la primera descripción de la migración de las aves (Berthold 1993).

La migración ha sido analizada por distintos autores. Una de sus definiciones la considera como "el acto de moverse de una unidad espacial a otra" (Baker 1978 en Berthold 1993); mientras que otra definición que se encuentra más enfocada al fenómeno observado en las aves es la de Schüz *et al.* (1971 en Berthold 1993) en la que considera a la migración como: "movimientos estacionales regulares desde las áreas de reproducción hacia las áreas de descanso y en sentido contrario".

También se ha observado que estos movimientos tienen las características de ser predecibles, estacionales y además, se presentan año con año, es decir, son movimientos circunales que involucran el desplazamiento de grandes cantidades de individuos de un lugar a otro, motivo por el cual las aves migratorias han representado el objeto de estudio de muchos trabajos en los últimos años (e.g., Hagan III and Johnston 1992, Rappole *et al.* 1993, Sibley 2001).

Al tratarse de desplazamientos realizados por gran cantidad de individuos, las migraciones de aves no sólo tienen importancia biológica, sino que también social, económica y/o cultural; pues representan una fuente de alimento importante para los esquimales y para los cazadores quienes esperan a los grupos de patos y gansos migratorios (Rappole *et al.* 1993).

Dependiendo de la distancia que las aves recorren desde los sitios donde se reproducen hasta el lugar que ocupan durante el invierno, las migraciones se pueden clasificar en migración larga o migración corta.

En la migración larga, las aves recorren grandes distancias para llegar a su destino en el que permanecen durante algunos meses. Dentro de este tipo de migración se encuentran: a) la migración latitudinal que la presentan aves que tienen sitios de reproducción al norte y sitios donde pasan el invierno en el trópico y viceversa, ambos sitios conectados por una ruta migratoria; y b) la migración longitudinal consiste en el movimiento de las aves de sus sitios de reproducción en el oeste hacia el este durante el invierno y en sentido contrario. Un ejemplo de migración corta es la migración altitudinal, la cual consiste en el cambio de altitud de su

distribución según la temporada de que se trate, las aves que presentan este tipo de migración pasan el invierno en una altitud más baja que en verano (Van Tyne y Berger 1975, Berthold 1993, Howell y Webb 1995, Rappole 1995).

El tipo de migración que más ha llamado la atención debido a su espectacularidad es la migración latitudinal, en la cual se presentan los movimientos de individuos del norte al sur y viceversa, dado que estas aves recorren una distancia muy grande para llegar a sus destinos, empleando de la mitad a dos terceras partes de su ciclo de vida fuera de sus territorios de reproducción. Lo anterior hace pensar que el gasto energético que tienen algunas aves para realizar un viaje tan largo debe ser recompensado al llegar al final del mismo; es decir, debe existir alguna ventaja por la cual realizan este viaje anualmente (Gill 1989).

Se cree que el comportamiento migratorio les permite a las aves disfrutar de los veranos de las latitudes altas, evadiendo el invierno al ocupar dos sitios diferentes, permitiéndoles aprovechar las condiciones más favorables de ambos sitios, en cuanto alimento se refiere (MacArthur 1972, Ricklefs 1972, Faaborg 1988, Rappole *et al.* 1993). Las aves insectívoras ilustran claramente esta posible causa de la migración hacia el sur; estas aves no pueden permanecer en los territorios de reproducción durante la temporada fría del año debido a que los insectos son escasos en el norte durante esta temporada (Sibley 2001).

De acuerdo con las teorías sobre el origen de la migración de las aves se reconocen dos principales puntos de vista opuestos (Rappole 1995): 1) ancestro del Norte: considera que el ancestro de las aves migratorias originalmente desarrollaba su ciclo de vida completo en el norte, y 2) ancestro del Sur: en la cual el ancestro de las aves migratorias se originó en los Trópicos (Cooke 1915). A pesar de que son opuestos en cuanto al origen del ancestro, tienen coincidencias en sus explicaciones sobre el origen de la migración: a) ambos consideran a un ancestro sedentario ya sea al norte o al sur, es decir, el ancestro se mantuvo en un lugar mientras éste le pareciera adecuado para mantener sus poblaciones; b) existe una "fuerza motriz" que ocasionó que algunas poblaciones se desplazaran hacia lugares en los que podían mantenerse. Estas "fuerzas motrices" son de distinta naturaleza, desde eventos geológicos como las glaciaciones, la deriva continental y la fluctuación del nivel del mar durante el Terciario, entre otros (Wallace 1874, Gräses 1905, Wolfon 1948, Klicka *et al.* 2003); hasta fenómenos ecológicos como la competencia (Cohen 1967), la disponibilidad de recursos durante las diferentes estaciones (Gauthreaux 1978, 1982) y el éxito reproductivo (Faaborg 1988).

Algunas de las presiones de selección que pudieron favorecer la migración han sido discutidas por Rappole *et al.* (1993) y plantean un escenario en el cual las especies de aves migratorias en un principio tenían distribución neotropical, pero debido a las condiciones de competencia interespecífica y de escasez de recursos, las especies con capacidad de explorar otras áreas y nuevos recursos tuvieron la oportunidad de beneficiarse, principalmente durante la temporada de reproducción se desplazaron a la región neártica. Esto representa una ventaja para las aves que pueden reproducirse en las zonas templadas, ya que pueden tener y mantener nidadas más grandes que las que pueden mantener en el trópico (MacArthur 1972, Ricklefs 1972, Faaborg 1988, Sibley 2001). Este hecho puede estar apoyando la teoría del ancestro tropical, explicando que las aves comenzaron a desplazarse hacia zonas más templadas para evitar la competencia interespecífica y poder tener una descendencia más numerosa.

Por su parte, Zink (2002) propone que la palabra origen tiene, al menos, dos significados en cuanto a la migración se refiere, el primero considera a la migración en general, que es un comportamiento que surgió muy temprano en la evolución de los organismos y que se encuentra en grupos muy distintos, como insectos, aves, reptiles, mamíferos y peces. El segundo significado se refiere a eventos recientes en un linaje determinado, en el que la migración se presenta como flexible y que ha sido modulada en distintas ocasiones desde el Mioceno.

## NICHO

En el estudio de las características del hábitat presentes en las áreas que ocupan las especies, se debe considerar el concepto del nicho ecológico. Este concepto ha sido abordado por distintos autores (Grinnell 1917, Hutchinson 1957 y MacArthur 1972 entre los más importantes), quienes lo han explicado bajo distintas hipótesis. Grinnell (1917) es el primer autor que intenta establecer un concepto de nicho ecológico, definido como: "todos los sitios donde los individuos de una especie puede vivir, es decir, donde las condiciones son aptas para la vida". En este concepto enfatiza los límites de distribución geográfica y hábitat de las especies, es decir, el nicho de una especie está definido a partir de los límites de la distribución geográfica de la misma, tomando como la parte principal para la definición del nicho al componente geográfico y posteriormente la descripción biológica y ecológica de la región que habitan. Basado en esto, Grinnell utilizó al nicho para describir los hábitat y hábitos de las aves (Ricklefs 1996).

A partir de Grinnell, otros autores abordaron el problema de definir el nicho de las especies. Elton (1927) definió al nicho como "el lugar de la especie en el ambiente biológico". Gause (1934) hizo una aportación al entendimiento del nicho, sugiriendo que la intensidad de la competencia entre dos especies reflejan el grado en el cual se sobreponen sus nichos, es decir, si dos especies están compitiendo entre sí es porque ambas ocupan el mismo nicho o comparten parte de éste. Lack (1947) propuso que las relaciones entre los nichos proveen la base para la diversificación evolutiva de las especies (Ricklefs 1996). MacArthur (1972) definió al nicho ecológico como el conjunto de condiciones ecológicas dentro de las cuales las especies pueden mantener poblaciones sin la necesidad de que se presente inmigración.

Hutchinson (1957) define el concepto de nicho como: un hipervolumen definido por los rangos de tolerancia de una especie a todas las variables ambientales que determinan su sobrevivencia. Este hipervolumen formado por  $n$  dimensiones (cada dimensión representa a una variable ambiental) se conoce como *nicho fundamental*, el cual corresponde a las condiciones dentro de las cuales la especie puede sobrevivir. Sin embargo, las especies no ocupan por completo todo el espacio físico donde el nicho fundamental se encuentra debido a distintos eventos como las interacciones ecológicas (e.g. competencia) o la historia del taxón. La parte del nicho fundamental en que se encuentra actualmente la especie y es conocida con el nombre de *nicho realizado* (Hutchinson 1957).

Hutchinson (1957) también asienta que este modelo del nicho se refiere a un tiempo en particular y que una misma especie puede tener variaciones en su nicho, por ejemplo, una especie que se desplaza dentro de su rango de distribución para realizar distintas etapas de su ciclo de vida (e.g. aves migratorias) puede presentar un nicho representado por dos o más hipervolumenes con  $n$  dimensiones cada uno. Es decir, el nicho de las aves migratorias puede estudiarse a través de la obtención de sus hipervolumenes de invierno y de reproducción, estos hipervolumenes pueden o no sobreponerse uno con el otro.

## MODELAJE DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

La distribución de las especies ha sido un objeto de estudio que ha ocupado gran parte de los estudios de dos ramas de la biología: Ecología y Biogeografía. La Ecología se basa en las relaciones existentes entre las diferentes especies para explicar su distribución. Por su parte, la Biogeografía se ha apoyado en la Areografía (también llamada corología), que trata sobre el estudio de la forma, tamaño y distribución de las áreas donde se encuentran las especies (Rapoport y Monjeau 2001). Los primeros métodos para representar

gráficamente la distribución de las especies consistieron en la construcción de polígonos sobre un mapa, los cuales contuvieran todos los puntos de registro de la especie estudiada. Los criterios utilizados para trazar esta área de distribución varían según las preferencias del investigador, algunos ejemplos de técnicas usadas son: "círculo mínimo", "polígono convexo mínimo", "el método de gradilla" y "el método de la propinquidad media" (Rapoport y Monjeau 2001).

Actualmente no solo se trazan polígonos para delimitar las áreas de distribución, sino que se han incluido métodos que permiten predecirlas y que se fundamentan en la relación nicho-distribución, como es el caso del programa BIOCLIM, el cual utiliza las características climáticas presentes alrededor de los puntos donde se ha registrado un individuo de la especie para producir un mapa de distribución potencial de la especie utilizando coberturas climáticas (Busby, 1991), para lo cual se basa en la idea de que los seres vivos tienen tolerancias ambientales determinadas (Stockwell 1995).

Por otro lado, también se han utilizado métodos estadísticos para modelar el hábitat de las especies, los métodos más utilizados han sido los Modelos Lineales Generalizados (GLIM, Austin *et al.* 1990), árboles de decisión (Stockwell *et al.* 1990 y Moore *et al.* 1991), redes neuronales y métodos Bayesianos de clasificación (Stockwell 1993). Aunque todos han mostrado cierto éxito, no es posible saber cuál de ellos es el mejor para modelar la distribución de las especies, ya que cada uno de ellos presenta ciertas ventajas sobre los otros en ciertos casos, pero que también presenta ciertas desventajas ante los otros en otros casos (Stockwell 1999).

Stockwell y Noble (1992) diseñaron un método de análisis de datos a través del cual es posible obtener distribuciones potenciales de especies a partir de datos de las localidades de colecta. Este método es llamado GARP por sus siglas en inglés (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction). Los sistemas que producen modelos, al menos, permiten predecir, explorar y explicar; GARP, al utilizar conjuntos de reglas, presenta dos ventajas más: es estable a pesar de perturbaciones de los datos (robusto) y permite la construcción de representaciones complejas a partir de componentes simples (informativo) (Stockwell y Noble 1992). Este algoritmo ha mostrado que puede producir predicciones de distribución potencial de las especies más adecuadamente, presentando un error de predicción las distribuciones predichas menor al de otros métodos (Peterson y Cohoon 1999). Varios ejemplos de aplicaciones de este algoritmo aprovechando el poder de predicción de la distribución potencial de las especies se ilustran en Navarro *et al.* (2003).

GARP produce modelos que representan el nicho fundamental de la especie estudiada, y a través de ellos se pueden predecir las distribuciones de las especies. Para que el GARP produzca estos modelos, necesita de dos tipos de información: el primero es la base de datos geográficos, ésta se introduce al algoritmo en forma de coberturas (mapas) que representan la distribución de las diferentes variables ambientales y geográficas del sitio de estudio, por ejemplo, mapas de temperatura media anual, altitud promedio, precipitación anual, topografía, vegetación y cobertura vegetal, entre otros. El segundo tipo de información lo componen los datos biológicos que simplemente son los puntos de registro de la especie estudiada, es decir, los datos de latitud y longitud de las localidades donde se ha registrado a una especie en particular, estos datos pueden provenir de distintas fuentes: de colecciones científicas o de las organizaciones de observadores de aves, como el U. S. Breeding Bird Survey, Canadian Breeding Bird Census (Navarro *et al.* 2003).

Una vez introducidos ambos tipos de información, GARP sigue una rutina de producción, evaluación, modificación e integración de reglas para formar sus modelos. Produce reglas de forma aleatoria basándose en cuatro tipos fundamentales: Reglas BIOCLIM, Reglas Logit, Reglas Atómicas y Reglas Negativas de Rango. Dentro del algoritmo, estas reglas representan los individuos de una generación y son evaluadas para determinar cuales de ellas presentan mejor precisión para predecir la distribución de la especie. Las reglas que presenten mayor precisión son escogidas y añadidas a la población. A partir de las reglas de la población se producen nuevas reglas, utilizando los mecanismos que se presentan en la evolución cromosomal y que, a través de las generaciones, sustentan la evolución (entrecruzamientos, mutaciones y recombinaciones). De esta manera, se obtiene una nueva generación de reglas, la cual se somete al mismo proceso de evaluación, selección, modificación e inclusión. La precisión de la población es evaluada después de cada generación; repitiéndose este proceso hasta completar 1000 iteraciones o hasta que la precisión de la población no varíe significativamente con la adición de una nueva regla.

La aplicación de este algoritmo es muy amplia, y se han realizado diversos trabajos que prueban la capacidad predictiva de este algoritmo con aplicaciones para objetivos variados (Peterson y Cohoon 1999, Peterson *et al.* 1999, Peterson y Vieglais 2001, Peterson 2001, Navarro *et al.* 2003). Un ejemplo de la aplicación de este algoritmo para modelar y estudiar los nichos ecológicos es el realizado por Peterson *et al.* (1999), en el que se analizaron la interpredicción de los modelos de los nichos fundamentales producidos para especies hermanas.

El presente trabajo se basa en la idea planteada por Joseph y Stockwell (2000), el cual sugiere que es posible modelar y seguir el nicho de las aves migratorias a lo largo del tiempo y ubicarlo espacialmente sobre un mapa y representa una forma de estudiar características del nicho de esta especie a partir de las herramientas modernas como es el GARP.

En la presente tesis se pretende analizar los cambios estacionales del nicho ecológico en algunas aves migratorias Neotropicales con base en la utilización de estas herramientas modernas. Es decir, a partir de la selección de algunas aves migratorias Neotropicales y de la generación de modelos del nicho para dos temporadas del año (invierno y reproducción) para cada especie, se busca comparar la amplitud de nicho entre las estaciones estudiadas, así como algunos parámetros ambientales que determinan la presencia de las especies en ciertos lugares según la estación del año de que se trate.

## ANTECEDENTES

Durante los últimos 50 años, se han acumulado datos de campo de la geografía de las aves migratorias con la utilización de diferentes técnicas, como anillamiento (permite estudiar la fidelidad de los individuos a ciertos lugares), censos estacionales (estudio de la diversidad y abundancia de aves), radiotransmisores (para el estudio de rutas migratorias) y satélites entre otros (Hagan III y Johnston 1992, Rappole *et al.* 1993, Wilson y Sader 1995). El interés de los científicos en el estudio de estas aves, de su biología y su conducta se ha enfocado a responder diferentes preguntas, una de ellas representada por el estudio de la composición y las características de las áreas que habitan, tanto en la temporada de invierno como durante la reproducción, así como las que ocurren en los sitios que visitan durante su recorrido migratorio (Rappole y Warner 1980, Rappole *et al.* 1992). De manera que se ha observado que varias especies de aves migratorias utilizan sitios que en ocasiones se encuentran separados por varios cientos de kilómetros durante su reproducción e invernación, pues existen diferencias ambientales y ecológicas en los sitios de invierno y de reproducción.

Se ha demostrado que las aves migratorias presentan preferencias hacia ciertos hábitat durante la temporada de invierno (e.g. Askins *et al.* 1992, Rappole *et al.* 1993, Diamond 1995). Como en hábitat sucesionales tempranos (Fitzpatrick 1980), áreas de crecimiento secundario Powell *et al.* (1992), hábitat secundarios, perturbados y abiertos de la Península de Yucatán (Greenberg 1992). Estos resultados son también apoyados por los trabajos de Orejuela *et al.*



(1980), Hutto (1980, 1992), Blake y Loiselle (1992), Petit *et al.* (1992), Kricher y Davis Jr. (1992) y Lynch (1992).

Por el contrario, otros estudios muestran que las aves migratorias son más sensibles a la estructura del paisaje que las aves residentes, mostrando una preferencia a los hábitat de bosques y humedales con mayor superficie y con menos bordes (Flather y Sauer 1996), por lo que las especies están sometidas a competencia intraespecífica durante el invierno, viéndose limitadas por las condiciones ecológicas en esta época (Sherry y Holmes 1996).

Los estudios anteriores se han realizado a una escala local; pero también existen trabajos a escala regional como el de Keast (1980), quien analizó la adaptación y versatilidad ecológica de los parúlidos migratorios a través de la observación de las interacciones en los territorios de invierno y durante la migración. También sugirió que algunas especies migratorias ocupan distintos hábitat en invierno y en la temporada reproductiva. Por otro lado, Fitzpatrick (1980), reporta que algunos mosqueros (Tyrannidae) invernán en un hábitat similar al de reproducción.

El uso de los modelos del nicho generados por el algoritmo GARP en los estudios sobre la migración en las aves se fue iniciado por Joseph y Stockwell (2000), quienes aplicaron dicho algoritmo para modelar y seguir el nicho climático de *Myiarchus swainsonii* a lo largo del año, encontrando una asociación entre la distribución de esta especie a lo largo de su ruta migratoria y las condiciones de temperatura de los distintos meses modelados.

Este trabajo de Joseph y Stockwell (200) utilizó tan sólo una de las variables del nicho (temperatura), sin embargo dio pie a diferentes estudios que aportan evidencias importantes para el entendimiento de los sistemas migratorios de las aves (e.g. Martínez-Meyer 2002, Nakazawa *et al.* enviado, Martínez-Meyer *et al.* enviado).

Martínez-Meyer (2002) realizó un estudio en el que se evaluó el conservatismo del nicho a través del tiempo evolutivo en varios grupos animales, incluyendo las aves, sugiriendo que las aves son un grupo que conserva su nicho más que otros como mamíferos y reptiles; sugiriendo que la capacidad de dispersión de las especies actúa como una limitante para la divergencia ecológica.

Por su parte Nakazawa *et al.* (enviado) se analiza un grupo de aves migratorias neotropicales. los resultados encontrados sustentan la idea de que existen aves migratorias cuyos nichos presentan características similares en las temporadas de reproducción y de invierno; y en especies cuyas características de su nicho son distintas en estas dos temporadas.

Recientemente, Martínez-Meyer *et al.* (en prensa) han aportado nueva evidencia basándose en modelos del nicho ecológico de las especies migratorias del género *Passerina* que, al analizarse bajo la hipótesis filogenética propuesta para este género, muestra que el ancestro de estas especies posiblemente tuvo un origen neotropical. Klicka *et al.* basándose en su trabajo filogenético y biogeográfico del género *Calcarius* propusieron un ancestro nórdico para las especies migratorias de este género.

## ESTUDIOS POBLACIONALES

Muchos autores han realizado análisis de los datos obtenidos por el Breeding Bird Survey, proponiendo disminuciones en las poblaciones de aves migratorias (James *et al.* 1992, Johnston y Hagan III 1992, Sauer y Droege 1992, Witham y Hunter Jr. 1992, James *et al.* 1996, Villard y Maurer 1996). Sin embargo, otros autores se han basado en los mismos datos para reportar aumentos en las poblaciones de algunas especies de aves migratorias (James *et al.* 1992, Johnston y Hagan III 1992, Sauer y Droege 1992).

Algunos autores, por su parte, consideran que los cambios poblacionales observados son sólo aparentes, es decir, que dichos cambios poblacionales observados pueden no ser reales (Hutto 1988), que son artificios debidos al método de manejo de los datos existentes (Thomas 1996), Villard y Maurer 1996), que son provocados por la falta de cuidado en la interpretación de los datos de los censos (Brawn y Robinson 1996) o en la identificación de la escala en la cual actúan las causas observadas (Böhning-Gaese *et al.* 1993). Por lo que algunos autores coinciden en que se deben de mejorar las técnicas para el análisis y la obtención de datos sobre este fenómeno y así poder dirigir de una mejor manera los esfuerzos de conservación (Brawn y Robinson 1996, Thomas 1996, Villard y Maurer 1996).

Existen algunos trabajos que también reportan disminuciones en las poblaciones de aves migratorias dentro de sus territorios de invierno, como son los trabajos de Hutto (1980) y Terborgh (1980). Sin embargo estudios a esta escala y en esta temporada, son muy pocos. Una de las razones de que no se hayan realizado estudios de este tipo, es la falta de datos disponibles para esta región (Peterson *et al.* 1998).

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

- Comparar la amplitud de nicho ecológico de algunas aves migratorias neotropicales en su área de invierno contra su área de reproducción.

### **PARTICULARES**

- 1) Obtener los mapas de distribución potencial de algunas especies de aves migratorias neotropicales tanto en temporada de invierno como de reproducción.
- 2) Analizar las variables ambientales que influyen en la distribución de las aves migratorias y uso del hábitat que ellas tienen en cada época.
- 3) Generar una hipótesis comparativa de la amplitud de nicho en las especies.

## MÉTODOS

### OBTENCIÓN DE DATOS BIOLÓGICOS

Se seleccionó un conjunto de especies de aves migratorias que, según la bibliografía (Root 1988, Rappole et al. 1993, Howell y Webb 1995, A. O. U. 1998, National Geographic 1999), presentaran distribuciones de invierno y de reproducción en forma disyunta o con poca sobreposición y, además que ambas distribuciones se encontraran contenidas completamente, o en su mayor parte, dentro de Norteamérica (desde Canadá y Alaska hasta México, incluyendo la parte norte de Centroamérica; Fig. 1).

Las especies que se consideraron en el estudio representaron una gran variedad de taxones, de hábitos ecológicos y de distribución, que tienen las aves migratorias neotropicales (e.g. montanos, planicies, bosques, pastizales, etc.). Con las especies que cumplieron con todas las características antes mencionadas, se construyó una lista inicial (Anexo 1).

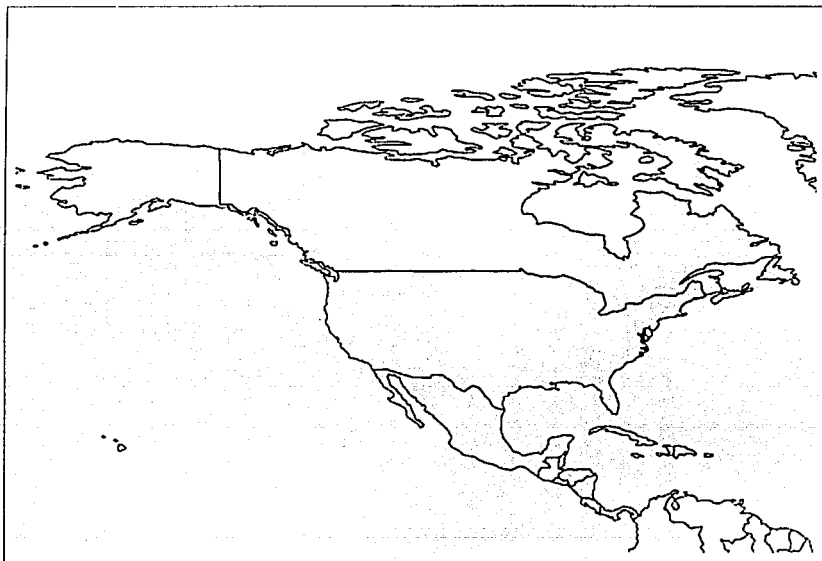


Figura 1. Área de estudio.

A partir de la lista inicial de especies se construyeron bases de datos con las localidades puntuales (latitud, longitud) en las que se han registrado las especies seleccionadas, para lo cual se obtuvieron datos de dos fuentes principales: 1) las colecciones científicas como la del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM y los datos de aves de México contenidos en el Atlas de las Aves de México (Navarro *et al.* 2002 y 2003), el cual contiene los datos de alrededor de 45 colecciones distintas de Estados Unidos, Canadá, México y Europa; y 2) datos disponibles en la red a través del "Species Analyst" (<http://habanero.nhm.ukans.edu/TSA>) y la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB <http://conabio.gob.mx>) que contiene datos de algunas colecciones científicas y datos de registros de localidades donde se han encontrado especies de plantas y animales; y datos observacionales de "Breeding Bird Survey" (<http://mbr.nbs.gov/bbs.html>), y "Canadian Breeding Bird Census" ([http://www.cws-scf.ec.gc.ca/cws-scf/mb/eng/db\\_cens\\_e.cfm](http://www.cws-scf.ec.gc.ca/cws-scf/mb/eng/db_cens_e.cfm)), estos dos últimos contienen los datos de localidades de registros puntuales de las especies durante la época de reproducción, obtenidos por observadores de aves y siguiendo una metodología idéntica para todos los años de muestreo, limitando estas observaciones únicamente a los meses en que se reproducen las aves (Fig. 2). En este trabajo no se pudieron utilizar los datos del Christmas Bird Count debido a que no se logró acceder a las bases de datos de esta institución que se encuentran disponibles en la red.

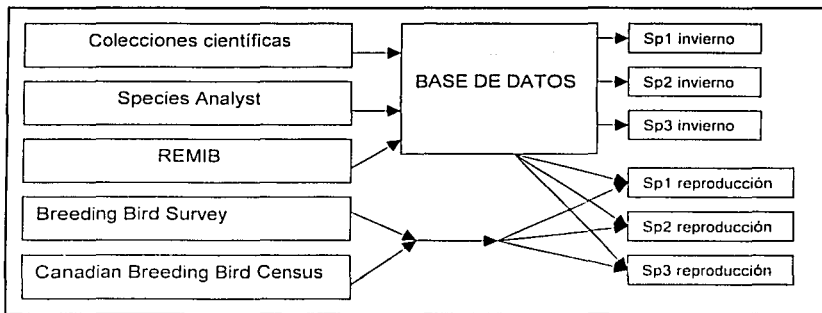


Figura 2. Fuentes de datos biológicos

## PROCESAMIENTO DE DATOS

La base de datos se procesó en el programa Microsoft Access 2000 (Microsoft Corporation 1999a) para obtener registros únicos por localidad de cada especie en cada una de las temporadas (reproducción e invierno), es decir, cada localidad de registro de la especie se encontró representada tan solo una vez en la base. Las temporadas se definieron de la siguiente manera: Invierno: de Noviembre a Febrero; y Reproducción: de Mayo a Agosto (Keast 1980). Se obtuvo una lista de localidades únicas (longitud y latitud) para cada especie en cada temporada, es decir, cada especie contó con dos tablas de localidades, una para la temporada de invierno y otra para la temporada de reproducción. Estos datos únicos por localidad-especie se utilizaron para la generación de los modelos predictivos del nicho.

Las localidades únicas obtenidas del U. S. Breeding Bird Survey y del Canadian Breeding Bird Census fueron incluidas íntegramente dentro de la temporada de reproducción, ya que la recopilación de los datos en estas organizaciones se encuentra limitada temporalmente a esta temporada. Los registros de las localidades coincidentes con las temporadas estudiadas del Species Analyst y de las colecciones científicas fueron extraídas e incluidas dentro de la base de datos correspondiente según la temporalidad (Fig. 3).

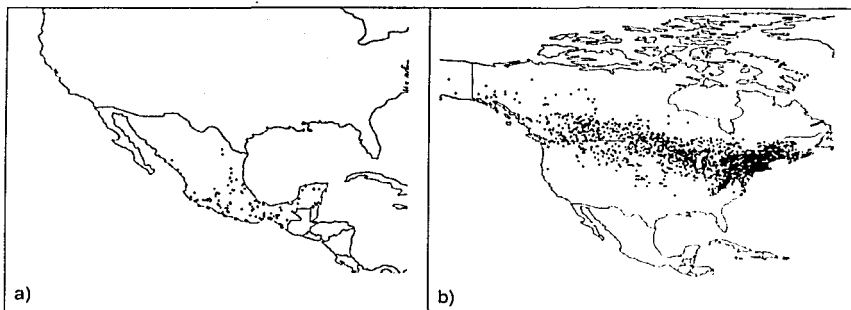


Figura. 3 Mapas de ubicación de las localidades puntuales de registro para *Empidonax minimus*, en a) invierno y b) reproducción.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## MDELAJE DEL NICHOLÓGICO

Con ayuda del algoritmo GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction, Stockwell y Noble 1992) en su versión para acceso a través de la red (ahora se cuenta con Desktop GARP) y con los datos de localidades únicas (longitud y latitud), se obtuvieron los modelos del nicho para cada especie en cada una de las temporadas estudiadas. Los modelos fueron generados utilizando las coberturas contenidas en la base de datos "World/NAmerica" que se encuentra dentro de la interfase del GARP, esta base de datos incluye diez mapas de características ambientales con resolución de 50 km por pixel: Zonas de Vida, Clases de Suelo, Temperatura Media Anual, Precipitación Anual, Desviación Estándar de Precipitación, Desviación Estándar de Temperatura, Clases de Vegetación, Humedales, Tipos de Vegetación y Ecosistemas del Mundo.

Los modelos predictivos se proyectaron en forma de mapas de distribución con áreas de presencia y ausencia en formato ARCgrid. Debido a que el algoritmo GARP produce diferentes modelos con el mismo juego de datos, ya que el modelo es desarrollado y evaluado a través de la selección de puntos al azar, el proceso de inclusión y descarte de reglas puede variar en cada ocasión que se genere un modelo (Stockwell y Noble 1992). Por esta razón se generaron cinco modelos del nicho de cada especie por temporada, dando un total de diez modelos por especie (cinco para invierno y cinco para la estación reproductiva, Fig. 4).

Los modelos de los nichos fueron obtenidos en forma de mapas de distribución potencial de las especies dentro de cada temporada y representan la distribución potencial de la especie en la temporada estudiada considerando las variables ambientales antes mencionadas.

## VISUALIZACIÓN Y PROCESAMIENTO DE RESULTADOS

Para poder visualizar y manejar los mapas generados por el algoritmo GARP, se usó del Sistema de Información Geográfica ArcView V.3.2a (ESRI 2000a), para lo cual cada mapa fue importado a partir de los archivos de texto generados con la información obtenida a partir del GARP, utilizando una extensión de este programa, llamada Spatial Analyst V.2.0a (ESRI 2000b).

Con el objetivo de obtener mapas predictivos más precisos, los modelos de cada estación se sumaron con ayuda del "Map Calculator" (rutina del ArcView 3.2a), obteniéndose un mapa con pixeles con uno de los siguientes valores cada uno según el número de modelos que predigan dicho pixel: 0 = ausente, 1 = sólo un modelo predice, 2 = dos modelos predicen, 3 = tres modelos predicen, 4 = cuatro modelos predicen y 5 = cinco modelos predicen (Figs. 4 y 5).

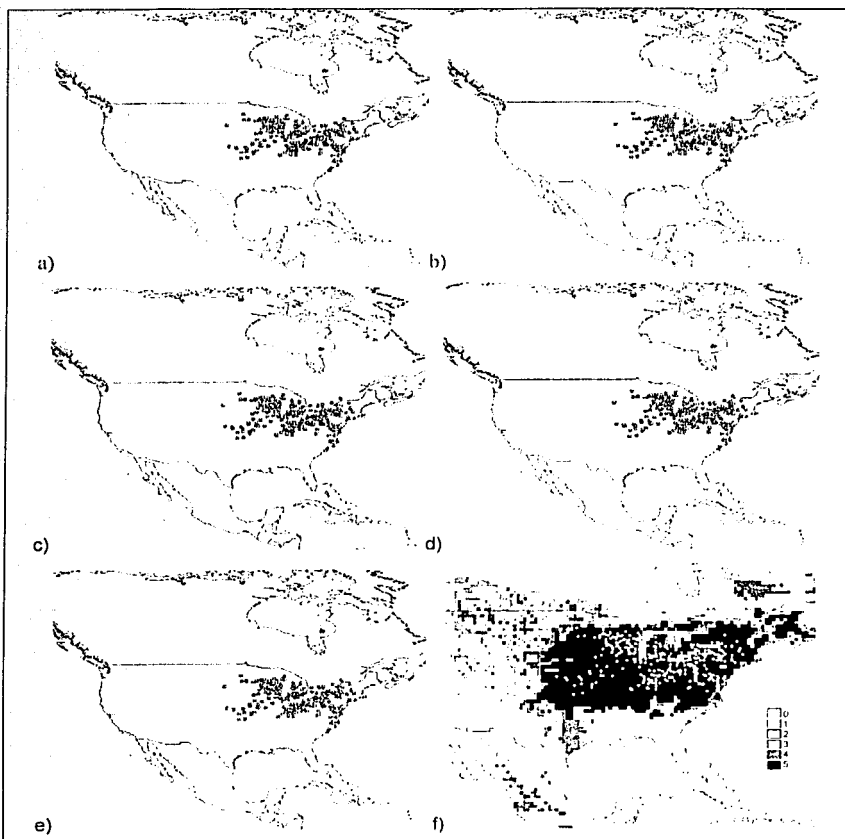


Figura 4. Mapas de distribución potencial producidos a través de GARP para *Ammodramus henslowi* en la temporada de reproducción (a – e); y mapa de la suma de los cinco mapas (f)





Figura 5. Mapas de distribución potencial de *Ammodramus henslowi* elaborados a partir de la suma de las cinco repeticiones realizadas para cada temporada; a) invierno y b) reproducción.

De este mapa se seleccionaron las áreas con valor de 4 ó 5, formando un nuevo mapa con el área en la cual la especie fue predicha como presente en el 80% o más de los modelos obtenidos, es decir, donde el mismo pixel se encuentra como predicho en cuatro mapas o más (Fig. 6). Se seleccionó el 80% ya que se ha demostrado que da los mejores resultados (Colchero 2001).

El algoritmo GARP genera sus modelos considerando tan sólo las condiciones ambientales presentes en el lugar de registro de la especie, por lo que es probable que estos modelos del nicho consideren regiones en las cuales dicha especie no se encuentra, es decir, los modelos generados por este procedimiento, no incluyen las características biológicas o históricas que delimitan la distribución de las especies, como la presencia de barreras, de otras especies con nichos similares o los cambios históricos de la distribución.

Por lo anterior, las áreas que se consideraron para el estudio fueron seleccionadas mediante un recorte a partir del uso de las ecorregiones del mundo para Norteamérica (Global Ecosystem Database Project, <http://www.ngdc.noaa.gov/seg/fliers/se-2006.html>) en las que se encuentra al menos un registro de presencia de la especie con el fin de eliminar parte de la sobrepredicción que generan los modelos (Fig. 7). Se utilizaron las ecorregiones dado que son consideradas regiones únicas y no relacionadas entre sí, definidas a gran escala a partir de patrones predecibles de radiación solar y humedad, que a su vez afectan los tipos de los ecosistemas locales y, por lo tanto, las plantas y los animales encontrados allí (Bailey 1998).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

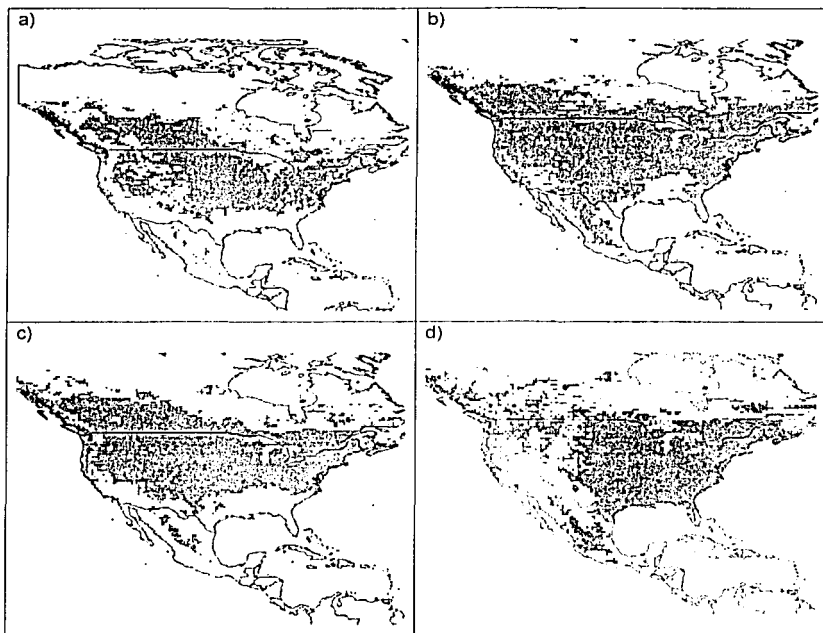


Figura 6. Mapas de distribución potencial de las especies en ambas temporadas, invierno en claro y reproducción en obscuro; estas áreas fueron predichas por más del 80% de los modelos para cada especie: a) *Ammodramus caudaculus*, b) *Dendroica virens*, c) *Pheucticus ludovicianus* y d) *Archilochus colubris*.

De esta manera se obtuvo un mapa de distribución final para cada especie en cada estación, este mapa representó la distribución potencial para cada especie, es decir, el área total que puede ser ocupada según los modelos de nicho ecológico producidos por GARP.

TESIS CCN  
FALLA DE ORIGEN

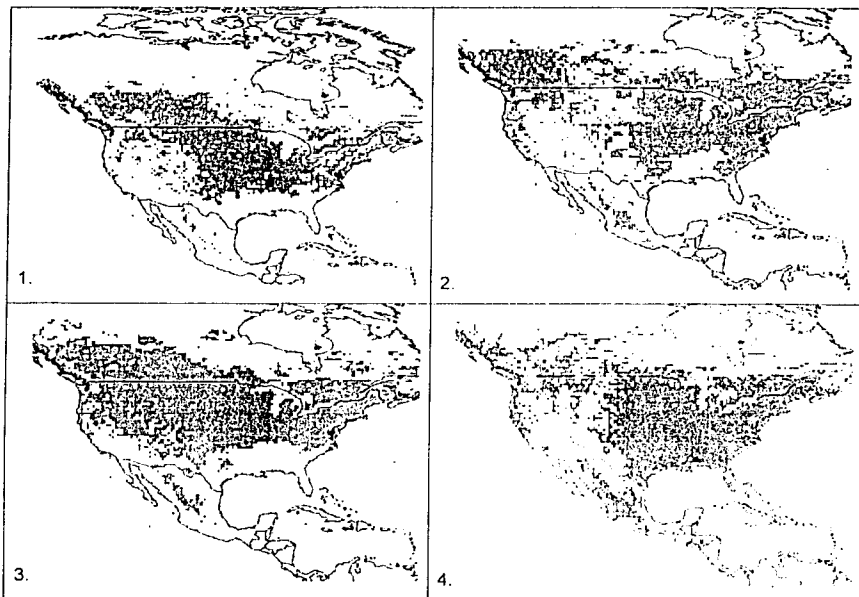


Figura 7. Mapas de distribución potencial final una vez recortados con base en ecorregiones, invierno en claro y reproducción en oscuro. 1. *Ammodramus caudatus*, 2. *Dendroica virens* 3. *Pheucticus ludovicianus* y 4. *Archilochus colubris*.

## ANÁLISIS DE RESULTADOS

Los diez mapas utilizados por GARP para la generación de los modelos fueron combinados para obtener un mapa único. En este mapa se encuentran asociados los valores de las variables a los pixeles que lo componen, es decir, cada uno de los pixeles presenta un valor particular para cada una de las diez variables analizadas, por lo que se puede obtener más de un pixel con los mismos valores para cada una de las variables.

La tabla anexa del mapa combinado y la tabla anexa del mapa de predicción final fueron exportadas al programa Access 2000 (Microsoft 1999a). La primera de estas tablas presenta un índice que enumera cada una de las combinaciones únicas de los valores de las diez variables, también se indica el número de pixeles que presentan la misma combinación de valores. La

segunda tabla contiene los pixeles del mapa de distribución final identificados por el mismo índice de la otra tabla, además cada pixel está señalado por un número "0" si este pixel no forma parte de la distribución final de la especie y "1" si el pixel forma parte de la distribución final predicha.

Utilizando los pixeles predichos como presentes en el mapa de distribución final de cada especie se obtuvo el valor de temperatura media anual y de precipitación media anual, además del número de combinaciones únicas para cada temporada (Fig. 3). Estas dos variables (Temperatura media anual y precipitación media anual) son los elementos del clima que se utilizan como base para el sistema climático (Koeppen 1948).

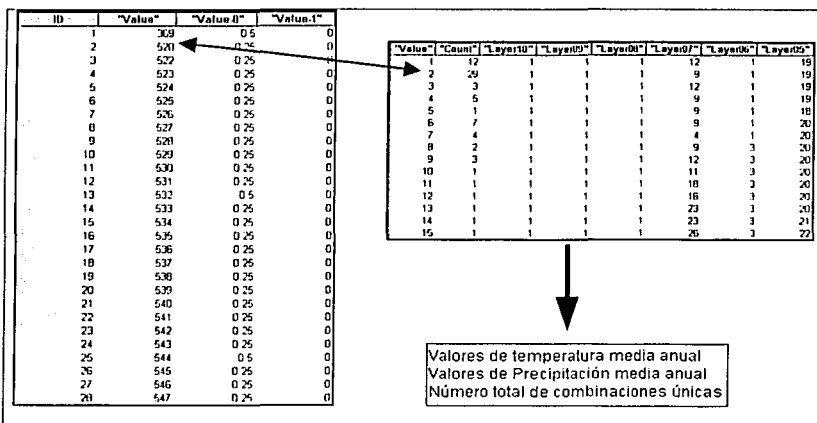


Figura 8. Las tabla anexa del mapa de distribución final (izq.) se relacionó con la tabla anexa del mapa combinado de las diez coberturas utilizadas (der.).

Los valores para estas variables fueron exportados a una hoja de cálculo de Excel 2000 (Microsoft 1999b), separando los valores obtenidos en la temporada de invierno de los obtenidos para la temporada de reproducción. De esta manera se construyó una hoja de cálculo con los valores de temperatura y precipitación para cada especie.

Con los valores de temperatura y precipitación se realizaron gráficas de correlación entre estas dos variables. En estas gráficas se observó la distribución de los puntos y se dibujaron

**TESIS CON  
 FALLA DE ORIGEN**

polígonos que englobaran la totalidad de los puntos graficados para intentar describir el patrón general de la distribución de los mismos sobre la gráfica.

Cada punto graficado representa las características ambientales de uno de los píxeles, por lo que la forma del polígono dibujado alrededor de estos puntos describe las características generales del área geográfica en la cual las especies fueron predichas como presentes. La comparación entre los polígonos de una temporada con los de la otra permite definir si las áreas en las cuales se ha predicho como presente a la especie son iguales o presentan alguna diferencia en lo que respecta a estas dos variables. Esto es observable a través del área de solapamiento de los polígonos dibujados; esta área representa píxeles con características similares o idénticas en ambas temporadas, por lo menos para estas dos variables. Basado en esto es posible decir que entre más grande sea el área de solapamiento más parecidas son las condiciones ambientales en las áreas predichas para las dos temporadas.

Siguiendo las tendencias de solapamiento de los polígonos trazados en estas gráficas se encontraron cuatro principales patrones de comportamiento de estas especies ante las dos variables en conjunto: 1) Nicho homogéneo: en la cual ambas temporadas presentan polígonos prácticamente iguales (Fig. 9.1). 2) Nicho anidado: en la cual el polígono de una temporada contiene completamente al otro, siendo el pequeño uno o ambos rangos de las variables más reducidos que los rangos del polígono mayor (Fig. 9.2). 3) Nicho solapado: en la cual se presenta una cierta área solapada de los polígonos, pero un polígono no incluye al otro completamente (Fig. 9.3). Y 4) Nicho disyunto: en donde no existe área de solapamiento entre los dos polígonos (Fig. 9.4).

Una vez definidos los patrones se tomaron las familias con mayor cantidad de especies analizadas (Parulidae, Emberizidae y Tyrannidae) y se analizó la frecuencia de especies dentro de estos patrones, tratándolos como una tabla de contingencia y evaluándolos a través de una  $\chi^2$ .

En el mapa combinado de las coberturas utilizadas por GARP, cada una de las combinaciones únicas de los valores de las diez variables involucradas en este estudio está representada en el mapa con uno o más píxeles. Si para un píxel en particular se obtienen los valores de las diez variables y se ubican estos valores dentro de una gráfica con diez ejes (cada uno representando una de las variables), tendremos un punto que estará representando a este píxel. Si en esta gráfica de diez ejes representamos a todos los píxeles donde una especie fue predicha como presente, entonces obtendremos una nube de puntos, que juntos forman un

hipervolumen como el descrito por Hutchinson (1957) y que representan el nicho de esta especie en particular.

Bajo esta idea de nicho, si tenemos a una especie cuyo nicho está representado por una mayor cantidad de combinaciones únicas que las presentes en otra especie, tendremos que la amplitud de nicho de la primera especie será mayor que la amplitud del nicho de la segunda; debido a que la primera especie ocupa un intervalo más amplio de valores para una o más de las diez variables utilizadas. Basado en esto es posible realizar una comparación de las amplitudes de nicho con el simple análisis de este número de combinaciones.

Haciendo uso de la base de datos anexa al mapa combinado, fue posible obtener el número total de combinaciones existentes en cada una de las predicciones de distribución potencial. Una vez que se tuvieron los números totales de combinaciones para cada temporada de cada especie, estos números fueron restados (el número de combinaciones en invierno menos el número de combinaciones en reproducción); con las diferencias obtenidas se construyó una gráfica de columnas ordenando las diferencias de mayor a menor.

## RESULTADOS

Se analizaron 75 especies de aves migratorias neotropicales pertenecientes a 18 Familias (Anexo 1). Utilizando los datos de estas tablas se produjeron los modelos del nicho de cada especie y por cada temporada de forma separada, obteniendo un total de 1500 mapas (debido a las repeticiones realizadas) que fueron procesados según el método descrito para obtener los 150 mapas finales de distribución potencial de las especies estudiadas (2 temporadas X 75 especies).

Con los valores de temperatura y precipitación obtenidos de las intersecciones de los mapas de distribución final y el mapa combinado, se generaron 75 gráficas de Temperatura vs. Precipitación (Anexo 2), en estas gráficas es posible observar y comparar dos de las variables ambientales del área en el que estas especies fueron predichas como presentes, así como el comportamiento de las variables según la temporada de que se trate; dando como resultado un parámetro de comparación de estos componentes del nicho y con ello un acercamiento a la determinación de un cambio de nicho de una temporada a otra para ciertas especies.

Se encontraron cuatro patrones principales (Fig. 9):

- 1) Patrón de nicho homogéneo (Fig. 9.1): el cual presenta los polígonos de ambas temporadas prácticamente con el mismo tamaño y forma, y describe especies cuyo nicho se mantiene constante en ambas temporadas, es decir, buscan sitios con características similares o idénticas en ambas temporadas
- 2) Patrón de nicho anidado (Fig. 9.2): en este patrón, uno de los polígonos se encuentra incluido dentro del polígono de la otra temporada; lo que representa que las especies son especialistas en una temporada y generalistas en la otra.
- 3) Patrón de nicho superpuesto (Fig. 9.3): en este caso los polígonos presentan un área de intersección, describiendo especies que buscan sitios con características similares en ambas temporadas, pero que también ocupan otros sitios con características distintas de una temporada a la otra.
- 4) Patrón de nicho disyunto (Fig. 9.4): este patrón presenta a los dos polígonos uno separado del otro, es decir, en cada temporada las especies ocupan lugares con características diferentes.

Dentro del patrón de nicho homogéneo se encontraron 15 especies repartidas en 8 familias, siendo la familia Tyrannidae la mejor representada con seis especies, siguiendo la familia Parulidae con tres especies y el resto de las seis familias (Apodidae, Picidae, Turdidae,

Mimidae, Cardinalidae y Emberizidae) están representadas por tan sólo una especie dentro de este patrón (Anexo 1).

El patrón que contó con más especies fue el de nicho anidado con 33 especies; las cuales están representando a las siguientes familias: Parulidae con 13 especies; Emberizidae con cuatro especies; Picidae, Tyrannidae, Vireonidae, Thraupidae y Cardinalidae cada una con dos especies y; Charadriidae, Apodidae, Troglodytidae, Mimidae e Icteridae cada una con una especie.

El patrón de nicho sobrelapado fue conformado por 26 especies. Parulidae es la familia con mayor número de especies dentro de esta categoría con diez, le sigue Emberizidae con cinco especies y; Accipitridae, Rallidae, Caprimulgidae, Apodidae, Tyrannidae, Hirundinidae, Turdidae, Motacillidae, Vireonidae, Cardinalidae e Icteridae con una especie cada una de ellas. Finalmente tan sólo una especie se encuentra dentro del patrón de nicho disjunto: *Ammodramus caudacutus* de la familia Emberizidae.

Para las tres familias con mayor número de especies estudiadas (Parulidae, Emberizidae y Tyrannidae), se realizó un análisis para describir la forma en que las especies de estas familias se distribuyen dentro de los cuatro patrones observados en las gráficas de temperatura y precipitación (Cuadro 1):

Cuadro 1. Comportamiento de las especies de las Familias Parulidae, Emberizidae y Tyrannidae frente a las variables de temperatura y precipitación. Se presenta el número de especies y el valor de P de la $\chi^2$ cuadrada. (Nota: para el cálculo del estadístico se juntaron las categorías de nicho sobrelapado y disjunto)				
	Parulidae	Emberizidae	Tyrannidae	Total
Nicho homogéneo	3	1	5	15
Nicho anidado	14	5	3	33
Nicho sobrelapado	9	5	1	26
Nicho disjunto	0	1	0	1
<b>Total</b>	<b>26</b>	<b>12</b>	<b>9</b>	<b>75</b>
P	0.0297545			



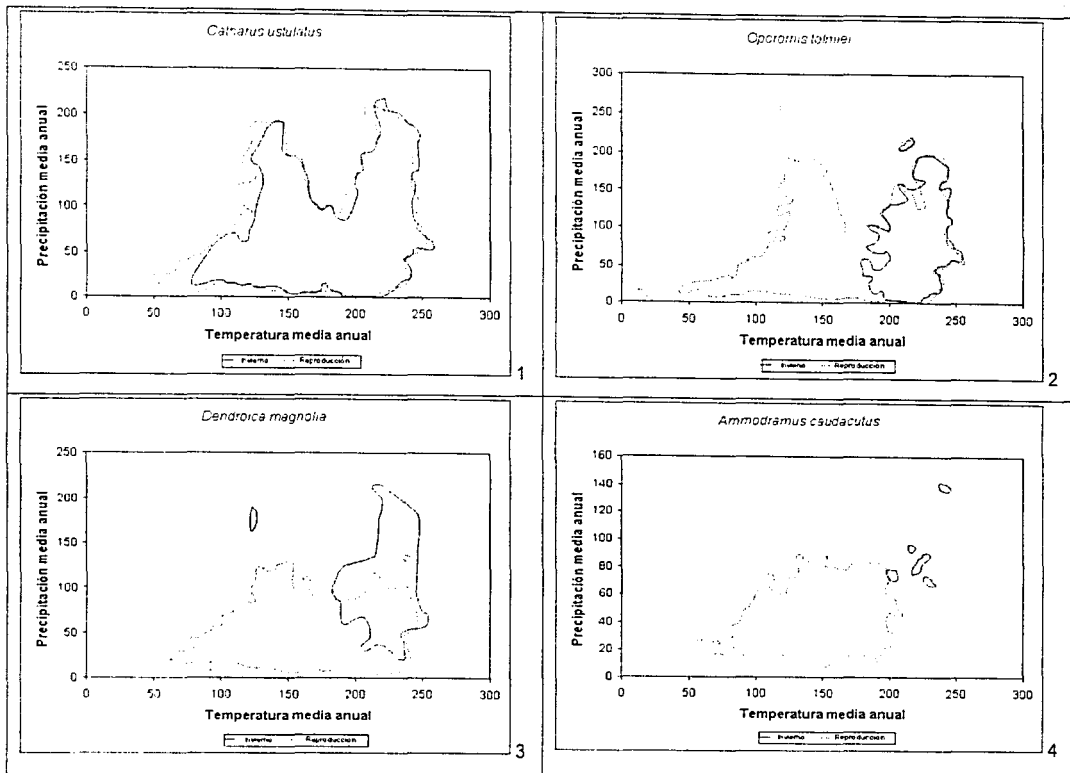


Figura 9 Gráficas de temperatura vs. Precipitación: Patrones descritos a partir de los polígonos trazados a partir de los puntos graficados: 1) Nicho homogéneo, 2) Nicho anidado, 3) Nicho superpuesto y, 4) Nicho disjunto.

Finalmente, con el resultado de la diferencia entre el número de combinaciones de ambas temporadas se elaboró una gráfica; en la cual se tiene que los valores positivos indican una amplitud de nicho mayor en la temporada de invierno y los números negativos representan una amplitud de nicho mayor en la temporada de reproducción. Las unidades en la gráfica están medidas en número de combinaciones únicas de las diez variables utilizadas (Fig. 10). En esta gráfica se observa un gradiente continuo desde la especie que presenta mayor amplitud en la temporada de invierno (*Vermivora celata*) hasta la especie que presenta mayor amplitud de nicho durante la reproducción (*Dendroica magnolia*). En esta gráfica se tiene que la mayoría de las especies incluidas en el estudio presentan una amplitud de nicho mayor en la temporada de reproducción, esto indica que estas especies tienen intervalos más amplios para una o más de las diez variables utilizadas en la generación de los modelos predictivos.

Esta condición describe un panorama en el cual la mayoría de las especies de aves migratorias, al menos las estudiadas en este trabajo, son más específicas a las condiciones ambientales en las cuales se encuentran en la temporada de invierno que en la temporada de reproducción. Es decir, estas aves migratorias ocupan una variedad de hábitat mayor durante la temporada de reproducción, mientras que en el invierno las especies parecen estar restringidas a ciertos tipos de hábitat.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### Amplitud de nicho

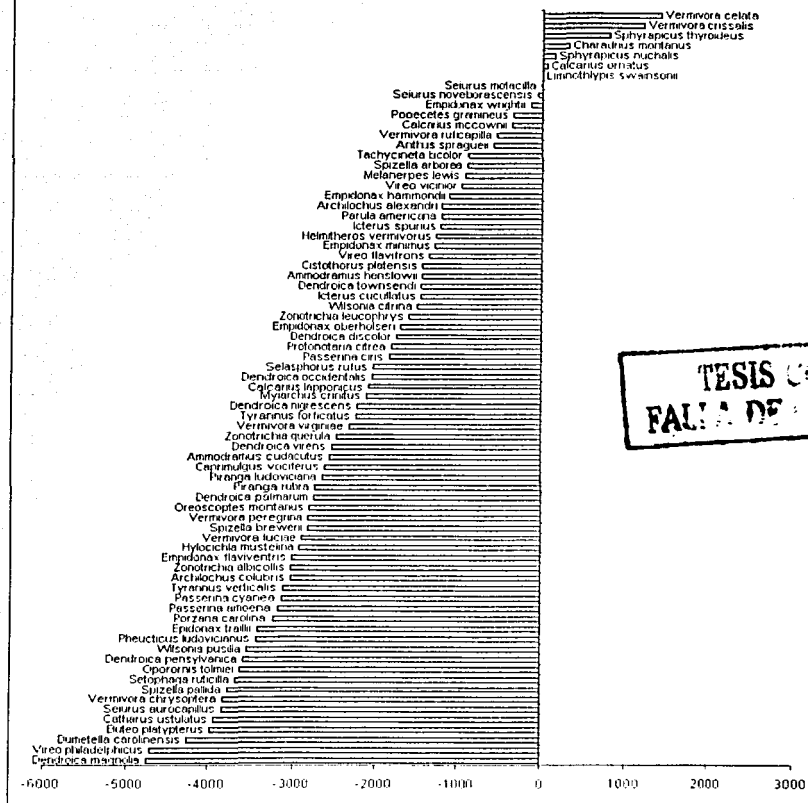


Figura 10. Gráfica de la diferencia de amplitud de nicho entre las temporadas de invierno y de reproducción, calculada por amplitud de nicho en invierno menos la amplitud de nicho en reproducción.

## ANÁLISIS POR GRUPO

*Buteo platypterus* fue la única aguililla incluida en este estudio. Esta especie es una de las que presentan la más marcada diferencia de amplitud de nicho (Fig. 10) y se encuentra dentro del patrón de nicho sobrelapado en el análisis de las gráficas de temperatura y precipitación. Esto puede deberse a que no se incluyó completamente el área de distribución de invierno, ya que esta especie se distribuye hasta Sudamérica (Rappole 1993).

*Porzana carolina* también presenta el patrón de nicho sobrelapado para las gráficas de temperatura y precipitación, y también es una de las especies que presenta una marcada diferencia con mayor amplitud de nicho en la temporada de reproducción. Es posible que el patrón presentado por esta especie se deba al hábitat en el que se distribuye durante su reproducción (cuerpos de agua dulce) y durante el invierno (cuerpos de agua dulce, agua salada y salobre).

En el caso de *Charadrius montanus*, la literatura reporta una distribución más amplia durante la temporada de invierno que durante la reproducción (Rappole 1993); esto también se da en el caso de la amplitud de nicho, ya que es una de las seis especies que tienen una amplitud de nicho mayor en el invierno que durante la reproducción, además de que en su gráfica de temperatura y precipitación muestra el patrón de nicho anidado con el polígono correspondiente al invierno conteniendo al de reproducción.

El tapacaminos incluido en este estudio, *Caprimulgus vociferus*, presenta el patrón de nicho sobrelapado (Apéndice 2) donde el área del polígono de la temporada de reproducción es mayor. En este caso, lo obtenido en el análisis de su amplitud de nicho (Fig. 10), también puede deberse a la no inclusión total de su área de distribución en invierno que abarca hasta Centroamérica.

Se analizaron tres colibríes, dos de los cuales muestran el patrón de nicho anidado en sus gráficas de temperatura y precipitación, *Archilochus alexandri* y *Selasphorus rufus*; mientras que *A. colubris* presenta el patrón de nicho sobrelapado. Los dos primeros se encuentran más arriba en la gráfica de diferencias de amplitud de nicho, pero siempre con una clara diferencia a favor de una amplitud mayor en la temporada de reproducción. Posiblemente las diferencias se deban a que tanto *A. alexandri* como *S. rufus* se reproducen en la costa oeste de Estados Unidos, mientras que *A. colubris* lo hace en el este de Estados Unidos. En este género se aprecia una correspondencia entre la distribución geográfica y el patrón que presentan las especies en sus respectivas gráficas: patrón de nicho sobrelapado para la especie que se reproduce en el este de Estados Unidos y el patrón de nicho anidado para las especies que se

reproducen a el oeste del mismo país. Por otro lado, la literatura (A.O.U 1998) reporta que *A. alexandri* ocupa hábitat similares en ambas temporadas, de la misma manera lo hace *S. rufus*.

Los carpinteros presentan dos patrones: el de nicho anidado (*Sphyrapicus thyroideus* y *Melanerpes lewis*) y el de nicho homogéneo (*S. nuchalis*). Dentro de la gráfica de amplitud de nicho las tres especies se encuentran en la parte superior, siendo que los dos *Sphyrapicus* presentan una diferencia a favor de la temporada de invierno, lo que corresponde a una amplitud de nicho mayor en esta temporada; mientras que *M. lewis* presenta una diferencia positiva no muy grande. Estas tres especies se distribuyen en el lado oeste de Estados Unidos y México en ambas temporadas.

Los mosqueros es uno de los grupos mejor representado en este estudio con nueve especies; de las cuales cinco especies presentan el patrón de nicho homogéneo y en la gráfica de amplitud de nicho se encuentran en la parte media de las especies con mayor amplitud de nicho en la temporada de reproducción. El género *Empidonax* (seis especies) presentó cuatro especies con el patrón de nicho homogéneo (*E. flaviventris*, *E. hammondi*, *E. wrightii* y *E. oberholseri*), tres de las cuales coinciden en que su distribución de reproducción se ubica en el oeste de Estados Unidos. Las otras dos especies de este género (*E. minimus* y *E. traillii*) presentaron el patrón de nicho anidado y su distribución de reproducción corresponde al norte de Estados Unidos y Canadá, por lo que existe una correlación entre el patrón de nicho homogéneo con reproducción al oeste de Estados Unidos y patrón de nicho anidado con reproducción al norte de este país y en Canadá. Un caso especial fue *E. flaviventris*, que también se reproduce en Canadá y alrededor de los Grandes Lagos en Estados Unidos; y presentó el patrón de nicho homogéneo.

*Tachycineta bicolor* fue la única golondrina que se incluyó en el trabajo y presenta un patrón de nicho sobrelapado (Anexo 2) además de que se encuentra en la parte superior de la gráfica de amplitud de nicho, presentando una pequeña diferencia negativa, es decir, que es mayor la amplitud de nicho en la reproducción. Esta especie tienen una amplia distribución tanto en invierno (México, Centroamérica, Antillas y la costa este de Estados Unidos), como en reproducción (Alaska, Canadá, norte y oeste de Estados Unidos).

*Cistolhorus platensis* es otra representante única de su grupo (Trogloditas) y muestra un patrón de nicho sobrelapado en su gráfica de temperatura y precipitación, así como una diferencia negativa en la gráfica de amplitud de nicho. Se distribuye durante la reproducción desde el noreste de Estados Unidos hasta el centro de Canadá; y en el invierno se encuentra al sureste de Estados Unidos, sur y este de México, Centroamérica y norte de Sudamérica.

Los zorzales presentan dos patrones (Anexo 2): de nicho homogéneo, *Catharus ustulatus*; y de nicho sobrelapado, *Hylocicla mustelina*. Ambas especies también se encuentran en la parte baja de la gráfica de amplitud de nicho, ya que presentan una amplitud de nicho claramente mayor la temporada de reproducción que en la de invierno. *H. mustelina* se distribuye en reproducción al este de Estados Unidos, mientras que *C. ustulatus* lo hace en un amplia área que abarca desde Alaska, Canadá y el oeste de Estados Unidos. También se ha reportado que *C. ustulatus* se encuentra preferentemente en hábitat no disturbados durante el invierno (Hutto 1992) y que *H. mustelina* es encontrado al interior y en los bordes de los bosques tropicales (Petit *et al.* 1992), lo que corresponde con los patrones observados.

Dos especies pertenecientes al grupo de los mímidos (Mimidae) presentan cada una un patrón diferente: *Oreoscoptes montanus* presentó el patrón de nicho homogéneo en las gráficas de temperatura y precipitación y tiene una marcada diferencia negativa en la gráfica de amplitud de nicho. *Dumetella carolinensis* presentó un patrón de nicho anidado con el polígono de invierno contenido por el de reproducción (Apéndice 2). Durante la reproducción, *D. carolinensis* tiene una distribución amplia que abarca el sur de Canadá, el centro y el este de Estados Unidos, mientras que *O. montanus* se encuentra más restringido en un área al oeste de Estados Unidos. Para estas dos especies se reporta en la literatura que *O. montanus* se distribuye en hábitat similares en ambas temporadas y que *D. carolinensis* se encuentra en estadios sucesionales tempranos de la vegetación (Petit *et al.* 1992).

La bisbita llanera, *Anthus spragueii*, es también una de las especies que presenta su polígono de la temporada de reproducción menor al de invierno en su gráfica de temperatura y precipitación (patrón de nicho sobrelapado). Sin embargo, en la gráfica de amplitud de nicho tiene una diferencia negativa (a favor de la temporada reproductiva) aunque dicha diferencia no es tan grande. Su distribución geográfica muestra que durante la reproducción se encuentra en un área restringida al sur de Canadá.

Los vireos tienen dos especies (*Vireo flavifrons* y *V. vicinior*) con patrón de nicho sobrelapado en sus gráficas del Apéndice 2, y una especie (*V. philadelphicus*) con el patrón de nicho anidado. Las tres especies tienen una amplitud de nicho mayor en la temporada reproductiva (Fig. 10), sin embargo las dos primeras tienen una diferencia menor que la tercera, posiblemente debido a que para *V. philadelphicus* la literatura reporta que en invierno su distribución es más reducida que en la temporada reproductiva o a que en esta misma temporada, *V. philadelphicus* ocupa más tipos de vegetación distintos que *V. flavifrons*, y durante el invierno estas dos especies son encontradas en los mismos tipos de vegetación;

mientras que *V. vicinior* también guarda la misma relación que las otras dos especies (mayor cantidad de tipos de vegetación en invierno que durante la reproducción) pero se distribuye en tipos de vegetación de climas más secos que las otras dos especies (A.O.U. 1998).

De las 26 especies de chipes (Parrulidae) que se analizaron, 14 mostraron el patrón de nicho anidado de las gráficas de temperatura y reproducción. Estas especies incluyen tanto a *Vermivora chrysoptera*, para la cual se obtuvo una amplitud de nicho claramente mayor en la temporada de reproducción como a *V. celata* y *V. crissalis*, las cuales se encuentran en el otro extremo, con una amplitud de nicho mayor en el invierno. En las gráficas del Apéndice 2 se puede observar que los géneros *Vermivora* y *Dendroica* (los que poseen más especies) muestran una tendencia en particular, de nicho anidado en *Vermivora* y de nicho sobrelapado para *Dendroica*; a pesar de esto no muestran ningún arreglo particular en la gráfica de amplitud de nicho. Las especies que presentaron el patrón de nicho anidado del género *Vermivora*, presentan distribuciones de reproducción muy variadas, como Canadá, el este y oeste de Estados Unidos y el noroeste de México. Por otro lado, las especies del género *Dendroica* que presentaron el patrón de nicho sobrelapado, se reproducen principalmente en Canadá y/o al este de Estados Unidos; mientras que las especies de este género que presentaron el patrón tanto de nicho anidado como de nicho homogéneo, se reproducen del lado oeste de Estados Unidos y en el invierno se encuentran en México y tan sólo una llega hasta Centroamérica (*D. townsendi*).

Sólo dos tangaras fueron consideradas (*Piranga ludoviciana* y *P. rubra*), ambas se comportan de manera similar en los análisis realizados, sus gráficas de temperatura y precipitación mostrando el patrón de nicho anidado y en la gráfica de amplitud de nicho se mantienen juntas con una amplitud mayor en la temporada de reproducción. Ambas especies son encontradas en hábitat no perturbados durante el invierno (Hutto 1992).

Los picogrueros y colorines están representados por cuatro especies (*Passerina ciris*, *P. cyanea*, *P. amoena* y *Pheucticus ludovicianus*), las tres especies del género *Passerina* corresponden al patrón de nicho anidado en las gráficas de temperatura y precipitación, mientras que el picogruero (Gén. *Pheucticus*) presenta un claro patrón de nicho sobrelapado. Estas cuatro especies mostraron una amplitud de nicho mayor en la temporada de reproducción que en la de invierno.

Los gorriones cuentan con nueve especies que muestran claramente mayor amplitud de nicho en la temporada de reproducción, siendo el patrón de nicho sobrelapado el dominante en sus gráficas (Apéndice 2). Se estudiaron tres especies del género *Spizella*, una se distribuye en

Alaska y Canadá durante la reproducción y en Estados Unidos durante el invierno (*S. arborea*); otra que se distribuye al oeste de Estados Unidos y noroeste de Canadá en su temporada de reproducción y al noroeste de México en el invierno (*S. breweri*); y una especie que se reproduce al norte de Estados Unidos y en el centro y sur de Canadá, mientras que en el invierno se desplaza hacia la mayor parte del territorio mexicano (*S. pallida*). *S. arborea* y *S. pallida* presentaron el patrón de nicho sobrelapado, mientras que *S. breweri* el patrón de nicho anidado (Apéndice 2)

Del género *Calcarius*, dos especies de las tres especies estudiadas (*Calcarius ornatus* y *C. mccownii*) muestran el patrón de nicho anidado, mientras que *C. lapponicus* muestra el patrón de nicho sobrelapado. Las dos primeras se encuentran más arriba en la gráfica de amplitud de nicho en comparación con *C. lapponicus*; con *C. ornatus* que presenta una diferencia positiva, lo que significa que su nicho es más amplio en la temporada de invierno. De las tres especies de este género dos de ellas (*C. mccownii* y *C. ornatus*) muestran distribuciones muy parecidas, ambas se reproducen en el centro del continente alrededor de la frontera entre Canadá y Estados Unidos, y durante el invierno se encuentran al sur de Estados Unidos y norte de México. Por su parte, *C. lapponicus* tiene una distribución distinta a la de estas dos especies, se reproduce al Norte de Canadá y Alaska; en invierno esta especie ocupa la parte central de Estados Unidos.

Los bolseros (*Icterus spurius* e *I. cucullatus*) se encuentran en la parte media de la gráfica de amplitud de nicho con una clara diferencia negativa, es decir, con amplitud de nicho mayor en la temporada de reproducción. Sin embargo, una presenta el patrón de nicho sobrelapado (*I. spurius*), y la otra (*I. cucullatus*) el patrón de nicho anidado (Apéndice 2). *I. cucullatus* se reproduce más hacia el sur que *I. spurius*, la primera se reproduce en el norte de México y al suroeste de Estados Unidos, mientras que la segunda lo hace en todo el centro y este de los Estados Unidos y al noroeste de México. *I. cucullatus* se ha encontrado en hábitat agrícolas durante el invierno.



## DISCUSIÓN

El estudio de la biología de la migración se ha desarrollado de manera importante en los últimos años ocupándose de los aspectos ecológicos durante la temporada de reproducción y la de no reproducción por separado (Rappole 1995). La gran mayoría de los estudios se han ocupado de caracterizar los ambientes que ocupan las aves migratorias en las distintas temporadas (Hutto 1980, Rappole y Warner 1980, Terborgh 1980), de realizar modelos del nicho ecológico de estas especies (Joseph y Stockwell 2000) o de comparar estos modelos (Nakazawa *et al.* enviado). Se ha podido apreciar que existen diferencias en el hábitat que ocupan dependiendo de la temporada de que se trate (Keast 1980). Sin embargo, ninguno de estos trabajos han propuesto una forma de medir o cuantificar de alguna forma la amplitud del nicho de dichas especies.

El concepto de nicho como fue definido por Hutchinson (1957), considera que cada punto incluido dentro del hipervolumen corresponde a un estado del ambiente en el que cierta especie puede existir indefinidamente; lo que puede ser utilizado como herramienta para lograr medir la amplitud del nicho. Es decir, si se pueden contar todos los puntos que forman parte del hipervolumen de una especie (eliminando a los puntos con características similares), entonces es posible tener una medida comparable de la amplitud del nicho de esta especie. Estas bases se consideraron para diseñar un método que permitió medir y comparar las amplitudes de nicho de las especies de aves migratorias en las dos temporadas analizadas.

El resultado de este método se observa en la figura 10, en la cual se observa un gradiente continuo desde las especies que presentan mayor amplitud de nicho durante el invierno hasta las que lo hacen durante la reproducción. Estas diferencias en la amplitud de nicho son evidentes, lo cual puede estar fundamentado en que ocupan hábitat diferentes en cada una de las temporadas.

Existe evidencia de que algunas especies migratorias presentan una mayor plasticidad en cuanto a sus hábitos y a los hábitat que ocupan durante el invierno a la que muestran durante la temporada de reproducción (Keast 1980). Por otro lado, Fitzpatrick (1980) encontró que algunas de las especies de tiránidos migratorios presentan una segregación bien definida del hábitat que ocupan durante el invierno, aunque ocupan hábitat semejantes a los que ocupan durante la temporada de reproducción. Rappole *et al.* (1993) enumeraron una serie de ejemplos en los cuales la distribución durante el invierno es más reducida que durante la reproducción. Hutto (1980) también presentó datos sobre el uso de los distintos hábitat existentes en los sitios de invierno por las aves migratorias: mostrando que existen especies que presentan un amplio



intervalo de ocupación de éstos y otras especies que se restringen a un pequeño número de ellos.

Estos trabajos ilustran la variedad que existe en el uso del hábitat por las aves migratorias, algunas de ellas utilizan una amplia gama de los hábitat disponibles (generalistas) y otras de ellas se restringen a algunos de ellos (especialistas) (Hutto 1980, Fitzpatrick 1980, Ricklefs 1996). Según los resultados de la gráfica de la figura 10, la mayoría de las aves migratorias son generalistas durante su temporada de reproducción, es decir, aprovechan mayor cantidad de hábitat que en el invierno.

En el cuadro 1 se observan tres tendencias frente a los patrones de las gráficas de temperatura vs. precipitación, definidas significativamente (Apéndice 2): una la presenta la familia Parulidae, en la que la mayor cantidad de especies presentan el patrón definido como de nicho anidado; la familia Emberizidae presentan la única especie con el patrón definido como de nicho disyunto (*Ammodramus caudacutus*) y los mayores porcentajes se presentan tanto en el patrón de nicho anidado como en el de nicho solapado; y la familia Tyrannidae presenta mayor proporción de especies dentro del patrón de nicho homogéneo.

Esta diferencia puede estar debiendo a, por lo menos dos causas: 1) la biología de estas especies, y 2) a que son distintos estados evolutivos de los sistemas migratorios, como los discutidos por Levey y Stiles (1992) y Nakazawa *et al.* (enviado).

La primera de estas causas es explicada a través del uso diferencial del hábitat por las especies dependiendo de la temporada (especialistas y generalistas), discutida anteriormente.

De acuerdo con la teoría de la evolución de los sistemas migratorios de Levey y Stiles (1992), las aves comenzaron a realizar migraciones hacia sitios neárticos ocupando hábitat disponibles y evadiendo las presiones de selección existentes en el neotrópico (Rappole *et al.* 1993). Bajo este escenario con condiciones de menor competencia, las aves migratorias pudieron ocupar hábitat diversos, volviéndose más generalistas durante la temporada de reproducción que durante el invierno.

Nakazawa *et al.* (enviado) proponen un nuevo paso en la hipótesis sobre la evolución de los sistemas migratorios de Levey y Stiles (1992). Este nuevo paso propone el cambio de nicho de una temporada a otra por las especies migratorias; con lo que se puede construir una posible secuencia en la evolución de los sistemas migratorios de las aves migratorias neotropicales: 1) la existencia de un ancestro neotropical, 2) la exploración de hábitat disponibles cada vez más hacia el norte similares a los que originalmente habitaba, respondiendo posiblemente a una presión de selección, pero regresando a su área original durante la temporada de invierno, 3)

Evolución a movimientos consistentes respondiendo a estacionales, 4) exploración de hábitat nuevos en los sitios de reproducción, y 5) Ocupación de un nicho en la temporada de reproducción distinto al que ocupa durante el invierno.

Por su parte, Zink (2002) y Rappole *et al.* (2003) proponen que el estudio del origen de la migración debe incluir tanto análisis moleculares y filogenéticos como considerar investigaciones ecológicas y fisiológicas, es necesario, para esto, entender a la migración desde los diferentes procesos que ocurren dentro de esta conducta, como lo son la acumulación de grasa (o hiperfagia), navegación y Zugunruhe; y los elementos del ambiente que intervienen en la regulación del comportamiento migratorio.

Sin embargo, existen trabajos que apoyan la teoría del ancestro tropical con el género *Passerina* (Martínez-Meyer, enviado) y la del ancestro del norte con el género *Calcarius* (Klicka 2003), los cuales se basan en el análisis del cambio de nicho y en la comparación de la filogenia con las distribuciones, respectivamente. Los resultados obtenidos para ambos grupos son diferentes, posiblemente obedeciendo al método utilizado en cada caso, a sus historias evolutivas o a sus hábitos ecológicos. La segunda de estas causas también es considerada por Zink (2002) y Rappole *et al.* (2003), es decir, que la migración ha sido modulada y ha aparecido en la mayoría de los ordenes de aves recientemente.

Del análisis de las gráficas del Anexo 2, se obtuvieron también diferencias marcadas hacia el interior de las familias estudiadas. Los cuatro patrones definidos pueden representar cuatro estados o etapas distintas desde la ocupación de nichos similares hasta el cambio de nicho, los cuales coinciden con las etapas descritas para la evolución de los sistemas migratorios. El primer estado ilustra especies con nichos similares en ambas temporadas (patrón de nicho homogéneo). El segundo de estos estados está representado por especies con nichos de diferente tamaño (patrón de nicho anidado), lo cual puede explicarse por la reducción o la ampliación del nicho de una temporada frente a la otra. El tercer estado es en el que los nichos de ambas temporadas presentan ciertas diferencias (patrón de nicho sobrelapado). El último de los estados muestra nichos distintos para ambas temporadas (patrón de nicho disyunto).

Estos estados se encuentran mencionados en la teoría de los sistemas migratorios (Levey y Stiles 1992) a excepción del último, el cual corresponde con el propuesto por Nakazawa *et al.* (enviado), es decir, los patrones observados en las gráficas del Apéndice 2 apoyan tanto a la teoría original como al último estado en la evolución de los sistemas migratorios.

De las relaciones encontradas entre la distribución de las especies en sus dos temporadas y el patrón presentado (gráficas de precipitación y temperatura) se obtiene que, a pesar de que se observan ciertas tendencias dentro de las familias hacia cierto patrón de los cuatro descritos, las tendencias son más fácilmente observables al interior de cada uno de los géneros, posiblemente a las diferencias ecológicas que presentan las especies de las distintas familias. Esto se observa en géneros como *Empidonax*, *Vermivora* y *Dendroica*, donde la mayoría de sus especies presentan un patrón común: *Empidonax* con el patrón de nicho homogéneo, *Vermivora* con el de nicho anidado y *Dendroica* con el de nicho sobrelapado.

Las tendencias observadas en estos tres géneros y en otros géneros más (e.g. *Spizella* y *Calcaricus*) muestran que puede existir correspondencia entre el patrón correspondiente y la distribución geográfica de la especie; pero es claro que el tipo de correspondencia que existe entre ambos (patrón y distribución) depende del grupo, es decir, en cada género se observa una relación particular, mientras que algunas es el sitio de reproducción el que parece estar influyendo en el patrón existente en la temperatura y precipitación (e.g. *Dendroica*); en otras es la distancia entre el sitio de reproducción y el de invierno (e.g. *Spizella*); y en otros casos es la localización de ambos sitios (e.g. *Calcaricus*).

Gracias a que la medición y comparación de la amplitud de nicho así como el análisis de las características del nicho (temperatura y precipitación) fueron logrados con la utilización del algoritmo GARP para obtener los modelos y las distribuciones potenciales de las especies estudiadas, se evitó que se acentuaran las diferencias en cuanto a número de registros, entre Canadá, Estados Unidos y México obtenidas únicamente con los puntos de registro de dichas especies.

La generación de modelos permitió la comparación de las condiciones ambientales del área de distribución de las especies y no sólo las existentes en los puntos de colecta. En general, se contó con mayor número de localidades para la temporada de reproducción que para la de invierno, lo cual pudo repercutir en la generación de los modelos del nicho.

A pesar de esto, la generación de los modelos del nicho es una herramienta que permite comparar los datos amortiguando la disparidad existente en cuanto a la cantidad de registros por temporada, ya que lo que se comparan son los modelos y no los datos puntuales. El hecho de utilizar modelos del nicho ecológico abrió la posibilidad de abstraerlo basado en el concepto de Hutchinson (1957), analizarlo y medir su amplitud; lo cual se había conseguido anteriormente tras la aplicación de fórmulas muy complejas (Ricklefs 1995). La ventaja que presenta este método es la posibilidad de considerar a los píxeles de los mapas como puntos del

hipervolumen (Hutchinson 1957), lo que hace que el análisis y cuantificación de la amplitud del nicho sea más sencillo.

La aparente restricción a ciertos hábitat de las aves migratorias en la temporada de invierno puede ser una clave para dirigir los esfuerzos de conservación de las aves migratorias, ya que se han realizado diversos trabajos en los que se discute sobre la disminución de los números poblacionales de diversas aves migratorias (Hutto 1980, Terborgh 1980, James *et al.* 1992, Johnston y Hagan III 1992, Sauer y Droege 1992, Witham y Hunter Jr. 1992, James *et al.* 1996, Villard y Maurer 1996), y una posible causa puede estar representada por la destrucción de los hábitat de invierno para estas aves, ya que al parecer estas aves son más susceptibles a los cambios ambientales y a la estructura del paisaje en sus sitios de invierno que en los de reproducción (Flather y Sauer 1996).

Sin embargo, también se ha obtenido evidencia de que existe mayor abundancia y/o mayor riqueza de especies migratorias que de especies residentes en ciertos hábitat sucesionales y perturbados (Blake y Loiselle 1992, Hutto 1992, Krincher y William 1992, Petit *et al.* 1992, Robbins *et al.* 1992), sugiriendo que, de igual manera, la presencia de hábitat en estos estadios es importante para la conservación de estas aves.

Por otra parte, se cree que las aparentes disminuciones de algunas de las especies de aves migratorias se debe a la falta de conocimiento de la biología de estas aves (Brawn y Robinson 1996), y también se proponen otras causas de la disminución de sus poblaciones, como el incremento de las tasas de predación y parasitismo (Brawn y Robinson 1996). Esto da indicios de que no sólo la destrucción de hábitat en el Neotrópico es causante de la disminución poblacional, sino que también algunos factores durante la reproducción están actuando de forma negativa sobre los números poblacionales de ciertas especies.

Rappole *et al.* (1993) enfatizan la necesidad de conocer datos sobre la abundancia, distribución y ecología de las aves migratorias durante su fase no reproductiva, ya que esta fase es crítica para la supervivencia para muchas de las especies de aves migratorias neárticas. Debido a que este tipo de información es escasa o en ocasiones nula, se abre la posibilidad de integrar estudios como el que se realiza en el presente trabajo, ya que se pueden obtener datos que pueden ayudar al entendimiento de las ecología de las especies a través de la producción de los modelos del nicho; además de poder ubicar espacialmente los posibles sitios donde se distribuyen las especies.

El método utilizado permite el estudio de ambas áreas de distribución y se pueden realizar, con ayuda de los modelos del nicho, proyecciones hacia los próximos años para

conocer el posible comportamiento de las especies frente al cambio climático (Peterson *et al.* 2001a) y así también dirigir esfuerzos de conservación, eligiéndose áreas importantes para las especies que contengan hábitat conservados en el presente.

#### RECOMENDACIONES PARA FUTUROS ESTUDIOS

Para dar seguimiento de algunos de los resultados obtenidos en la presente tesis se propone la realización de estudios enfocados a la evolución de los sistemas migratorios a nivel de género como los realizados por Nakazawa *et al.* (enviado) y Martínez-Meyer *et al.* (enviado); con géneros como *Vermivora*, *Calcarius* o *Spizella*, incluyendo sus filogenias para aportar evidencia a favor o en contra de la hipótesis de la evolución de los sistemas migratorios de Levey y Stiles (1992).

La relación encontrada entre la distribución y el cambio de nicho por las especies migratorias de una a otra especie debe ser más profundamente estudiada en otros géneros, para confirmar los resultados obtenidos. Además se deben hacer estudios de campo sobre la biología y preferencias de estas especies para contar con información mas completa sobre el hábitat y corroborar el grado de cambio de nicho que se describe en varias de las especies analizadas.

Otras recomendaciones para futuros estudios de este tipo son el uso de coberturas geográficas que coincidan cronológicamente con la temporada en que se realizaron dichos registros; de esta forma se podrán generar modelos más adecuados a las condiciones presentes tanto en la temporada de invierno y de reproducción. Haciendo que estos modelos tengan un mejor punto de comparación. Esto ya fue implementado en los trabajos de Nakazawa *et al.* (enviado) y Martínez-Meyer *et al.* (enviado), en los cuales se aprecia la importancia de construir los modelos de los nichos tomando las condiciones ambientales propias de la temporada que se esté modelando.

## LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. Check-List of North American Birds. American Ornithologists' Union. USA.
- Askins, R. A., D. N. Ewert y R. L. Norton. 1992. Abundance of wintering migrants in fragmented and continuous forests in the U. S. Virgin Islands, p.p. 197-206. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.), *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Austin, M. P.; A. O. Nicholls y C. R. Margules. 1990. Measurement of the realized quantitative niche: Environmental niches of five eucalyptus species. *Ecological Monographs*, 60:161-177.
- Bailey, R. G. 1998. Ecorregions: The ecosystem geography of the oceans and continents. Springer. New York, USA.
- Baker, R. R. 1978. *The evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder & Stoughton, London.
- Beebe, W. 1988. *The book of Naturalists. An anthology of the best Natural History*. Princeton University Press. Princeton. USA.
- Berthold, P. 1993. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press.
- Blake, J. G. y B. A. Loiselle. 1992. Habitat use by Neotropical migrants at La Selva Biological Station and Braulio Carrillo National Park, Costa Rica, p.p. 257-272. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Blake, J. G.; G. J. Niemi y J. M. Hanowski. 1992. Drought and annual variation in bird populations, p.p. 419-430. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Böhning-Gaese, K.; M. L. Taper y J. H. Brown. 1993. Are declines in north American insectivorous songbirds due to causes on the breeding range?. *Cons. Biol.* 7(1):76-86.
- Brawn, J. D. y S. K. Robinson. 1996. Source-sink populations dynamics may complicate the interpretation of long-term census data. *Ecology* 77(1):3-12.
- Busby, J. R. 1991. BIOCLIM- A bioclimatic analysis and prediction system, p.p. 64-68. En: C. R. Margules and M. P. Austin (eds.). *Biological conservation: cost effective biological surveys and analysis*. CSIRO Publications, East Melbourne, Australia.
- Colchero, F. C. 2001. *Análisis de la distribución del berrendo (Antilocapra mexicana) en México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México.

- Cooke, W. W. 1915. Bird Migration. *U.S. Department of Agriculture Bulletin No. 185*. Washington D.C.
- Cohen, D. 1967. Optimization of seasonal migratory behaviour. *American Naturalist* 101:5-18.
- Diamond, A. W. 1995. The Importance of Mexican Habitat for Wintering Canadian Forest Birds. En: Wilson, M. y S. Sader (eds.). *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Maine Agric. Forestr. Exper. Station Publ. US Fish and Wildlife Service Miscellaneous Publication 727.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Macmillan, New York.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI) 2000a. ArcView GIS, V.3.2a. ESRI Inc. California, USA.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI) 2000b. Spacial Analyst, V.2.0a. ESRI Inc. California, USA.
- Faaborg, J. 1988. *Ornithology: An ecological approach*. Prentice Hall. USA.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Wintering of North American Tyrant Flycatchers in the Neotropics, p.p. 67-78. En: A. Keast and E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Flather, C. H. y J. R. Sauer. 1996. Using Landscape ecology to test hypotheses about large-scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology* 77(1):28-35.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gauthereaux, S.A., Jr. 1978. The influence of global climathological factors on the evolution of bird migratory pathways. *Proceedings of the International Ornithological Congress*. 17:517525.
- Gauthereaux, S.A., Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migratory systems, p.p. 93-168. En: D. S. Farner, J. K. King and K. C. Parkes (eds.). *Avian Biology* Vol. 6. Academic Press, New York.
- Gill F. B. 1989. *Ornithology*. W. H. Freeman and Company. USA.
- Gräses, K. 1905. *Der Zug der Vögel*. H. Walter, Berlin.
- Greenberg, R. 1992. Forest migrants in non-forest habitats on the Yucatan Peninsula, p.p. 273-286. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427-433.



- Hagan III, J. M. and D. W. Johnston (eds.). 1992. *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press. USA.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Population Studies: Animal Ecology and Demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22:415-27.
- Hutto, R. L. 1980. Winter habitat distribution of migratory land birds in Western Mexico, with special reference to small foliage-gleaning insectivores, p.p. 181-203. En: A. Keast and E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Hutto, R. L. 1988. Is tropical deforestation responsible for the reported declines in Neotropical migrant populations? *Amer. Birds* 42:375-79.
- Hutto, R. L. 1992. Habitat distribution of migratory landbird species in western Mexico, p.p. 221-239. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- James, F.; D. A. Wiedenfeld; C. E. McCulloch. 1992. Trends in breeding populations of warblers: Declines in the southern highlands and increases in the lowlands, p.p. 43-56. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- James, F.; C. E. McCulloch; D. A. Wiedenfeld. 1996. New approaches to the analysis of population trends in land birds. *Ecology* 77(1):13-27.
- Johnston, D. W. y J. M. Hagan III. 1992. An analysis of long-term breeding bird censuses from eastern deciduous forest, p.p. 75-84. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Joseph, L. y D. Stockwell. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myiarchus swainsoni*) across South America: A new use for museum specimens of migratory birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Proc. Aca. Nat. Scie. Phil.* 150:293-300.
- Keast, A. 1980. Migratory Prulidae: What can Species Co-occurrence in the North Reveal About Ecological Plasticity and Wintering Patterns?, p.p. 457-476. En: A. Keast and E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*.

Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

- Klicka, J., R. M. Zink and K. Winker. 2003. Longspurs and snow buntings: phylogeny and biogeography of a high-latitude clade (*Calcarius*). *Mol. Phyl. and Evol.* 26:165-175.
- Kricher, J. C. and W. E. Davis Jr. 1992. Patterns of avian species richness in disturbed habitats in Belize. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Koeppen, W. 1948. *Climatología*. Fondo de Cultura Ecinómica. México, D. F.
- Lack, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Levey, D. J., and F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist* 140:467-491.
- Lynch, J. F. 1992. Distribution of overwintering Nearctic migrants in the Yucatan Peninsula, II: Use of native and human-modified vegetation, p.p. 178-195. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York.
- Martinez-Meyer, E. 2002. *Evolutionary trends in ecological niches of Species*. Tesis de doctorado. University of Kansas. Kansas, USA.
- Martinez-Meyer, E.; A. T. Peterson & A. G. Navarro-Sigüenza. 2003. Directionality of evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (Aves: Cardinalidae). *Proc. Royal Soc. Lond. Biol. Sci.*
- Mayr, E. 1989. The contributions of birds to evolutionary theory. pp 2718-2723. En: *H. Ouellet (ed.) Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.* Vol. II. Univ. Ottawa Press, Ottawa, Canada.
- Mayr, E. 1997. *Evolution and the Diversity of Life*. The Beñknap Press of Harvard University Press. USA.
- Microsoft Corporation 1999a. *Microsoft Access 2000 (9.0.2812)*.
- Microsoft Corporation 1999b. *Microsoft Excel 2000 (9.0.2812)*.
- Microsoft Corporation 1999c. *Microsoft Word 2000 (9.0.2812)*.
- Moore, D. M.; B. G. Less y S. M. Davey. 1991. A new method for predicting vegetation distributions using decision tree analysis in a geographic information system. *Environmental Management*. 15:59-71.

- Nakazawa, Y.; A. T. Peterson; E. Martínez-Meyer & A. G. Navarro-Sigüenza. Enviado. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: Implications for the evolution of migration. *Auk*.
- National Geographic. 1999. *Field Guide to the Birds of North America*. Washington D.C.
- Navarro S., A. G. y Luis A. Sánchez-González. 2003. La Diversidad de las Aves de México. Un recurso para estudiar, proteger y admirar.  
<http://ecoturismolatino.com/esp/ecoviajeros/guia/paises/mexico/biodiversidad/fauna/aves2.htm>.
- Navarro S., Adolfo G., Y. J. Nakazawa U. e I. Liebig-Fossas. 2003. Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad, p.p. 115-122. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds), *Una Perspectiva Latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, México D. F.
- Navarro, A.G., A. T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: the atlas of the birds of Mexico. Pp. 207-225 In: Collar, N., C. Fisher, and C. Feare (Eds.) *Why museums matter: avian archives in an age of extinction*. Bulletin British Ornithologists' Club Supplement 123A.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2002 A Mexican case study on a centralised database from world natural history museums. *CODATA Data Science Journal* 1(1): 45-53.  
[http://journals.eecs.qub.ac.uk/codata/Journal/Contents/1\\_1Cont.html](http://journals.eecs.qub.ac.uk/codata/Journal/Contents/1_1Cont.html).
- Orejuela, J. E.; R. J. Raitt y H. Alvarez. 1980. Differential use by North American migrants of three types of Colombian Forest, p.p. 253-264. En: A. Keast and E. Morton (eds.), *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599-605.
- Peterson, A. T.; A. G. Navarro-Sigüenza y H. Benítez-Díaz. 1998. The need for continued scientific collecting; a geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* 140:288-294.
- Peterson, A. T. Y K. P. Cohoon. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*. 117: 159-164.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285:1265-1267.

- Peterson, A. T., V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, J. Bartley, R. H. Buddemeier, and A. G. Navarro-Siguenza. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*.
- Peterson, A. T., and D. A. Vieglais. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience* 51:363-371.
- Petit, D. R.; L. J. Petit y K. G. Smith. 1992. Habitat associations of migratory birds overwintering in Belize, Central America, p.p. 247-256. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Powell, G. V. N.; J. H. Rappole y S. A. Sader. 1992. Neotropical migrant landbird use of lowland Atlantic habitats in Costa Rica: A test of remote sensing for identification of habitat, p.p. 287-298. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Rapoport E. H. y J. A. Monjeau. 2001. Aerografía, pp. 129-145. En: Llorente B., J. y J. J. Morrone. (eds). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias. México, D.F.
- Rappole, J. H. y D. W. Warner. 1980. Ecological aspects of migrant bird behavior in Veracruz, Mexico. En: A. Keast and E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Rappole, J. H.; E. S. Morton y M. A. Ramos. 1992. Density, philopetry, and population estimates for songbird migrants wintering in Veracruz, p.p. 337-344. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy III y J. L. Rous. 1993. *Aves Migratorias Neárticas en los Neotrópicos*. Conservation and Research Center.
- Rappole, J. H. 1995. *The ecology of Migrant birds: A Neotropical Perspective*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Rappole, J. H., B. Helm y M. A. Ramos. 2003. An integrative framework for understanding the origin and evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology* 34(1):124-126
- Ricklefs, R. E. 1972. Latitudinal variation in breeding productivity of the Rough-winged Swallow. *Auk* 89:826-936.
- Ricklefs, R. E. 1996. *Ecology*. W. H. Freeman and Company. USA.

- Robbins, C. S., B. A. Dowell, D. K. Dawson, J. A. Colón, R. Estrada, A. Sutton, R. Sutton and D. Weyer. 1992. Comparison of Neotropical migrant landbird populations wintering in tropical forest isolated forest fragments, and agricultural habitats, p.p. 207-220. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Robbinson, S. K. 1992. Population dynamics of breeding Neotropical migrants in a fragmented Illinois landscape, p.p. 408-418. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Root, T. 1988. Atlas of Wintering North American Birds: An analysis of Christmas bird count data. University of Chicago Press. USA.
- Sauer, J. R. y S. Droege. 1992. Geographic patterns in population trends of Neotropical migrants in North America, p.p. 26-42. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Schüz, E., P. Berthold, E. Gwinner and H. Oelke. 1971. *Grundriß der Vogelzunkunde*. Parey, Berlin-Hamburg.
- Sherry, T. W. y R. T. Holmes. 1992. Population fluctuations in a long-distance Neotropical migrant: Demographic evidence for the importance of breeding season events in the American Redstart, p.p. 431-442. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Sherry, T. W. y R. T. Holmes. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of Neotropical-Nearctic migrant birds. *Ecology* 77(1):36-48.
- Sibley, D. A. 2001. *The Sibley Guide to Bird Life & Behavior*. National Audubon Society. USA.
- Stockwell, D. R. B.; S. M. Davey; J. R. Davis e I. R. Noble. 1990. Using instructions of decision trees to predict greater glider density. *AI Applications in Natural Resource Management*. 4:33-43.
- Stockwell, D. R. B. e I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Math. Comp. Simul.* 33:385-390.
- Stockwell, D. R. B. 1993. LSB: Bayesian learning system for rapid expert system development. *Expert Systems with Applications*. 6:137-148.
- Stockwell, D. R. B. 1995. Fundamental of inferential Modelling. <http://www.sdsc.edu/>

- Stockwell, D. R. B. y D. Peters. 1999. The GARP modeling System: Problems and Solutions to Automated Spatial Prediction. *Int. J. Geographical Information Science*. 13(2):143-158
- Terborgh, J. W. 1980. The conservation status of Neotropical migrants: Present and future, p.p. 21-30. En: A. Keast and E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Thomas, L. 1996. Monitoring long-term population change: why are there so many analysis methods?. *Ecology* 77(1):49-58.
- Van Tyne, J. and A. J. Berger. 1975. *Fundamentals of Ornithology*. John Wiley & Sons. USA.
- Villard, M. y B. A. Maurer. 1996. Geostatistics as a tool for examining hypothesized declines in migratory songbirds. *Ecology* 77(1):59-68.
- Wallace, A. R. 1874. Letter on migration of birds. *Nature* 10:459.
- Wilson, M. y S. Sader (eds.). 1995. *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Maine Agric. Forestr. Exper. Station Publ. US Fish and Wildlife Service Miscellaneous Publication 727.
- Witham, J. W. y M. L. Hunter Jr. 1992. Population trends of Neotropical migrant landbirds in northern coastal New England, p.p. 85-95. En: J. M. Hagan III and D. W. Johnston (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Wolfon, A. 1948. Bird migration and the concept of continental drift. *Science* 108:23-30.
- Zink R. M. 2002. Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology*. 33:433-436.

## APÉNDICE 1

Especies incluidas en el estudio. Se muestra el número de localidades de registro de las especies en ambas temporadas y el patrón determinado para las gráficas de temperatura y precipitación de cada especie (T-P).

FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	No. Loc. Inv.	No. Loc. Reprod.	T-P
Accipitridae	<i>Buteo platypterus</i>	Aguiluila alada	25	1304	Nicho sobrelapado
Rallidae	<i>Porzana carolina</i>	Polluela sora	42	898	Nicho sobrelapado
Charadriidae	<i>Charadrius montanus</i>	Chorlito llanero	22	80	Nicho anidado
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus vociferus</i>	Tapacaminos cuerproruin	64	893	Nicho sobrelapado
Apodidae	<i>Archilochus colubris</i>	Colibri gorjirrubí	42	2021	Nicho sobrelapado
	<i>Archilochus alexandri</i>	Colibri barbinegro	33	56	Nicho anidado
	<i>Selasphorus rufus</i>	Zumbador rojo	67	427	Nicho anidado
Picidae	<i>Sphyrapicus thyroideus</i>	Chupasavia de Williamson	29	47	Nicho anidado
	<i>Sphyrapicus nuchalis</i>	Chupasavia nuquirrojo	55	400	Nicho homogéneo
	<i>Melanerpes lewis</i>	Carpintero de Lewis	26	215	Nicho anidado
Tyrannidae	<i>Empidonax flaviventris</i>	Mosquero vientre amarillo	43	497	Nicho homogéneo
	<i>Empidonax minimus</i>	Mosquero mínimo	171	1811	Nicho anidado
	<i>Empidonax traillii</i>	Mosquero saucero	33	1804	Nicho anidado
	<i>Empidonax hammondi</i>	Mosquero de Hammond	126	555	Nicho homogéneo
	<i>Empidonax wrightii</i>	Mosquero gris	68	45	Nicho homogéneo
	<i>Empidonax oberholseri</i>	Mosquero oscuro	109	629	Nicho homogéneo
	<i>Myiarchus cinetus</i>	Copetón viajero	21	2546	Nicho homogéneo
	<i>Tyrannus verticalis</i>	Tirano occidental	25	1524	Nicho anidado
	<i>Tyrannus forficatus</i>	Tirano-lijereta rosado	24	360	Nicho sobrelapado
Vireonidae	<i>Vireo flavifrons</i>	Vireo gorjiamarillo	12	1616	Nicho sobrelapado
	<i>Vireo philadelphicus</i>	Vireo de Filadelfia	4	328	Nicho anidado
	<i>Vireo vicinior</i>	Vireo gris	9	80	Nicho sobrelapado
Hirundinidae	<i>Tachycineta bicolor</i>	Golondrina arbolera	34	56	Nicho sobrelapado
Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	Saltapared sabanero	33	607	Nicho sobrelapado
Turdidae	<i>Caltharus ustulatus</i>	Zorzalito de Swanson	100	177	Nicho homogéneo
	<i>Hylocichla mustelina</i>	Zorzalito manchado	33	2009	Nicho sobrelapado

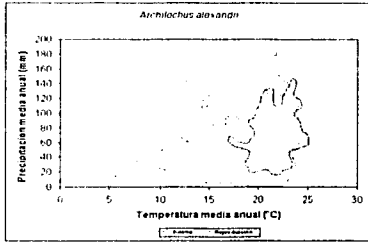
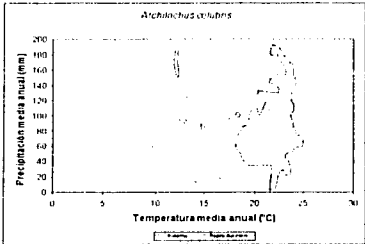
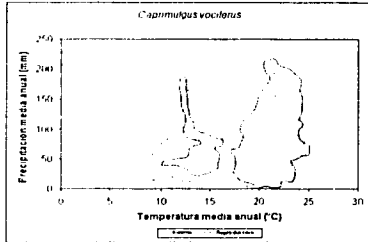
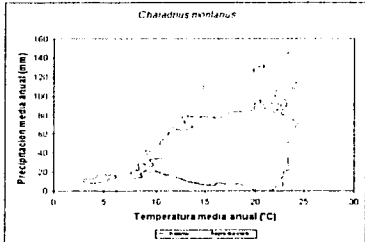
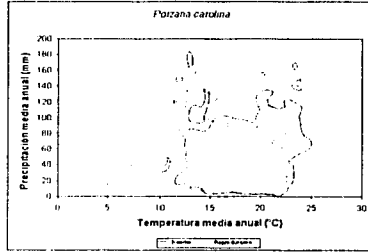
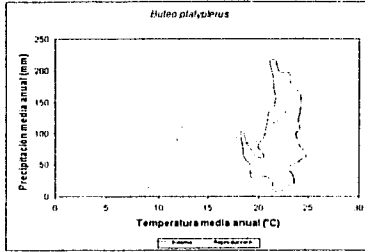
FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	No. Loc. Inv.	No. Loc. Reprod.	T-P
Mimidae	<i>Dimetella carolinensis</i>	Pájaro-gato gris	55	2694	Nicho anidado
	<i>Oreoscoptes montanus</i>	Cuillacoche de Artemesia	48	459	Nicho homogéneo
Motacillidae	<i>Anthus spragueii</i>	Bisbita de Sprague	8	190	Nicho sobrelapado
Parulidae	<i>Vermivora chrysoptera</i>	Chipe alidorado	2	438	Nicho anidado
	<i>Vermivora peregrina</i>	Chipe peregrino	25	651	Nicho anidado
	<i>Vermivora celata</i>	Chipe corona-naranja	221	931	Nicho anidado
	<i>Vermivora ruficapilla</i>	Chipe de Nashville	111	1114	Nicho sobrelapado
	<i>Vermivora crissalis</i>	Chipe colmense	13	6	Nicho anidado
	<i>Vermivora luciae</i>	Chipe de Lucy	20	79	Nicho anidado
	<i>Vermivora virginiae</i>	Chipe de Virginia	19	139	Nicho anidado
	<i>Parula amercana</i>	Parula norteña	24	1400	Nicho anidado
	<i>Dendroica pensylvanica</i>	Chipe flanquicastaño	7	1141	Nicho sobrelapado
	<i>Dendroica magnolia</i>	Chipe de Magnolia	46	898	Nicho sobrelapado
	<i>Dendroica nigrescens</i>	Chipe negrigris	63	427	Nicho anidado
	<i>Dendroica townsendi</i>	Chipe de Townsend	71	392	Nicho homogéneo
	<i>Dendroica occidentalis</i>	Chipe cabeciamarillo	52	213	Nicho anidado
	<i>Dendroica virens</i>	Chipe dorsiverde	58	104	Nicho sobrelapado
	<i>Dendroica discolor</i>	Chipe pradero	13	1023	Nicho sobrelapado
	<i>Dendroica palmarum</i>	Chipe playero	23	211	Nicho sobrelapado
	<i>Protonotaria citrea</i>	Chipe protonotario	3	629	Nicho anidado
	<i>Seiurus aurocapillus</i>	Chipe-suelero coronado	58	1984	Nicho sobrelapado
	<i>Seiurus noveboracensis</i>	Chipe-suelero charquero	41	1084	Nicho homogéneo
	<i>Seiurus motacilla</i>	Chipe-suelero arroyero	51	850	Nicho anidado
	<i>Sotophaga ruticilla</i>	Pavito migratorio	37	1873	Nicho sobrelapado
	<i>Helmitheros vermivorus</i>	Chipe gusanero	27	560	Nicho sobrelapado
	<i>Limothlypis swainsonii</i>	Chipe de Swainson	14	198	Nicho homogéneo
<i>Oporornis tolmiei</i>	Chipe de Tolmie	127	652	Nicho anidado	
<i>Wilsonia citrina</i>	Chipe encapuchado	32	860	Nicho anidado	
<i>Wilsonia pusilla</i>	Chipe de Wilson	190	1061	Nicho anidado	



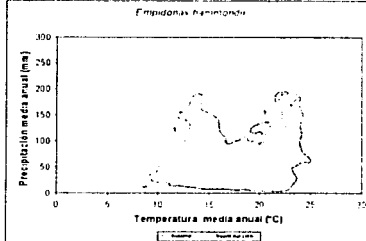
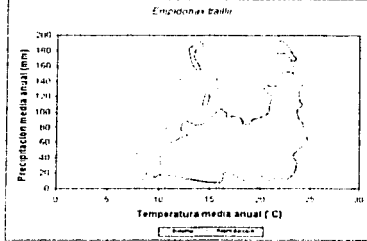
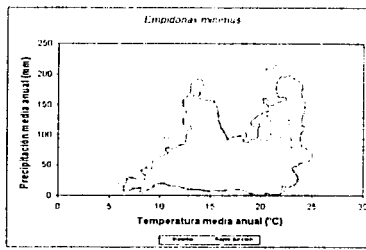
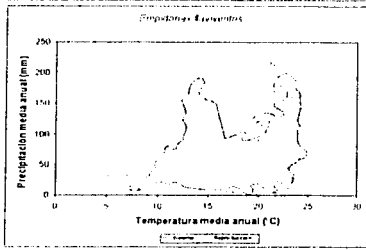
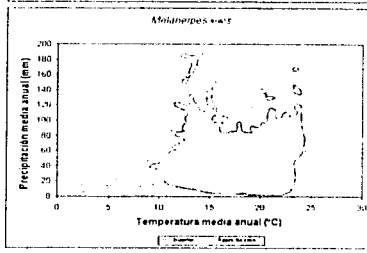
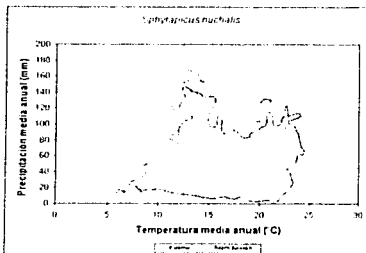
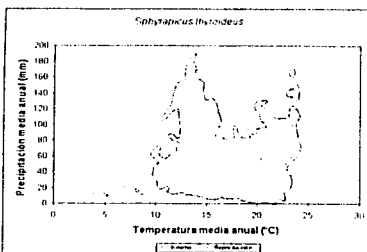
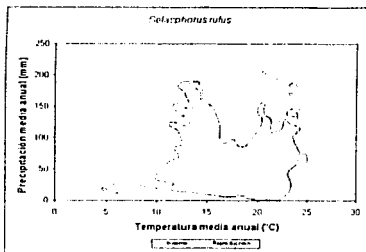
FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	NOMBRE COMÚN	No. Loc. Inv.	No. Loc. Reprod.	T-P
Thraupidae	<i>Piranga rubra</i>	Tángara roja	141	1089	Nicho anidado
	<i>Piranga ludoviciana</i>	Tángara occidental	104	924	Nicho anidado
Emberizidae	<i>Spizella pallida</i>	Gorrón pálido	96	714	Nicho sobrelapado
	<i>Spizella breweri</i>	Gorrón de Brewer	35	625	Nicho anidado
	<i>Spizella arborea</i>	American Tree Sparrow	105	114	Nicho sobrelapado
	<i>Poecetes gramineus</i>	Gorrón coliblanco	95	2177	Nicho sobrelapado
	<i>Ammodramus caudaculus</i>	Gorrón coligudo	5	177	Nicho disyunto
	<i>Ammodramus henslowii</i>	Gorrón de Henslow	5	313	Nicho sobrelapado
	<i>Zonotrichia querula</i>	Gorrón de Harris	39	13	Nicho anidado
	<i>Zonotrichia albicollis</i>	Gorrón gorjiblanco	27	1076	Nicho homogéneo
	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	Gorrón coroniblanco	227	806	Nicho anidado
	<i>Calcarius mccownii</i>	Escribano de McCown	13	99	Nicho anidado
	<i>Calcarius ornatus</i>	Escribano cuellicastaño	17	215	Nicho anidado
	<i>Calcarius lapponicus</i>	Escribano ártico	45	46	Nicho sobrelapado
	Cardinalidae	<i>Passerina amoena</i>	Colorín lazulita	39	674
<i>Passerina ciris</i>		Colorín siete colores	147	432	Nicho anidado
<i>Passerina cyanea</i>		Colorín azul	148	2325	Nicho anidado
<i>Pheucticus ludovicianus</i>		Picogruaso pechirrosado	81	1624	Nicho sobrelapado
Icteridae		<i>Icterus spurius</i>	Bolsero castaño	73	1926
	<i>Icterus cucullatus</i>	Bolsero cuculado	107	265	Nicho anidado

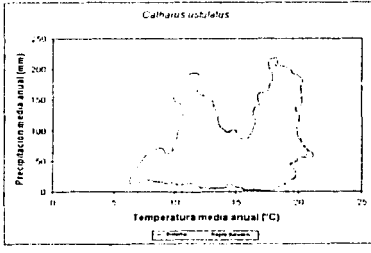
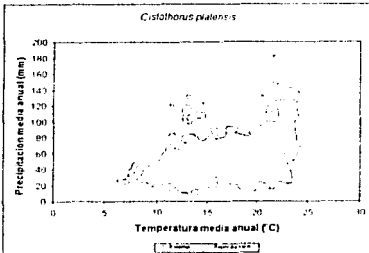
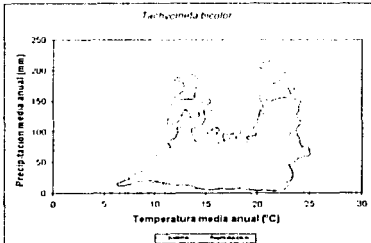
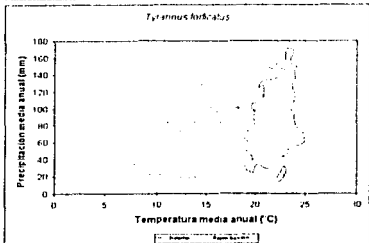
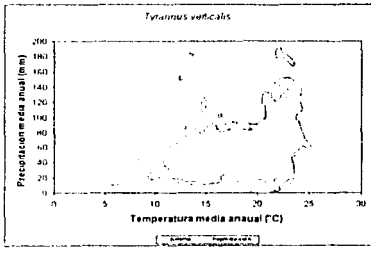
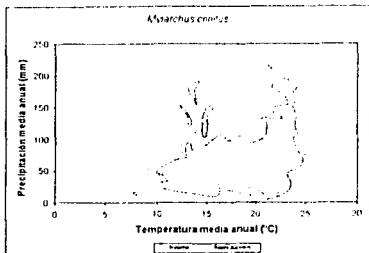
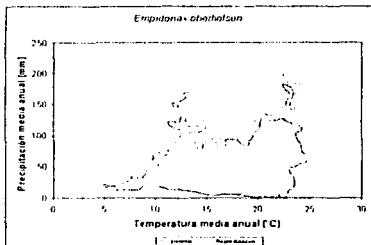
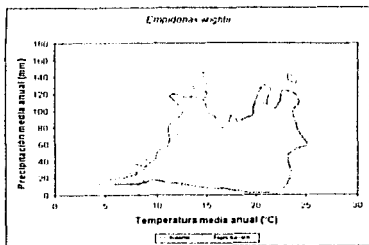
## APÉNDICE 2

Polígonos obtenidos a partir de las gráficas de temperatura media anual X precipitación media anual para cada especie en ambas temporadas.

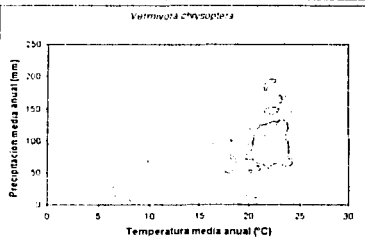
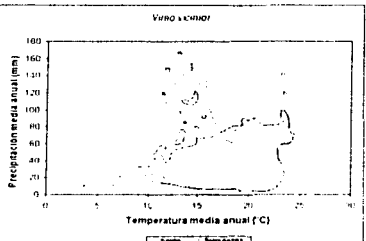
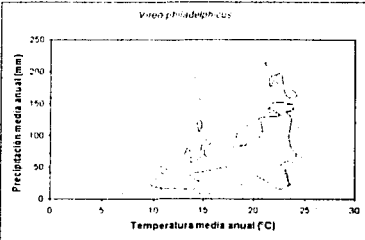
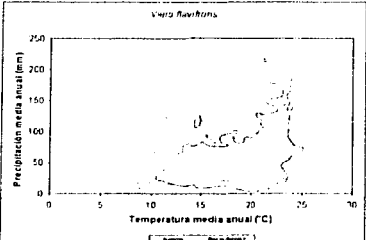
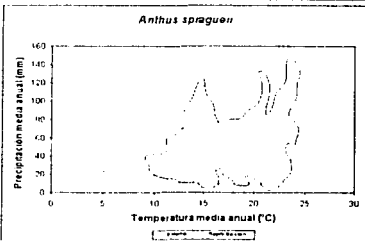
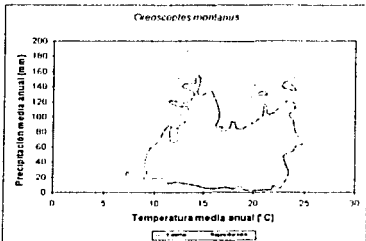
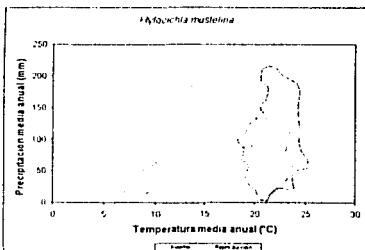
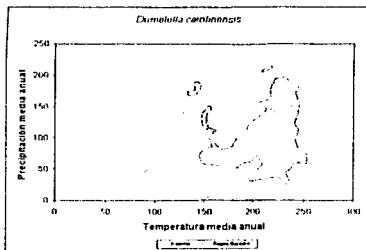


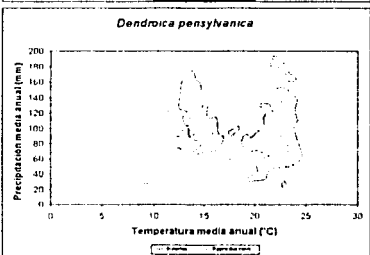
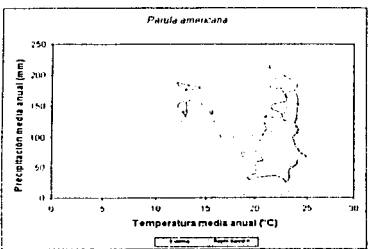
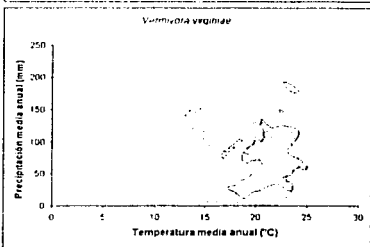
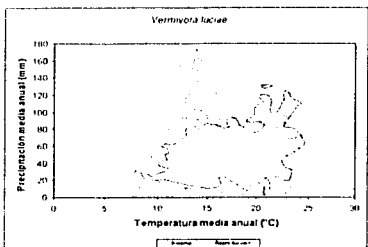
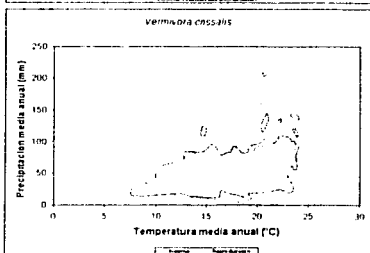
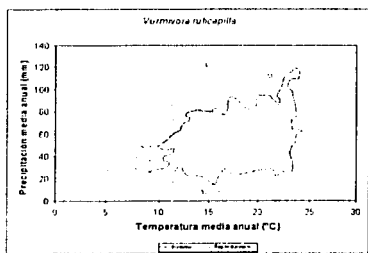
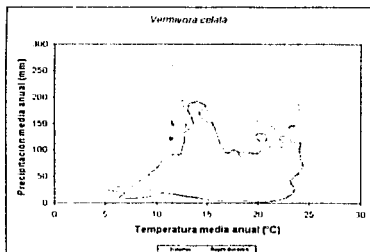
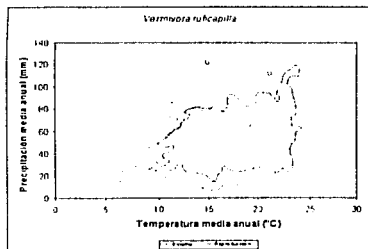
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

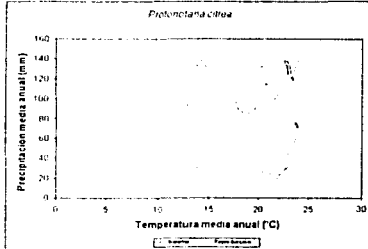
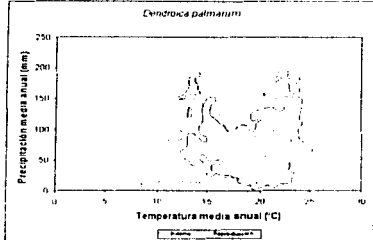
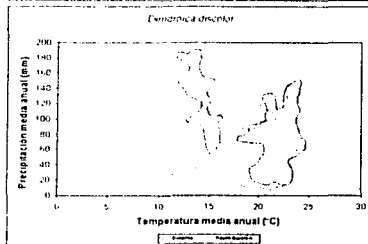
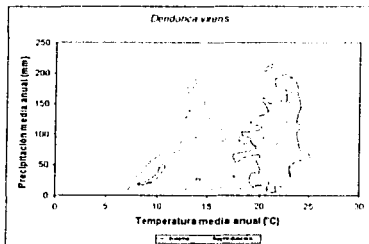
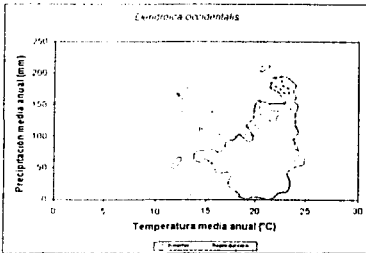
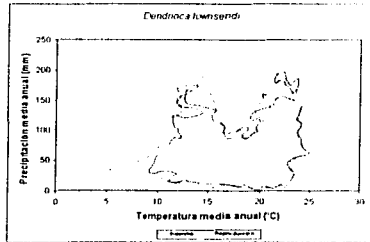
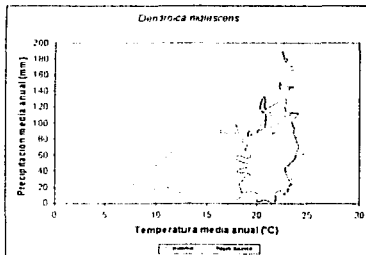
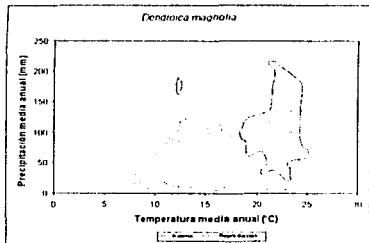


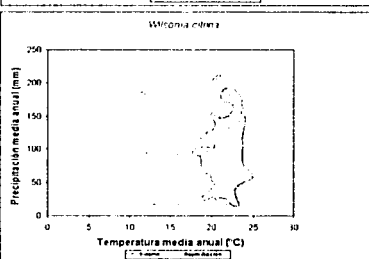
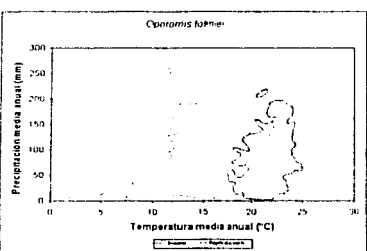
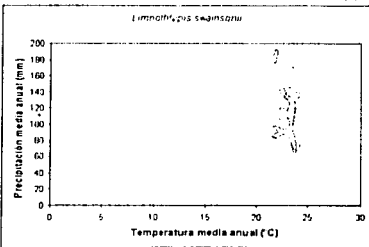
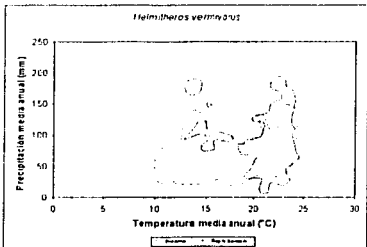
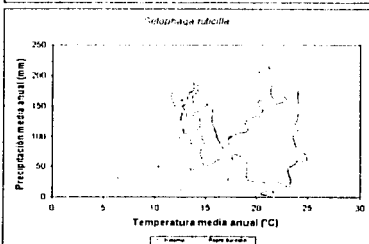
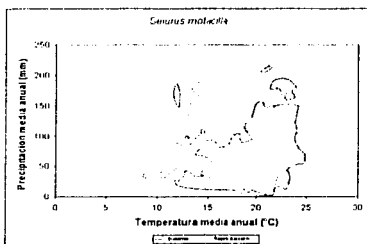
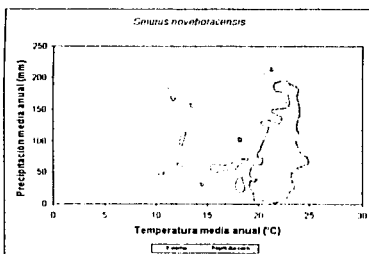
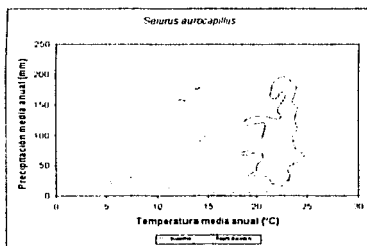


TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

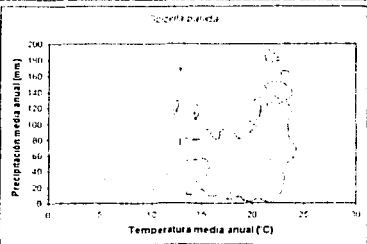
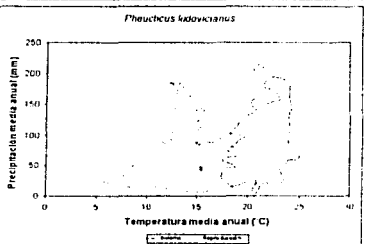
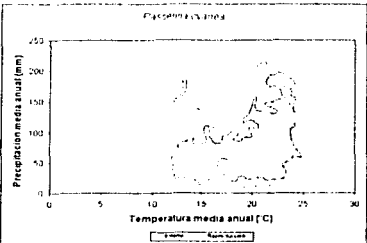
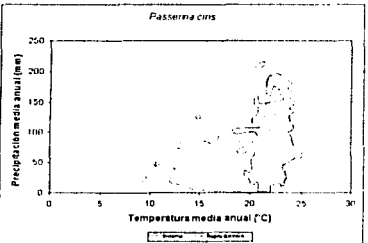
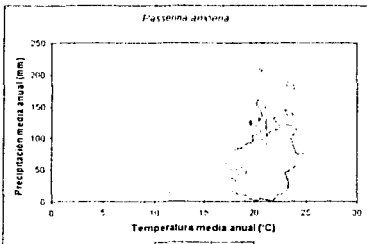
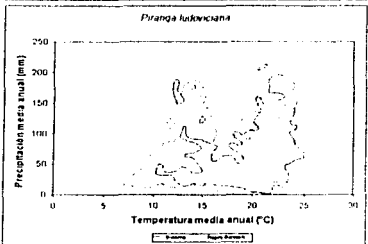
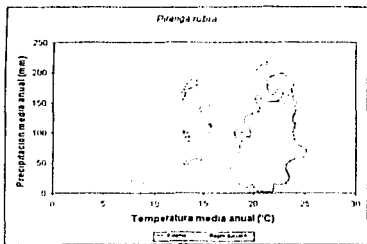
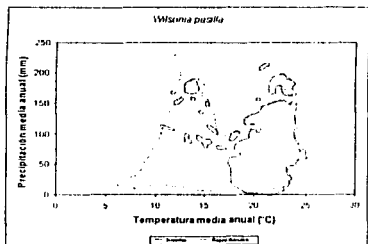


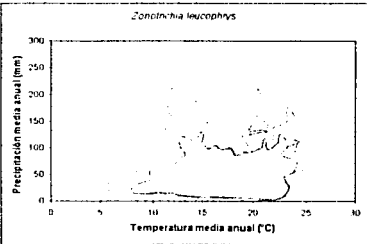
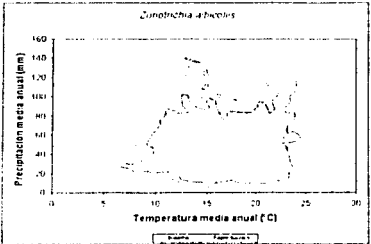
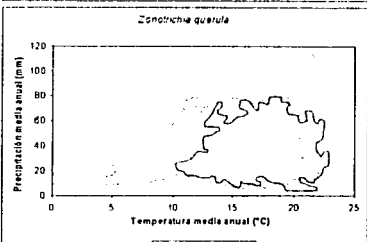
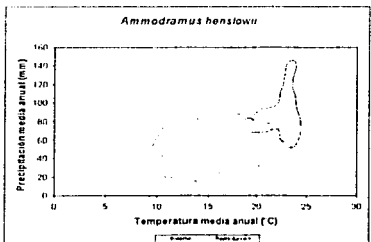
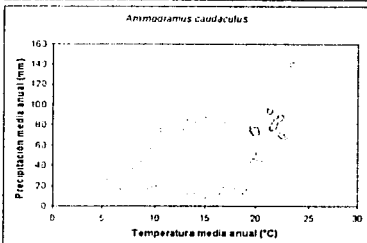
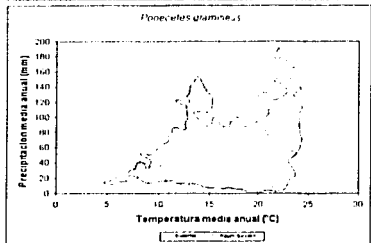
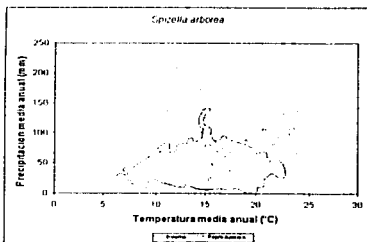
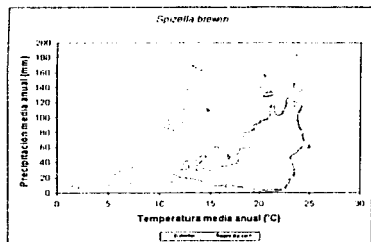


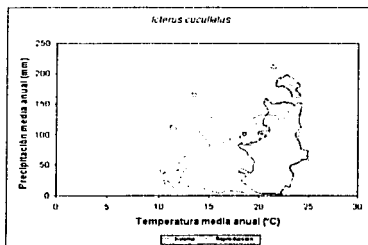
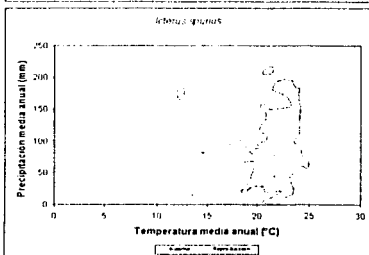
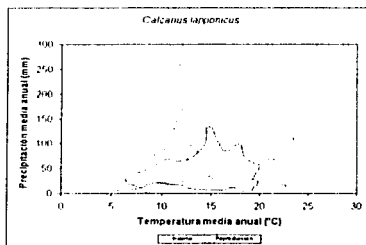
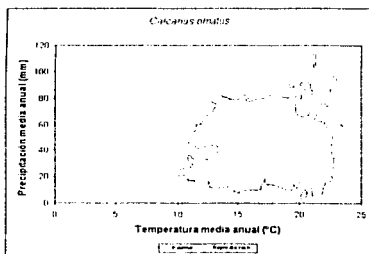
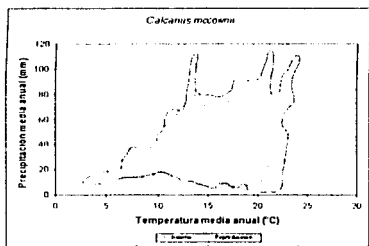












TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN