

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---



**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Diferencias en las preferencias de hábitat  
entre especies de aves residentes y  
migratorias en dos regiones del centro y sur  
de México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A:**

**VERÓNICA DANIELA MORALES SALCEDO**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**

**Cd. Mx. 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

Datos del alumno

Morales

Salcedo

Verónica

Daniela

3142181216

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

1. Datos del tutor

Dr.

José Jaime

Zúñiga

Vega

2. Datos del sinodal 1

Dra.

Blanca Estela

Hernández

Baños

3. Datos del sinodal 2

Dr.

Luis Antonio

Sánchez

González

4. Datos del sinodal 3

Dr.

Sergio Iván

Ancona

Martínez

5. Datos del sinodal 4

Dr.

Edgar Javier

González

Liceaga

6. Datos del trabajo escrito

Diferencias en las preferencias de hábitat entre especies de aves residentes y migratorias en dos regiones del centro y sur de México.

Tesis profesional

86 p

2022

“Puedes ir de acá para allá, pero mientras tú no estés bien, nada de lo que te rodea lo estará”.

~ Remedios Varo.

## AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

El financiamiento para esta investigación provino del proyecto IN201521 “Dinámica espacial y temporal en la presencia y abundancia de vertebrados nativos y exóticos en áreas verdes de la Ciudad de México” apoyado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM.

Adicionalmente, algunos de los datos que utilicé fueron producto del proyecto “Análisis ecosocial de una reserva urbana para la sustentabilidad en el campus de Ciudad Universitaria”, también financiado por el PAPIIT (proyecto IV200117 - IV210117).

También quiero agradecer a las comunidades de Capulálpam de Méndez, Santiago Xiacuí, Santiago Comaltepec y La Trinidad de Ixtlán (UZACHI), la Fundación Rufford y a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Proyecto SPSB).

Y por último y muy importante, agradecer al equipo del Laboratorio de Demografía Animal: Israel Solano Zavaleta, Gonzalo Ángel Ramírez Cruz, Rubén Ortega Álvarez, Pedro Eloy Mendoza Hernández y Mariana Hernández Apolinar.

Finalmente, al Dr. José Jaime Zúñiga Vega como Tutor Principal y a los miembros del jurado: Dra. Blanca Estela Hernández Baños, Dr. Sergio Iván Ancona Martínez, Dr. Edgar Javier González Liceaga y Dr. Luis Antonio Sánchez González.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Quiero agradecer a todas las personas que me acompañaron a lo largo de este extenso camino. Estudiar una carrera científica no es sencillo y con ustedes mi recorrido fue, sin lugar a duda, muy especial.

Agradezco a mi familia: mi madre, Maribel Salcedo; mi padre, Gonzalo Morales; a mi hermano Gonzalo; y a mi hermana Mishell. Quienes me apoyaron con su paciencia y amor desde el principio hasta el final de mi carrera.

Agradezco a mi otra familia: Griselda Cuenca, César Reyes Villegas y Gris Reyes por todo su apoyo y cariño. A pesar de no ser la misma sangre, siempre estuvieron para mí. Especialmente agradezco a César Reyes Cuenca. Gracias por tu tiempo, paciencia, amor y apoyo que me hicieron llegar hasta aquí.

Quiero agradecer a todo el equipo de trabajo que me ayudó con este trabajo. Principalmente a mi asesor, Jaime Zúñiga, y mis compañeros y amigos Israel Solano y Gonzalo Ramírez. Gracias por todo su conocimiento y, sin dudarlo, por los buenos momentos.

Por último, agradezco a todos mis compañeros y amigos que me apoyaron y ayudaron durante la carrera y en mis mejores y peores momentos. Especialmente a Carlos Carbajal, Mariana Correa, Mariana Gutiérrez, Lena Cervantes y Gabriela Reyes. Los aprecio con todo el corazón.



# ÍNDICE

RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN.....	10
a) Preferencia o uso de hábitat.....	10
b) Uso y preferencias de hábitat de las aves.....	11
c) Preferencias de hábitat de aves migratorias.....	12
OBJETIVOS.....	17
Objetivo General.....	17
Objetivos Específicos.....	17
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	18
MÉTODOS.....	18
a) Sitios de estudio.....	18
b) Métodos de campo.....	21
c) Especies de estudio.....	22
d) Modelos de ocupación.....	22
e) Métodos filogenéticos comparativos.....	28
I. Filogenia.....	28
II. Estimación de estados ancestrales y señal filogenética.....	29
III. Tasas de diversificación evolutiva a través de modelos Ornstein-Uhlenbeck.....	32
IV. Análisis de covarianza filogenético (PANCOVA).....	34
RESULTADOS.....	36
a) Efectos de las variables ambientales sobre la ocupación de las aves.....	36
b) Estimación de estados ancestrales y señal filogenética.....	39
c) Tasas de diversificación evolutiva a través de modelos Ornstein-Uhlenbeck.....	46
d) Tasas de diversificación evolutiva a través de análisis de covarianza filogenético.....	48
DISCUSIÓN.....	56
CONCLUSIÓN.....	68
APÉNDICE A.....	70
REFERENCIAS.....	79



Morales-Salcedo, Verónica D. 2022. Diferencias en las preferencias de hábitat entre especies de aves residentes y migratorias en dos regiones del centro y sur de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 pp

## RESUMEN

Las aves son capaces de utilizar hábitats variados y los seleccionan según sus características e idoneidad, con base en la disponibilidad de alimento, parejas potenciales y refugios, las cuales influyen directamente en su supervivencia y éxito reproductivo. La migración ocurre en todo el planeta pues permite a los individuos escapar del deterioro de las condiciones ambientales. Sin embargo, la migración tiene costos muy grandes para las aves (e.g. gasto energético elevado, viajes complejos y difíciles, enfermedades por la exposición a patógenos, riesgo de depredación, entre otros). Debido al fenómeno migratorio y sus grandes costos, y que no hay estudios que den una perspectiva clara, en este trabajo me pregunto si existen diferencias en las preferencias de hábitat entre aves migratorias y residentes. De existir diferencias, esperararía que las aves migratorias tengan mayores tasas de diversificación, es decir, que ocupen una mayor variedad de sitios. Esto es debido a que la migración impone diversas presiones selectivas en las aves y tienen que relajar ciertas preferencias de hábitat como su tipo de dieta, por ejemplo, teniendo que consumir una mayor variedad de alimentos. Este patrón implica que aves de especies migratorias filogenéticamente cercanas tenderán a parecerse poco entre sí, por lo que tendrían baja o nula señal filogenética.

Empleando modelos de ocupación, analicé las diferencias en las preferencias de hábitat de aves migratorias y residentes. En general, detecté ausencia de señal filogenética en todas las preferencias de hábitat, tanto para especies migratorias como para especies

residentes, con excepción del efecto de la riqueza de arbustos para especies residentes. Con los modelos Ornstein-Uhlenbeck encontré que las especies de aves migratorias tuvieron una mayor tasa de diversificación (ocupación de una mayor variedad de sitios) respecto a las residentes en relación con el efecto que tiene la cobertura de árboles en su ocupación. Por otra parte, con el análisis de covarianza filogenético, encontré que las aves migratorias también tuvieron mayor tasa de diversificación en su ocupación de hábitats en relación con los efectos de la cobertura de árboles y la riqueza combinada de árboles y arbustos. Estos resultados apoyan la idea de que las aves migratorias relajan sus preferencias de hábitat durante y después de la migración debido a la necesidad de recuperar energía, salud y condición corporal que gastaron durante su viaje.

## INTRODUCCIÓN

### **a) Preferencia o uso de hábitat**

El hábitat se define como el conjunto de recursos y condiciones que se encuentran en un área y que permiten que una especie esté presente, sobreviva y se reproduzca (Bradley et al., 2012; Thomas, 1979). El hábitat involucra toda una serie de recursos como el alimento, refugio, parejas, agua y otros rasgos particulares que requiere cada especie (Krausman, 1999).

Cuando hablamos del hábitat suelen derivarse distintos conceptos, tales como uso de hábitat o preferencia de hábitat. El uso de hábitat es la forma en la que los individuos o las especies usan el medio físico y biológico para satisfacer sus necesidades y llevar a cabo su ciclo de vida (Jones, 2001; Krausman, 1999). Una especie puede utilizar distintos hábitats para distintas funciones. Por ejemplo, un individuo puede buscar alimento en un sitio y refugiarse en otro. También pueden utilizar el hábitat de diferentes formas según las estaciones del año (Krausman, 1999). Por ejemplo, un individuo puede reproducirse durante el verano en un tipo de hábitat y pasar el invierno en otro tipo de hábitat completamente distinto (Jahn et al., 2019). Por otro lado, Krausman (1999) explica que la preferencia de hábitat es una consecuencia de la selección de hábitat de los organismos, que es el proceso que involucra el comportamiento innato y el aprendizaje y que está influenciado por ciertos factores (aspectos del hábitat) idóneos para los organismos y por aquellos factores que influyen en su éxito reproductivo y supervivencia. Los animales eligen el tipo de hábitat que les otorga los mayores beneficios, usualmente en términos de alimento y refugios. Entonces, la preferencia de hábitat se observa cuando los animales pasan una alta proporción de su tiempo en hábitats que no son particularmente abundantes en el paisaje (Newcomb et al., 2006).

## **b) Uso y preferencias de hábitat de las aves**

Las aves utilizan una vasta diversidad de hábitats, desde sitios marinos y extremadamente fríos hasta sitios cálidos y notablemente húmedos (King & Farner, 1966; Sabat, 2000). Las aves seleccionan sus hábitats con base en el tipo y cantidad de alimento que pueden obtener (Cody, 1981; Johnson, 2007), la disponibilidad de refugios y de sitios de anidación (Hildén, 1965), así como en función del riesgo de depredación (Cody, 1985). De esta forma, al seleccionar hábitats particulares los individuos maximizan su adecuación (Cody, 1981).

En particular, las aves seleccionan hábitats que les permiten un mayor éxito reproductivo. El hábitat ideal depende de los requerimientos específicos en el momento, pues algunos hábitats pueden proveer, por ejemplo, un acceso fácil a los recursos, lo que conlleva a mayor probabilidad de supervivencia y reproducción. Sin embargo, otro tipo de hábitat podría soportar una población más grande, lo que implica beneficios no inmediatos a los adultos reproductores, pero sí para su progenie puesto que les están asegurando recursos abundantes (Johnson, 2007). En resumen, el uso y la selección del hábitat son factores clave para la persistencia de las poblaciones naturales de animales, ya que maximizan su adecuación (Kristan, 2003).

Una gran cantidad de estudios han demostrado que las aves seleccionan su hábitat en función de distintos beneficios. Por ejemplo, Fisher y Davis (2010) realizaron un meta-análisis de 57 estudios sobre la selección de hábitat de aves en pastizales, donde encontraron nueve variables con las que se puede predecir el uso de hábitat de diferentes especies. Estos autores argumentaron que una menor exposición al suelo desnudo y el aumento de la altura de la vegetación proporcionan a las aves adultas y jóvenes protección contra los depredadores o el viento. También dedujeron que la cobertura vegetal, la

densidad de la hierba y la abundancia de la hojarasca son de gran importancia pues pueden utilizarse como sustrato para la anidación. De igual forma, los autores describen que algunos tipos de vegetación herbácea pueden proporcionar perchas para cantar y exhibirse, así como un sustrato de anidación adecuado para algunas especies.

En otro estudio, Gillies y St. Clair (2010) analizaron la selección de hábitat de dos especies de aves, una especialista y otra generalista con respecto a su dependencia forestal (*Thamnophilus doliatus* y *Campylorhynchus rufinucha*, respectivamente). Estos autores trasladaron a individuos de estas dos especies fuera de sus territorios de origen para que recorrieran un paisaje muy heterogéneo y altamente fragmentado. Observaron que la especie especialista tuvo preferencia por el área boscosa y que esto puede estar relacionado tanto con la disponibilidad de alimento como con la necesidad de cobertura que le proporciona seguridad durante el traslado. Por otro lado, la especie generalista no tuvo una preferencia única, aunque sí una ligera tendencia a permanecer en proximidad con cercas humanas, posiblemente porque su alimentación generalista le permite explotar diversas fuentes de alimento, incluyendo las proporcionadas por el humano.

### **c) Preferencias de hábitat de aves migratorias**

La migración es un movimiento direccional de los individuos de una especie hacia un nuevo ambiente en donde encuentran condiciones adecuadas para su supervivencia o reproducción, hasta que emprenden un viaje de retorno a su área de origen (Salewski & Bruderer, 2007). La migración ocurre de forma periódica, principalmente de forma anual (Liedvogel et al., 2011). Para los ornitólogos, el concepto de migración se usa para describir movimientos periódicos entre áreas de reproducción y áreas de no reproducción (Newton, 2007). Hay una notable variación entre especies de aves en las rutas migratorias

que recorren año con año, desde distancias relativamente pequeñas (un par de cientos de kilómetros) hasta distancias considerablemente largas (miles de kilómetros) (Gill, 2007). Esto ha hecho que la migración sea un fenómeno que despierta mucho interés entre la comunidad científica (e. g. Bonnet-Lebrun et al., 2020; Somveille et al., 2013; Xu et al., 2019).

La migración sucede en todas las regiones del planeta y permite a los animales escapar del cambio en las condiciones ambientales (usualmente asociado a cambios estacionales) para explotar hábitats más favorables (Liedvogel et al., 2011). En un análisis de patrones espaciales de 9783 aves no marinas, Somveille et al. (2015) confirmaron que la gran mayoría de las aves migratorias se trasladan a los sitios de anidación y reproducción para explotar un excedente de recursos en esas áreas que les aseguren el éxito en la anidación y la supervivencia de su progenie. Por el contrario, la distribución durante la temporada de no reproducción parece impulsada por la evasión de los duros inviernos y, por lo tanto, las aves se trasladan a regiones en las que los inviernos son menos extremos (i.e. a menores latitudes) o incluso hasta sitios ubicados en el otro hemisferio (i.e. buscando el verano).

La migración tiene costos muy grandes. Además del gasto energético que realizan estas aves al trasladarse cientos o miles de kilómetros, tiene otras consecuencias como realizar viajes a través de terrenos desconocidos y a veces hostiles, tener que adecuarse a hábitats atípicos, enfrentar climas desfavorables durante los traslados, competencia por los recursos limitados en los sitios de transición y consecuencias potencialmente graves de cometer errores de navegación durante los trayectos (Newton, 2007). Además de estos costos, los animales que migran (incluidas las aves) tienden a contraer enfermedades. Hay numerosos estudios donde se habla de la propagación de virus por el movimiento migratorio de las aves (e. g. Reynolds & Clay, 2011; Russell, 2016). Risely et al. (2018) realizaron un meta-

análisis de 85 estudios de diversos animales migratorios encontrando que, en general, las infecciones se asocian con efectos negativos sobre la movilidad, la fenología y la supervivencia de los individuos. La depredación también es un riesgo potencial en las rutas de migración que eligen las aves. Aves como los playeros del género *Calidris* usan rutas migratorias más largas y con mayor gasto energético para evitar la depredación por parte de aves más grandes como los halcones (Lank et al., 2003).

En general, durante la época reproductiva (i.e. el verano para la mayoría de las especies de aves migratorias) las aves eligen sitios que les proveen de abundantes recursos tanto para los adultos como para los jóvenes, pues la producción y cuidado de la progenie suelen ser muy demandantes en términos energéticos. Por ejemplo, para reproducirse, los adultos del chipe o reinita azul, *Setophaga caerulescens*, eligen sitios con abundantes arbustos que les proveen de diversas fuentes de alimento y en los que hay menos depredadores (Betts et al., 2008). Otro ejemplo similar es el de la barnacla carinegra, *Branta bernicla*,; estas aves se alimentan de plantas acuáticas del género *Zostera*, y Clausen (2000) demostró que las fluctuaciones del agua y, por lo tanto, de la abundancia y disponibilidad de estas plantas, afectaron directamente el uso de hábitat de estas aves. Específicamente, los individuos de esta especie eligen sitios asociados a bajos niveles de agua, lo que les da acceso a una mayor abundancia de estas plantas acuáticas. También, las aves migratorias durante su periodo reproductivo prefieren zonas con lugares apropiados para construir y proteger sus nidos. Por ejemplo, en un estudio realizado por Hagelin & Miller (1997), se encontró que los págalos antárticos (*Catharacta maccormicki*) eligen sus sitios de anidación intentando encontrar un balance entre la seguridad de sus huevos y crías en los nidos y la cercanía a sus presas (huevos y pollos de pingüinos de Adelia). En general, durante la temporada

reproductiva las aves migratorias son muy selectivas con respecto a sus hábitats (Böhning-Gaese & Oberrath, 2003).

Por el contrario, durante los inviernos las aves migratorias, por lo general, relajan sus preferencias de hábitat y ocupan una mayor diversidad de sitios. Ortega-Álvarez et al. (2020), observaron una gran diversidad de sitios que utilizan algunas especies de chipes migratorias en una región boscosa del centro de Oaxaca. Algunos de los sitios que eligen estas aves están relacionados con la presencia de otras aves, así como con la actividad humana, y ciertos factores ambientales como la cobertura de arbustos y el tamaño de los árboles. Otras aves migratorias como *Cardellina pusilla*, *Setophaga coronata*, *S. townsendii*, *Poliophtila caerulea* y *Turdus migratorius* parecen tener preferencias por una amplia diversidad de sitios durante el invierno, influenciados tanto por factores ambientales como por factores antropogénicos (Zúñiga-Vega et al., 2019). Esta menor selectividad durante los inviernos, después de recorrer cientos o miles de kilómetros, puede deberse a su necesidad de recuperarse del gasto energético que experimentan durante la migración, por lo que se permiten comer una mayor diversidad de fuentes de alimento (McWilliams & Karasov, 2001). Además, para evitar la competencia con aves residentes, las aves migratorias se permiten usar hábitats que son probablemente subóptimos, pero que aun así les permiten sobrevivir (Rappole & McDonald, 1994).

Dada la información previamente planteada, espero que las aves migratorias y residentes tengan diferencias en las preferencias de hábitat porque es posible que las primeras sean menos selectivas durante la temporada migratoria, pues el proceso de la migración implica un desgaste energético notable. Esta baja selectividad resultaría en una mayor diversificación en especies migratorias en sus preferencias de hábitat en comparación con especies residentes. Por lo tanto, las preguntas centrales de esta



investigación son: ¿hay diferencias en las preferencias de hábitat entre aves migratorias y residentes? ¿Hay mayor diversificación en dichas preferencias en especies migratorias con respecto a especies residentes?

Para abordar este tema comparé las preferencias de hábitat en dos localidades, una en el centro y otra en el sur de México, entre 45 especies de aves (30 especies residentes y 15 especies migratorias). Implementé modelos de ocupación que estiman la probabilidad de que una especie esté presente en un sitio determinado tomando en cuenta que no podemos detectar a los individuos de manera perfecta en el campo (i.e. una especie puede estar presente pero simplemente no ser detectada durante los muestreos). A partir de estos modelos, evalué las características ambientales que favorecen la presencia de las aves y comparé estas características entre especies migratorias y residentes usando métodos comparativos filogenéticos. Este último enfoque metodológico fue necesario para tomar en cuenta que las especies comparten ancestros comunes y, por lo tanto, no pueden ser consideradas como datos independientes entre sí (Pagel, 1999). Ahora bien, si las especies migratorias efectivamente usan una mayor diversidad de hábitats, puede deberse a lo complejo que es el proceso migratorio, esto implicaría que van a ser ecológicamente más diferentes entre sí, en comparación con las especies residentes. Esto se puede detectar a través de la estimación de la señal filogenética ( $\lambda$ ), que indica qué tanto las especies emparentadas filogenéticamente se parecen entre sí, en este caso particular, a nivel ecológico. Si las especies de aves migratorias son más diversas ecológicamente que las residentes, las primeras no deberían presentar señal filogenética o una señal muy baja. Actualmente, no existen estudios que comparen las preferencias de hábitat entre aves residentes y migratorias durante la época migratoria y tampoco se han estimado ni comparado las tasas de diversificación evolutiva en las preferencias de hábitat entre estos

dos grandes grupos de especies de aves. Por estas razones, mis resultados son una contribución importante al entendimiento de las consecuencias de la migración sobre el uso y preferencia de hábitat de las aves.

## OBJETIVOS

### **Objetivo General**

Conocer las diferencias entre especies de aves migratorias y residentes en sus preferencias de hábitat.

### **Objetivos Específicos**

I. Conocer el efecto que tienen algunas características ambientales sobre la probabilidad de que las aves migratorias y residentes estén presentes (un estimador de la preferencia de hábitat que asume que cuanto más tiempo pasan los ejemplares de una especie en un sitio, mayor será la probabilidad de detectarlos durante el muestreo), utilizando datos de 45 especies (30 residentes y 15 migratorias) provenientes de dos regiones del centro y sur de México.

II. Conocer si hay una relación entre el parentesco filogenético y las preferencias de hábitat, estimando la señal filogenética ( $\lambda$ ) en aves migratorias y residentes.

III. Comparar entre aves migratorias y residentes el efecto de las características ambientales, así como las tasas de diversificación evolutiva en estas características.

## HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La hipótesis de este estudio es que, dados los altos costos de la migración, las especies de aves migratorias tendrán una mayor flexibilidad en los requerimientos ecológicos, además de preferencias de hábitat mucho más diversas.

Dada esta hipótesis tengo como predicciones:

I. Las tasas de diversificación en las preferencias de hábitat serán más altas en aves migratorias en comparación con aves residentes.

II. La señal filogenética ( $\lambda$ ) será menor en las aves migratorias en comparación con las aves residentes, debido que en las primeras espero mayor flexibilidad y diversificación en sus preferencias de hábitat.

## MÉTODOS

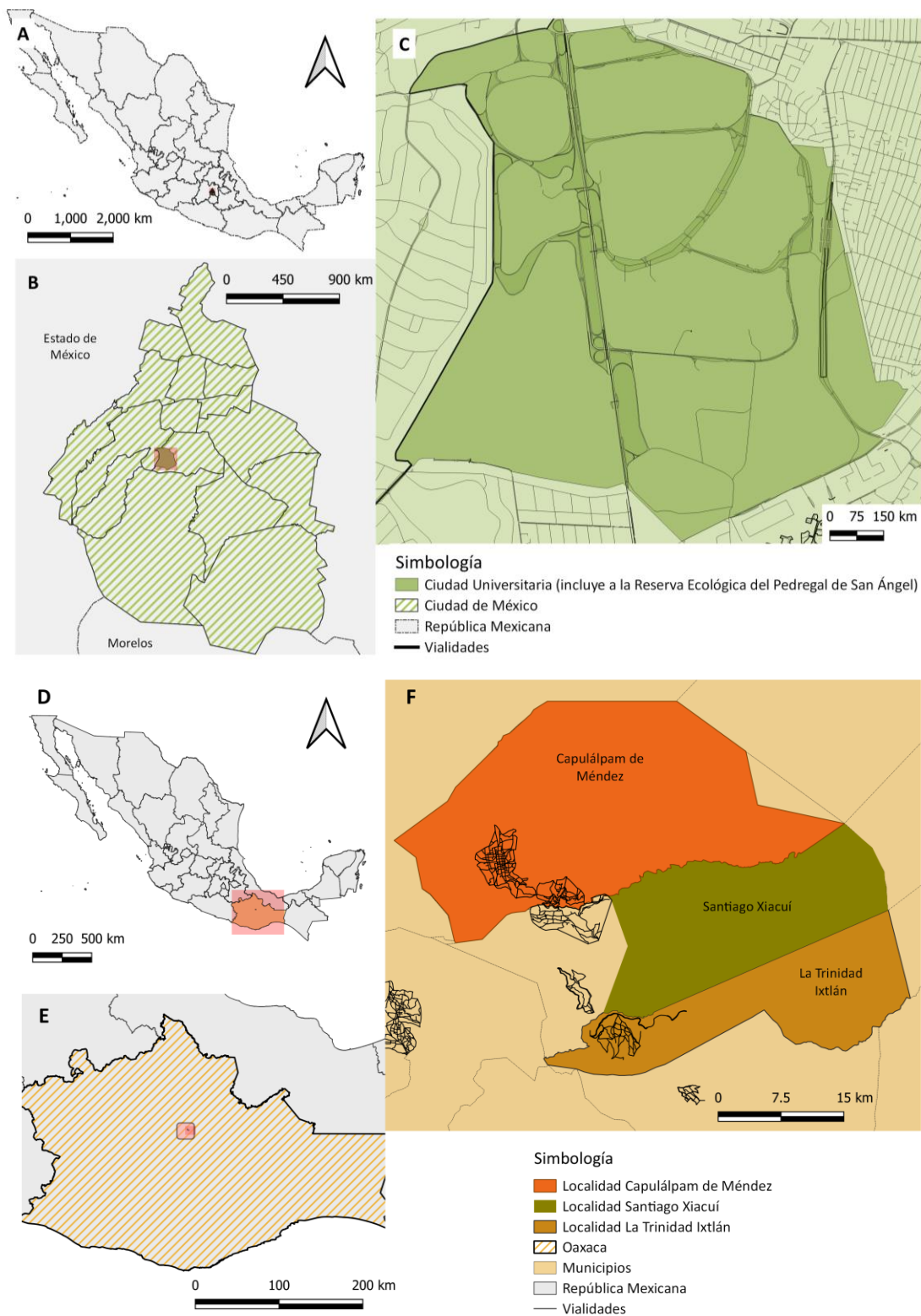
### **a) Sitios de estudio**

Esta investigación se basa en datos ecológicos obtenidos en dos sitios de estudio. El primero de ellos fue la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), que es una reserva de 237 ha ubicada en las coordenadas geográficas 19° 18' 54.1" N, 99° 11' 37.1" O (Fig. 1C). El campus central de la Universidad Nacional Autónoma de México está inmerso dentro de la REPSA. Está dividida en tres áreas centrales de conservación (171 ha) y 13 áreas de amortiguamiento (66 ha). Estas áreas de conservación están rodeadas de áreas urbanas con múltiples calles, avenidas, jardines artificiales y edificios. Se encuentra a una elevación de 2270 m. s. m n. La temperatura media anual es de 15.5 °C. La vegetación local es un matorral xerofítico con una fuerte estacionalidad (Rzedowski, 1954). La

precipitación anual promedio es de 870 mm, con una estación lluviosa que comprende de junio a octubre con una temperatura media de 16.7 °C y una estación seca de noviembre a mayo con una temperatura media de 13.1 °C (Ramírez-Cruz et al., 2019; Zúñiga-Vega et al., 2019).

La otra área de estudio se encuentra ubicada en el Sur de la República Mexicana en el estado de Oaxaca, en las localidades de Santiago Xiacuí, La Trinidad de Ixtlán y Calpulálpam de Méndez. Las comunidades en estas localidades están organizadas en una institución regional multi-comunitaria conocida como "Asociación de Comunidades Forestales Zapotecos-Chinantecos de la Sierra de Juárez" (UZACHI). Tiene una extensión de aproximadamente 6335.5 ha con una localización en las coordenadas 17° 18' 21.86 "N, 96° 26' 12.72" O (Fig. 1F). En la región hay varios usos de suelo, predominando bosques de conservación, particularmente de pinos y robles, así como áreas para la protección de cuencas y el ecoturismo. También se encuentran parcelas de manejo forestal intensivo y selectivo. Se encuentran ciertos parches de reforestación con especies arbóreas de interés comercial, así como áreas de saneamiento forestal y áreas semi-urbanas con cultivos. En estas últimas hay casas modestas que se entremezclan con huertos, cultivos y jardines (Ortega-Álvarez et al., 2018; Ortega-Álvarez et al., 2020).

La elección de estos sitios se basó en la implementación previa de los mismos métodos de campo para estimar ocupación de aves en ambas localidades. Además, se midieron las mismas variables ambientales y hay una gran cantidad de información dado que se han realizado muestreos durante varios años. Por lo tanto, las estimaciones ecológicas que se obtienen de ambas bases de datos son equiparables.



**Figura 1.** Ubicación geográfica de las localidades oaxaqueñas (UZACHI) y Ciudad Universitaria. **A y D.** Vista de las ubicaciones de la Ciudad de México y Oaxaca en la República Mexicana. **B y E.** Ubicación de las zonas de muestreo (Ciudad Universitaria que incluye a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, y las localidades Santiago Xiacuí, La Trinidad de Ixtlán y Capulálpam de Méndez) en los estados correspondientes. **C.** Ciudad Universitaria que incluye a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. **F.** Localidades Santiago Xiacuí, La Trinidad de Ixtlán y Capulálpam de Méndez.

## b) Métodos de campo

Se emplearon datos de muestreos en la REPSA realizados desde el año 2015 y hasta el 2018, así como datos de muestreos de la UZACHI que se obtuvieron entre 2016 y 2018 (Ortega-Álvarez, 2020; Ramírez-Cruz, 2019). Se visitaron 100 sitios de observación para la REPSA y 151 para UZACHI previamente establecidos y distribuidos de manera aleatoria a lo largo y ancho de ambos sitios de trabajo (Fig. 1C y F). Tanto en la REPSA como en UZACHI utilicé los datos de observación de aves de los inviernos (enero/febrero). Sin embargo, el número total de visitas por temporada fue diferente: 8 ocasiones por temporada para la REPSA y 6 ocasiones por temporada para UZACHI. En el caso particular de dos especies (*Petrochelidon pyrrhonota* e *Hirundo rustica*) utilicé los datos de cuatro veranos de la REPSA, en lugar de los tres inviernos, debido a que ambas especies son migratorias, pero de verano (Berlanga et al., 2015).

Las observaciones se realizaron con grupos de personas previamente capacitadas para la identificación de especies de aves. Los puntos de observación consistieron en pequeñas áreas circulares con un radio de 20 m para la REPSA y de 30 m para UZACHI. La distancia mínima entre cada punto de observación fue de 150 m para la REPSA y 200 m para UZACHI, esto con la finalidad de asegurar independencia entre los datos. En cada uno de estos sitios y cada ocasión de muestreo, se registró todas las especies de aves observadas en un intervalo de tiempo de 15 minutos utilizando binoculares y detección directa a simple vista.

Se midieron las siguientes características ecológicas en cada uno de estos sitios de observación: el porcentaje de cobertura de arbustos y árboles (que fueron estimadas visualmente por los observadores), la distancia desde el centro del sitio hasta la estructura

humana más cercana (e.g. edificio, camino, calle, parcela agrícola) calculada empleando Google Earth (Google, 2020), y la riqueza (número de especies) de especies de árboles y arbustos descrita por una persona capacitada en la identificación de especies de plantas en la región.

### **c) Especies de estudio**

Con base en las especies de aves que fueron detectadas y sus historiales de encuentros (i.e. los datos de cuándo fueron detectadas y cuándo no), seleccionamos 45 especies para implementar modelos de ocupación (Tabla 1). De estas 45 especies, 30 son residentes y 15 migratorias. Las especies pertenecen a 20 familias distintas (Tabla 1). Adicionalmente, empleé el libro “CRC Handbook of Avian Body Masses” de Dunning (2007) para obtener la masa corporal promedio de las especies de estudio. Para el caso de las especies con dimorfismo sexual por talla calculé el promedio de masa corporal machos y hembras. Estos datos los empleé para realizar el análisis de covarianza filogenético (PANCOVA), detallado más adelante.

### **d) Modelos de ocupación**

A partir de los modelos de ocupación estimé dos parámetros principales: la probabilidad de ocupación ( $\psi$ ) y la probabilidad de detección ( $p$ ) (MacKenzie et al., 2002, 2006). El  $\psi$  estima la probabilidad que una especie esté presente (ocupando) uno de los sitios de observación. Por otro lado,  $p$  estima la probabilidad de que, si una especie está presente, sea detectada durante los muestreos. La base de estos modelos son los historiales de encuentros en los que cuando una especie es detectada por un observador en una visita

particular se denota como un “1”, mientras que si la especie no fue detectada se denota como un “0”.



**Tabla 1.** Diversidad de especies de aves migratorias y residentes empleadas para este estudio.

🏠 Residente, ❄ Migratoria de invierno; ☀ Migratoria de verano; ▲ Migratoria altitudinal.

Familia	Especies
Columbidae	🏠 <i>Columbina inca</i>
	🏠 <i>Columba livia</i>
Tyranidae	❄ <i>Empidonax hammondi-oberholserii</i>
	🏠 <i>Empidonax occidentalis</i>
	🏠 <i>Pyrocephalus rubinus</i>
Furnariidae	🏠 <i>Lepidocolaptes affinis</i>
Vireonidae	❄ <i>Vireo gilvus</i>
	🏠 <i>Vireo huttoni</i>
Mimidae	🏠 <i>Toxostoma curvirostre</i>
Turdidae	🏠 <i>Myadestes occidentalis</i>
	🏠 <i>Catharus occidentalis</i>
	🏠 <i>Turdus rufopalliatius</i>
	❄ <i>Turdus migratorius</i>
Poliptilidae	❄ <i>Poliptila caerulea</i>
Troglodytidae	🏠 <i>Henicorhina leucophrys</i>
Ptiligonatidae	🏠 <i>Thryomanes bewickii</i>
	🏠 <i>Ptiliogonys cinereus</i>
Regulidae	❄ <i>Regulus calendula</i>
Passeridae	🏠 <i>Passer domesticus</i>
Icteridae	❄ <i>Icterus bullocki</i>
	🏠 <i>Quiscalus mexicanus</i>
Thraupidae	🏠 <i>Chlorospingus flavopectus</i>
Passerellidae	🏠 <i>Melospiza albicollis</i>
	🏠 <i>Melospiza fusca</i>
	🏠 <i>Arremon brunneinucha</i>
Parullidae	❄ <i>Setophaga coronata</i>
	❄ <i>Setophaga townsendii</i>
	❄ <i>Setophaga occidentalis</i>
	❄ <i>Cardellina pusilla</i>
	🏠 <i>Cardellina rubra</i>
	🏠 <i>Myioborus miniatus</i>
	🏠 <i>Basileuterus belli</i>
❄ <i>Leiothlypis celata</i>	
Cardinalidae	❄ <i>Piranga ludoviciana</i>
	🏠 <i>Pheucticus melanocephalus</i>
Peucedramidae	🏠 <i>Peucedramus taeniatus</i>
Aegithalidae	🏠 <i>Psaltriparus minimus</i>
Hirundinidae	☀ <i>Petrochelidon pyrrhonota</i>
	☀ <i>Hirundo rustica</i>
Trochilidae	🏠 <i>Cyanantus latirostris</i>
	🏠 <i>Basillina leucotis</i>
	🏠 <i>Amazilia beryllina</i>
	▲ <i>Atthis heloisa</i>
	🏠 <i>Lampornis amethystinus</i>

Las distintas secuencias de unos y ceros para cada uno de los sitios de observación pueden expresarse como multiplicaciones de las probabilidades de ocupación,  $\psi$ , y detección,  $p$ . Por ejemplo, si en un sitio una determinada especie fue detectada durante las seis visitas tendría una historia de encuentros con la siguiente forma: 111111. La multiplicación de probabilidades que daría origen a esta historia de encuentros es  $\psi p p p p p p$ , que también puede expresarse como  $\psi p^6$ , puesto que la especie estaba presente y fue detectada en las seis ocasiones. La siguiente historia de encuentros: 100111, resulta de la siguiente multiplicación de probabilidades:  $\psi p(1-p)(1-p)p p p$ , que también puede expresarse como  $\psi p^4(1-p)^2$ , debido a que la especie estaba presente y fue detectada en las ocasiones 1, 4, 5 y 6 y no fue detectada  $(1-p)$  en las ocasiones 2 y 3. Todas las distintas historias de encuentro pueden expresarse de manera similar como multiplicación de las probabilidades  $\psi$  y  $p$ . A partir de todas las expresiones de probabilidad para todos y cada uno de los sitios es posible estimar los valores de ambos parámetros  $\psi$  y  $p$  utilizando procedimientos de máxima verosimilitud (MacKenzie et al., 2002, 2006).

Además, es posible estimar ambos parámetros  $\psi$  y  $p$  como funciones lineales de distintas variables ambientales. En mi caso utilicé seis variables predictoras: (1) cobertura de árboles, (2) cobertura de arbustos, (3) distancia a la estructura urbana más cercana, (4) riqueza de árboles, (5) riqueza de arbustos y (6) riqueza combinada de árboles y arbustos (i.e. número total de especies de árboles y arbustos). Estos modelos lineales tienen la siguiente estructura básica:

$$\text{Logit}(\psi) = \beta_0 + (\beta_1 \times \text{cobertura de árboles})$$

$$\text{Logit}(p) = \beta_0 + (\beta_1 \times \text{distancia a estructura urbana})$$

En estos dos ejemplos, los parámetros  $\psi$  y  $p$ , que son probabilidades que tienen límites entre 0 y 1, se transforman a una escala lineal, cuyos límites son de menos infinito a más infinito a través de una transformación “logit” (Hardin et al., 2007).  $\beta_0$  y  $\beta_1$  corresponden al intercepto y la pendiente, respectivamente, de un modelo de regresión lineal.

Mi interés central de estos modelos está en las pendientes ( $\beta_1$ ), puesto que son medidas de la magnitud y dirección del efecto de estas variables ambientales sobre  $\psi$  y  $p$ . Entonces, si  $\beta_1$  es positiva, indica valores altos de la variable ambiental asociados con mayores probabilidades ya sea de ocupación o de detección. Por el contrario, si  $\beta_1$  es negativa, indica valores altos de la variable ambiental asociados con menores probabilidades de ocupación o detección. Asimismo, la magnitud de  $\beta_1$  indica el tamaño del efecto de esa variable ambiental sobre  $\psi$  y  $p$ . Por ejemplo, si  $\beta_1 = 0.9$  para una variable ambiental, mientras que para otra  $\beta_1 = 0.1$ , entonces la primera variable tiene un efecto mucho mayor sobre  $\psi$  y  $p$  en comparación con la segunda variable, que tiene un efecto notablemente menor. En resumen, las pendientes ( $\beta_1$ ) son medidas estadísticas de las preferencias ambientales de las aves.

Implementé los modelos de ocupación en el programa MARK (White & Burnham, 1999), empezando por un modelo nulo, en el que los parámetros se mantuvieron constantes sin ningún efecto de las variables ambientales, estimando así únicamente el intercepto de los dos parámetros  $\psi$  y  $p$ . Posterior a esto, se construyeron modelos lineales empleando las seis variables ambientales mencionadas anteriormente para estimar cómo afectan a los dos parámetros  $\psi$  y  $p$ . Construí modelos con una sola de estas variables predictoras afectando a cada parámetro, así como modelos aditivos que incluyeron el efecto simultáneo de dos de estas covariables. Excluí modelos aditivos donde estaban implicadas las covariables de riqueza de árboles, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos, dado

que un modelo aditivo entre ellas sería redundante. Evité modelos con interacción para las variables ambientales debido al tamaño de muestra, pues el número de parámetros adicionales no podían ser estimados de forma precisa para la mayoría de las especies.

Determiné que las covariables ambientales que pueden afectar a  $\psi$  son: cobertura de árboles, cobertura de arbustos, distancia a la estructura urbana, riqueza de árboles, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos (i.e. las seis variables ambientales que medí de cada sitio). Sabemos que estas covariables ambientales pueden afectar a  $\psi$  pues son capaces de caracterizar la calidad y abundancia de la vegetación y sabemos que son muy importantes para una gran cantidad de aves. Dependiendo de la especie, las aves son capaces de seleccionar tanto hábitats muy ricos como aquellos que consideramos pobres (Johnson, 2007). Sin embargo, consideré que  $p$  podría ser afectada solamente por la cobertura de árboles y la cobertura de arbustos, porque sólo estas dos características del ambiente afectarían notablemente la capacidad de los observadores de detectar a las especies (e.g. un sitio con mucha cobertura vegetal impide la visibilidad). La combinación de covariables afectando a  $\psi$  y  $p$ , así como los modelos simples y aditivos y el modelo nulo, dieron un total de 57 modelos lineales que ajusté y comparé por separado para cada especie en el programa MARK.

El ajuste de cada modelo a los datos fue evaluado a través del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002). El modelo con el mejor ajuste es aquel que tiene el menor valor del AICc. Sin embargo, cuando otro u otros modelos difieren en menos de dos unidades con respecto al AICc del mejor modelo ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), estos otros modelos también tienen apoyo fuerte en los datos. También, calculé para cada modelo el peso de Akaike ( $w$ ) que es una medida del apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos (Burnham & Anderson,

2002). Una vez obtenidas las estimaciones de los parámetros  $\beta_0$  y  $\beta_1$  de todos los modelos que ajusté, calculé los promedios ponderados para las pendientes ( $\beta_1$ ) de cada variable ambiental con base en los pesos de Akaike ( $w$ ), tal como lo indican Burnham & Anderson (2002). Estas pendientes promedio son la mejor estimación del efecto de las variables ambientales sobre la probabilidad de ocupación de mis especies de interés, porque toman en cuenta la incertidumbre en el proceso de selección de modelos y, por lo tanto, son más robustas que las que se derivan de cualquier modelo aislado (Johnson & Omland, 2004). En otras palabras, son promedios de las pendientes que toman en cuenta a todos los modelos y el apoyo relativo que tiene cada modelo ( $w$ ). Estas pendientes promedio son mis medidas ecológicas de las preferencias de hábitat de las especies de aves y que comparé entre especies residentes y migratorias usando los métodos filogenéticos comparativos que describo más adelante.

## **e) Métodos filogenéticos comparativos**

### **I. Filogenia**

Para obtener el árbol filogenético de las 45 especies de aves usé la distribución de los árboles de Jetz et al. (2012). Para ello, ingresé en la página de BirdTree.org y utilicé la herramienta proporcionada en la pestaña de “Phylogeny subsets”. Sin embargo, es indispensable acotarse a la taxonomía empleada por Jetz et al. (2012) y para ello tuve que revisar nombres válidos y sinónimos de las especies pertinentes. Una vez delimitadas las especies de interés, descargué 10,000 topologías (el máximo número de árboles posible) basadas en las relaciones obtenidas por Hackett et al. (2008) y que se emplearon como andamiaje o esqueleto (“Hackett backbone”) del árbol filogenético de Jetz et al. (2012). Las

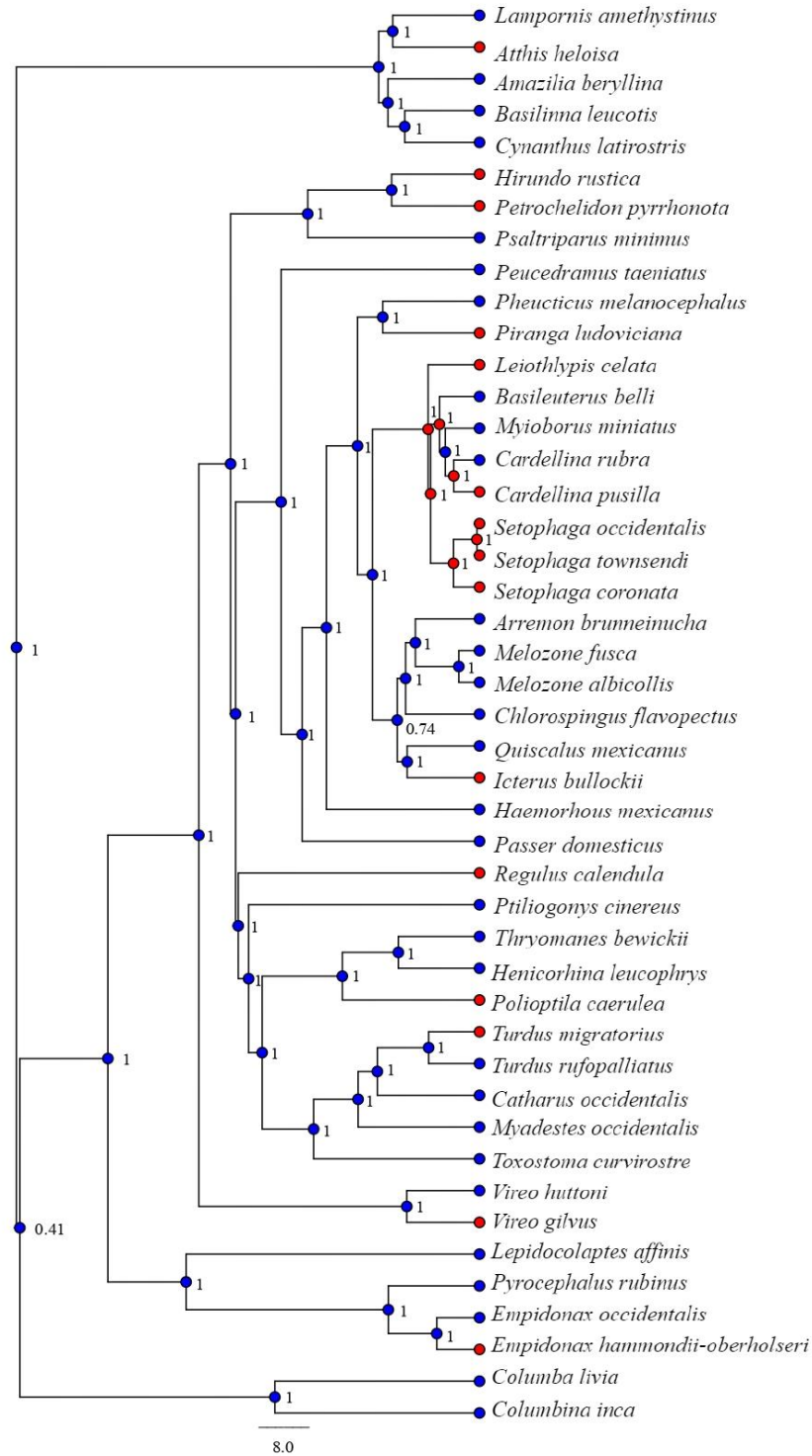
topologías descargadas se usaron para crear un árbol de consenso de máxima credibilidad de clados.

Para propósitos comparativos, se descargaron las distribuciones de los árboles de dos análisis diferentes: (1) donde únicamente se incluían especies con datos moleculares (“Hackett sequenced species”; Jetz et al., 2012), y (2) donde se incluían varios puntos de calibración (“Stage 2 MayrAll Hackett”; Jetz et al., 2014). Todas las especies de interés tienen datos moleculares por lo que, como se esperaba, no hubo diferencias en las relaciones filogenéticas entre los árboles de consenso obtenidos a partir de las distribuciones de los árboles de Jetz et al. (2012) y Jetz et al. (2014). El árbol filogenético resultante con las 45 especies de estudio se muestra en la Fig. 2.

## II. Estimación de estados ancestrales y señal filogenética

Estimé los estados ancestrales de las seis variables ecológicas (i.e. las pendientes ponderadas que miden el efecto de cada variable ambiental sobre la probabilidad de ocupación) utilizando el paquete “phytools” (Revell, 2012) para R (R Core Team, 2020). El procedimiento de estimación fue a través de máxima verosimilitud (Schluter et al., 1997). La finalidad de estimar los estados ancestrales de las aves migratorias y residentes fue comparar entre estos dos grupos la forma en que se diversificó y evolucionó este carácter, es decir, observar si las especies emparentadas se parecen entre sí o si hay mucha variación entre especies independientemente de su cercanía filogenética. Esta reconstrucción de estados ancestrales me permitió ver cómo las variables ambientales fueron cambiando a lo largo de la historia evolutiva de estas aves residentes y migratorias. Estimé por separado los estados ancestrales para aves migratorias y residentes para poder observar las diferencias de

diversificación entre estas especies de aves. Para ello, tuve que construir dos árboles filogenéticos a partir del árbol consenso que generé para las 45 especies utilizando el programa Mesquite v. 3.61 (Maddison & Maddison, 2019). Un árbol incluyó sólo a las especies residentes y el otro solamente a las especies migratorias.



**Figura 2.** Relaciones filogenéticas de las 45 especies de este estudio obtenidas a partir del análisis Bayesiano de Jetz et al. (2012). Los números en los nodos son valores bayesianos de probabilidad posterior. Los círculos en las terminales indican si la especie es migratoria (círculo rojo) o no migratoria (círculo azul). Los círculos en los nodos representan la reconstrucción de estados ancestrales para cada clado, donde el ancestro común era migratorio (círculo rojo) o no migratorio (círculo azul). En la parte inferior del árbol se muestra la relación del número de sustituciones de ácidos nucleicos por unidad de longitud.



La señal filogenética es la relación entre el parentesco filogenético y la similitud fenotípica (Losos, 2008). Utilicé el parámetro  $\lambda$  propuesto por Pagel (1999) para estimar la magnitud de señal filogenética en cada una de las seis variables ambientales.  $\lambda$  es un factor de escala que pondera la importancia de la filogenia al explicar la variación en los datos observados de las especies. En este caso los datos son una vez más las pendientes ponderadas derivadas de los modelos de ocupación para las seis variables ambientales. Los valores de  $\lambda$  cercanos a 0 implican ausencia de señal filogenética, mientras que valores cercanos o iguales a 1 hacen referencia a una alta señal filogenética (Pagel, 1999). Estimé  $\lambda$  por separado para aves residentes y migratorias utilizando también el paquete “phytools” (Revell, 2012), y los dos árboles filogenéticos que construí previamente para estos dos grupos de especies. Para saber si  $\lambda$  era significativamente distinta de 0 (i.e. señal filogenética significativa) usé pruebas de cocientes de verosimilitud en las que comparé la verosimilitud de un modelo en el que  $\lambda$  fue estimada con base en los datos observados, con respecto a la verosimilitud de un modelo en el que fijé  $\lambda = 0$ . Un resultado significativo de este cociente de verosimilitud indica que estimar  $\lambda$  a partir de los datos explica una proporción mayor de la variación observada entre especies en comparación con suponer que no hay señal filogenética, es decir, que  $\lambda = 0$ .

### III. Tasas de diversificación evolutiva a través de modelos Ornstein-Uhlenbeck

Empleé el paquete “OUwie” (Beaulieu & O’Meara, 2020) para R para estimar y comparar las tasas de diversificación evolutiva de las pendientes ponderadas derivadas de los modelos de ocupación (mis variables ecológicas) entre especies migratorias y residentes. Las tasas de diversificación evolutiva, también llamadas simplemente tasas evolutivas, son una medida de la variación (i.e. varianza) que toma un carácter a lo largo de

la historia evolutiva de un linaje o clado (Adams, 2013). Esta variación puede estar restringida por fuerzas selectivas que dirigen el valor de los atributos hacia un óptimo (fuerza selectiva de restricción). El modelo de evolución Ornstein-Uhlenbeck, en el que los caracteres pueden acumular variación entre especies a lo largo de millones de años, pero también hay fuerzas selectivas que restringen esta variación porque limitan los valores de los caracteres de tal manera que se eliminan aquellos que son muy pequeños o muy grandes por selección natural, se denomina modelo OU (Beaulieu et al., 2012). El punto central de este modelo OU es que hay un valor óptimo de los caracteres que es favorecido a través de selección natural. Por lo tanto, las tasas de diversificación evolutiva (i.e. en términos de métodos filogenéticos comparativos, la variación entre especies en los valores de mis variables ecológicas) son un resultado del efecto conjunto de la acumulación gradual de cambios aleatorios a lo largo de la historia evolutiva del linaje y de las fuerzas de selección natural que limitan esta variación (Butler & King, 2004; Cressler et al., 2015; Hansen et al., 2008). Cabe recalcar que estas tasas de diversificación son diferentes a aquellas que se utilizan en sistemática, donde las tasas de diversificación se refieren al número de especies.

Para cada una de mis seis variables ecológicas, implementé tres modelos alternativos en “OUwie”. El primero de ellos, que es el más simple, supone que ni las tasas de diversificación evolutiva ni los valores óptimos a los que tienden estas variables debido a la selección natural, difieren entre especies migratorias y residentes de aves. Este modelo se denota por OU1. El segundo modelo supone que los valores óptimos de las variables ecológicas sí difieren entre especies migratorias y residentes, pero las tasas de diversificación se mantienen iguales entre estos dos grupos de especies. Este segundo modelo se denota por OUM. El tercer modelo, que es el más complejo, supone que tanto

los valores óptimos como las tasas de diversificación evolutiva son diferentes entre aves migratorias y residentes. Este modelo se denota por OUMV.

Para cada variable ecológica (i.e. para el efecto de cada una de las seis características ambientales sobre la ocupación de mis especies) seleccioné al mejor de estos tres modelos (al modelo más consistente con los datos) usando una vez más el AICc (Akaike, 1973; Burnham & Anderson, 2002). El modelo que representa la hipótesis de esta investigación es el modelo OUMV, debido a que estima diferentes tasas evolutivas para aves migratorias y residentes.

#### IV. Análisis de covarianza filogenético (PANCOVA)

A diferencia del método anterior, que no está diseñado para incorporar el efecto de covariables (Beaulieu & O'Meara, 2020; Beaulieu et al., 2012), utilicé otro método filogenético comparativo para estimar y comparar las tasas de diversificación evolutiva de las preferencias de hábitat entre especies migratorias y residentes. Este otro método toma en cuenta el efecto potencial del tamaño corporal de las aves sobre sus preferencias de hábitat. Por ejemplo, las especies de tamaño grande podrían preferir sitios más lejanos de la zona urbana tal como se ha observado en otros grupos de vertebrados en los cuales especies más grandes sufren de mayores efectos negativos derivados de la actividad humana (Morales-González et al., 2020). Otro ejemplo de la influencia del tamaño corporal sobre el uso de hábitat podría ser que las especies grandes requieran mayor cobertura vegetal porque necesitan de perchas y refugios más grandes y de alimento más abundante (i.e. más frutos o semillas). Este otro método se denomina “análisis de covarianza filogenético” (abreviado PANCOVA por sus siglas en Inglés) (Fuentes-G. et al., 2016). A través de PANCOVA se pueden estimar las tasas de diversificación evolutiva de dos o más grupos (en este caso aves

residentes y migratorias) y simultáneamente calcular el efecto de una covariable (en este caso el tamaño promedio de cada especie de ave) sobre cada una de las seis variables ecológicas (i.e. cobertura de árboles, cobertura de arbustos, distancia a la estructura urbana más cercana, riqueza de árboles, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos). Por lo tanto, PANCOVA implica un modelo lineal en el que la variable de respuesta es cada una de las seis variables ecológicas (i.e. las pendientes ponderadas derivadas de los modelos de ocupación), la variable explicativa categórica es el tipo de especie (migratorias o residentes), la covariable es el tamaño corporal (transformada a escala logarítmica) y, además, se incluye la interacción entre la variable categórica y la covariable. Esta interacción es necesaria para saber si el efecto del tamaño corporal sobre la variable ecológica difiere entre especies migratorias y residentes (i.e. una pendiente distinta para cada uno de estos dos grupos de especies) (Fuentes-G. et al., 2016).

Para cada variable ecológica utilicé PANCOVA para implementar distintos modelos que difieren en sus supuestos evolutivos. Por un lado, modelos que suponen que la filogenia no importa al explicar la relación entre el tamaño corporal y las variables ecológicas. En estos modelos no hay señal filogenética en los residuos de este modelo lineal ( $\lambda = 0$ ). Por otro lado, existen modelos que estiman la importancia de la filogenia al explicar la relación entre el tamaño corporal y las variables ecológicas. En este tipo de modelos se estima la magnitud de la señal filogenética en los residuos del modelo lineal ( $\lambda > 0$ ) debido a que suponen que las relaciones filogenéticas son relevantes en la evolución conjunta del tamaño corporal y las preferencias de hábitat. Además, PANCOVA permite implementar y comparar modelos en los que: (a) especies migratorias y residentes tienen la misma tasa de diversificación evolutiva, (b) las especies migratorias tienen mayor tasa de diversificación y (c) las especies residentes tienen mayor tasa de diversificación. Mi

hipótesis está representada por la segunda opción (mayor diversificación evolutiva en especies migratorias). En total, la combinación de modelos con y sin influencia de la filogenia y estimando (o no) distintas tasas de diversificación resultan en un total de seis modelos PANCOVA para cada variable ecológica. Una vez más, utilicé AICc para seleccionar al mejor modelo para cada variable ecológica. Todos los modelos PANCOVA se llevaron a cabo en R (Fuentes-G. et al., 2016; R Core Team, 2020).

## RESULTADOS

### a) Efectos de las variables ambientales sobre la ocupación de las aves

Los efectos de las variables ambientales sobre la ocupación de las aves, estimados a través de las pendientes ponderadas derivadas de los modelos de ocupación, se pueden observar en la Tabla 2. Con respecto a la cobertura de árboles, esta variable tuvo un efecto positivo sobre la mayoría de las aves (i.e. mayor probabilidad de ocupación en sitios con una alta cobertura de árboles), mientras que, para cinco especies, esta variable no ejerció ningún efecto (*Arremon brunneinucha*, *Petrochelidon pyrrhonota*, *Hirundo rustica*, *Basilinna leucotis* y *Atthis heloisa*) (Tabla 2). Con respecto a la cobertura de arbustos, 23 especies fueron afectadas negativamente y 19 de forma positiva por esta característica ambiental, esto muestra que hubo una ligera inclinación hacia los efectos negativos, con 3 especies sin efecto de esta variable (*Empidonax occidentalis*, *Myadestes occidentalis* y *Setophaga coronata*). La distancia a la zona urbana tuvo un efecto similar a la cobertura de arbustos, aunque con un poco más de especies que no se vieron afectadas por esta variable (*Empidonax hammondii-oberholseri*, *Vireo gilvus*, *Icterus bullockii*, *Melospiza albicollis*, *Setophaga occidentalis*, *Basileuterus belli*, *Piranga ludoviciana* y *Psaltriparus minimus*).

La riqueza de árboles fue la característica ambiental con el mayor número de especies que no se vieron afectadas por esta variable (17 especies en total), pero a las 22 especies que sí afectó, su influencia en la ocupación fue predominantemente positiva. La riqueza de arbustos tuvo también efectos predominantemente positivos en la probabilidad de ocupación de las especies de aves focales, pero 14 de las 45 especies no fueron afectadas por esta variable. Finalmente, la riqueza combinada de árboles y arbustos influyó positivamente la ocupación de un gran número de especies de aves (Tabla 2). Los resultados principales del procedimiento de selección de modelos para los datos de ocupación, a partir de los cuales se obtuvieron estas pendientes ponderadas, se muestran en el Apéndice A.

**Tabla 2.** Efectos de las variables ambientales sobre la ocupación de las aves. Se muestran los valores de las pendientes ponderadas ( $\beta_1$ ) para cada variable ambiental obtenidos a partir de los modelos de ocupación. Los valores que tienen un efecto positivo se muestran en verde, aquellos que no tuvieron un efecto (0) en gris y, por último, aquellos que mostraron un efecto negativo se muestran en anaranjado.

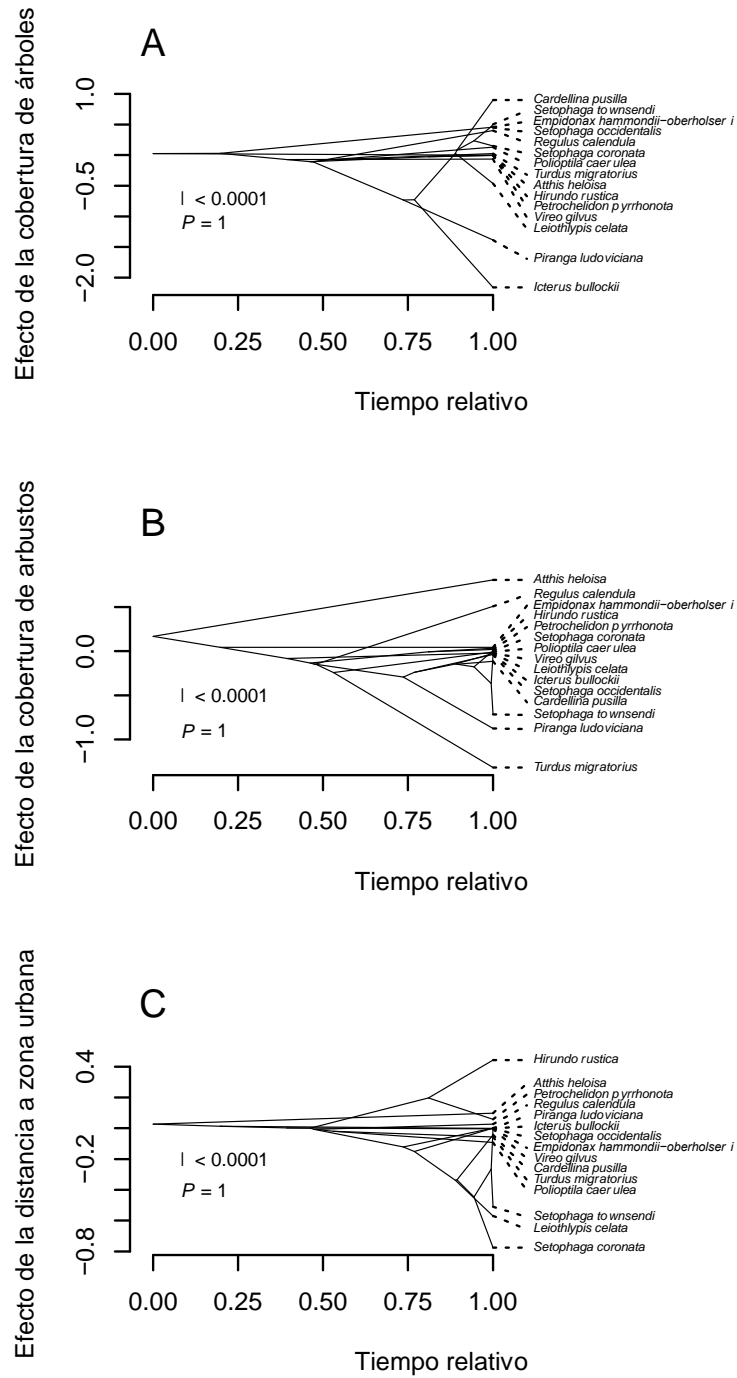
🏠 Residente; ❄️ Migratoria de invierno; ☀️ Migratoria de verano; 🏔️ Migratoria altitudinal.

Especie		Cobertura de árboles	Cobertura de arbustos	Distancia a la zona urbana	Riqueza de árboles	Riqueza de arbustos	Riqueza combinada de árboles y arbustos	Especie		Cobertura de árboles	Cobertura de arbustos	Distancia a la zona urbana	Riqueza de árboles	Riqueza de arbustos	Riqueza combinada de árboles y arbustos
<i>Columbina inca</i>	🏠	-0.2	-0.1	-1.44	0	-0.14	-0.08	<i>Melospiza albicollis</i>	🏠	-0.38	-0.72	0	0	0.43	0.22
<i>Columba livia</i>	🏠	-0.08	-0.87	-0.34	0	-0.96	-0.07	<i>Melospiza fusca</i>	🏠	-0.07	-0.01	-0.68	0.06	0.01	0.02
<i>Empidonax hammondi-oberholseri</i>	❄️	0.46	0.04	0	-0.02	-0.01	-0.01	<i>Arremon brunneinucha</i>	🏠	0	0.29	0.06	0	0	0
<i>Empidonax occidentalis</i>	🏠	0.02	0	-0.01	0	0	0	<i>Setophaga coronata</i>	❄️	0.15	0	-0.78	0.01	0.01	0.01
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	🏠	0.11	-0.01	-1.03	0	0.03	0.01	<i>Setophaga townsendi</i>	❄️	0.51	-0.72	-0.51	0.02	0.12	0.08
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	🏠	0.63	0.01	0.03	0	-0.02	-0.01	<i>Setophaga occidentalis</i>	❄️	0.45	-0.04	0	-0.15	-0.02	-0.06
<i>Vireo gilvus</i>	❄️	-0.06	-0.02	0	0.14	0.01	0.05	<i>Cardellina pusilla</i>	❄️	0.9	-0.11	-0.04	0.09	0.02	0.05
<i>Vireo huttoni</i>	🏠	0.04	0.07	0.01	0.04	0	0.02	<i>Cardellina rubra</i>	🏠	0.27	0.06	0.11	0.09	0.03	0.07
<i>Toxostoma curvirostre</i>	🏠	0.01	-0.18	-0.23	0.01	0.02	0.02	<i>Myioborus miniatus</i>	🏠	0.09	0.06	0.06	-0.01	-0.01	-0.01
<i>Myadestes occidentalis</i>	🏠	0.04	0	0.12	0.12	0	0.02	<i>Basileuterus belli</i>	🏠	0.72	0.8	0	0	0	0
<i>Catharus occidentalis</i>	🏠	0.03	0.25	0.02	0.01	0	0.01	<i>Leiothlypis celata</i>	❄️	-0.46	-0.03	-0.57	0.16	0.01	0.04
<i>Turdus rufopalliatu</i>	🏠	0.05	-1.39	-0.1	1.11	0	0.02	<i>Piranga ludoviciana</i>	❄️	-1.39	-0.88	0	0	0.12	0.11
<i>Turdus migratorius</i>	❄️	0.02	-1.32	-0.06	0.04	0.01	0.03	<i>Pheucticus melanocephalus</i>	🏠	0.09	-0.93	-0.08	0.11	-0.06	0.02
<i>Polioptila caerulea</i>	❄️	0.13	-0.01	-0.09	0	0.05	0.07	<i>Peucedramus taeniatus</i>	🏠	0.33	0.14	0.03	0.08	0.01	0.03
<i>Henicorhina leucophrys</i>	🏠	0.4	0.51	0.03	0	0	0	<i>Psaltriparus minimus</i>	🏠	-0.04	0.01	0	0.03	0	0.01
<i>Thryomanes bewickii</i>	🏠	0.03	-0.01	-0.03	0	0.01	0.01	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	☀️	0	0.02	0.06	0	0.4	0.09
<i>Ptiliogonys cinereus</i>	🏠	0.05	-0.01	-0.49	-0.02	-0.01	-0.02	<i>Hirundo rustica</i>	☀️	0	0.03	0.44	0	0.14	0.07
<i>Regulus calendula</i>	❄️	0.4	0.51	0.03	0	0	0	<i>Cyananthus latirostris</i>	🏠	-0.02	0.54	0.09	0.01	0.03	0.02
<i>Passer domesticus</i>	🏠	-0.03	-0.01	-4.64	0.18	-0.01	0	<i>Basilinna leucotis</i>	🏠	0	-0.23	-0.37	-0.01	0	-0.01
<i>Haemorhous mexicanus</i>	🏠	0.01	-0.01	-0.07	0.03	-0.01	0	<i>Amazilia beryllina</i>	🏠	0.01	0.34	0.18	0.06	0.04	0.18
<i>Icterus bullockii</i>	❄️	-2.16	-0.04	0	0.1	0.1	0.41	<i>Atthis heloisa</i>	🏔️	0	0.81	0.1	-0.01	0	0
<i>Quiscalus mexicanus</i>	🏠	-0.07	-0.36	-0.66	0	-0.36	-0.08	<i>Lampornis amethystinus</i>	🏠	0.46	0.06	0.14	0.01	0	0.01
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	🏠	1.22	0.76	0.03	0	0	0								

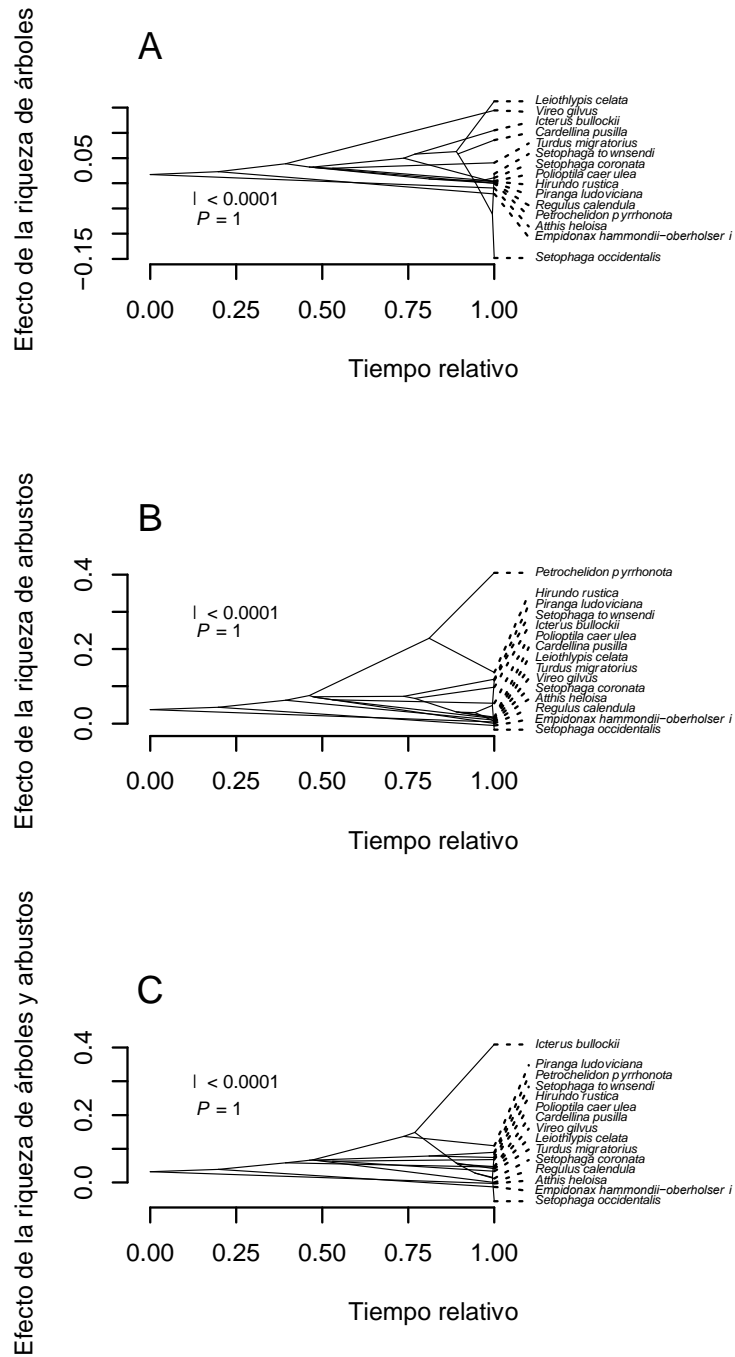
## b) Estimación de estados ancestrales y señal filogenética

Las estimaciones de los estados ancestrales del efecto de las variables ambientales en la ocupación de las especies migratorias mostraron patrones diversos en términos de la diversificación evolutiva. Las variables que promovieron una mayor diversificación fueron el efecto de la distancia a la zona urbana y el efecto de la riqueza de árboles (Figs. 3C y 4A). En estas dos variables, las especies comenzaron a divergir desde hace más de la mitad del tiempo total de evolución de este grupo de especies migratorias y el resultado actual es una alta diversidad interespecífica en la influencia de ambas variables ambientales. En relación con las otras cuatro variables ambientales (cobertura de árboles, cobertura de arbustos, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos), la mayoría de las especies migratorias han retenido el mismo valor del carácter desde las etapas tempranas de su evolución (Figs. 3A, B y 4B, C). Sin embargo, en estas cuatro variables observamos unas pocas especies que divergieron hacia valores mucho más extremos que sus especies hermanas. Por ejemplo, en el efecto de la cobertura de árboles, *Icterus bullockii* y *Cardellina pusilla* mostraron valores muy opuestos en cuanto a la forma en la que son afectadas por esta variable (Fig. 3A). Otro ejemplo de valores opuestos en especies migratorias cercanas se puede ver en el efecto de la riqueza de arbustos, donde *Petrochelidon pyrrhonota* e *Hirundo rustica* tuvieron respuestas distintas con respecto a esta variable. A *P. pyrrhonota* le afecta notablemente y de manera positiva la riqueza de arbustos, mientras que este efecto positivo es marcadamente menor en *H. rustica* (Fig. 4B).





**Figura 3.** Estimación de estados ancestrales y de la magnitud de señal filogenética ( $\lambda$ ) para 15 especies de aves migratorias con respecto al efecto de las siguientes variables ambientales sobre sus probabilidades de ocupación: (A) cobertura de árboles (B) cobertura de arbustos, (C) distancia a la zona urbana. El valor de  $P$  corresponde a la probabilidad de que  $\lambda$  sea estadísticamente igual a 0.



**Figura 4.** Estimación de estados ancestrales y de la magnitud de señal filogenética ( $\lambda$ ) para 15 especies de aves migratorias con respecto al efecto de las siguientes variables ambientales sobre sus probabilidades de ocupación: (A) riqueza de árboles (B) riqueza de arbustos, (C) riqueza de árboles y arbustos. El valor de  $P$  corresponde a la probabilidad de que  $\lambda$  sea estadísticamente igual a 0.

Las estimaciones de estados ancestrales para las aves residentes mostraron menor diversificación en comparación con las aves migratorias. El efecto de la cobertura de árboles, el efecto de la cobertura de arbustos y el efecto de la riqueza combinada de árboles y arbustos fueron las variables que mostraron más diversificación respecto a las otras tres variables ambientales en este grupo de aves (Figs. 5A, B y 7B). Al igual que en las aves migratorias, en el resto de las variables (distancia a la zona urbana, riqueza de árboles y riqueza de arbustos) la mayor parte de las especies residentes retuvo un cierto valor del carácter desde etapas tempranas de la evolución de este grupo de aves (Figs. 6A, B y 7A). Hubo especies cercanas filogenéticamente en mi grupo de estudio que tuvieron valores muy diferentes. Por ejemplo, se pueden observar valores muy distintos en el efecto que tiene la distancia a la zona urbana en *Passer domesticus* y *Haemorhous mexicanus* (Fig. 6A). En el efecto de la riqueza de arbustos podemos observar a las especies *Columbina inca* y *Columba livia* con valores también muy diferentes (Fig. 7A).

En todas las variables ambientales, tanto para aves migratorias como para aves residentes, no se encontró señal filogenética (i.e. el valor de  $\lambda$  fue prácticamente igual a cero con un valor de  $P$  igual a 1; Figs. 3-7). La única excepción fue el efecto de la riqueza de arbustos, con una señal filogenética intermedia ( $\lambda = 0.59$ ; Fig. 7A). Sin embargo, este valor de  $\lambda$  no fue estadísticamente distinto de 0 ( $P = 0.10$ ), lo que indica que en esta variable tampoco hay señal filogenética considerable.







### **c) Tasas de diversificación evolutiva a través de modelos Ornstein-Uhlenbeck**

Al probar los distintos modelos Ornstein-Uhlenbeck (OU1, OUM, OUMV), encontré que para cinco de las seis variables ambientales (cobertura de árboles, distancia a la zona urbana, riqueza de árboles, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos), tanto las tasas de diversificación como los óptimos fueron distintos entre especies de aves migratorias y residentes. Esto se debe a que para estas cinco variables el modelo con el mejor ajuste fue OUMV y ningún otro modelo estuvo a menos de dos unidades del AICc con respecto a este mejor modelo (i.e. en los cinco casos, los dos modelos restantes tuvieron un  $\Delta AICc > 2$ ) (Tabla 3). La única excepción fue la variable de cobertura de arbustos, debido a que el modelo más apoyado fue aquél en el que no hay diferencias ni en las tasas de diversificación ni en los óptimos entre especies de aves migratorias y residentes (i.e. el modelo seleccionado fue OU1) (Tabla 3).

Opuesto a mi hipótesis, en tres de las variables (distancia a la zona urbana, riqueza de árboles y riqueza de arbustos) las tasas de diversificación fueron mayores en aves residentes, en comparación con las aves migratorias (Figs. 8B, C y D). Por otro lado, consistente con mi hipótesis, en la cobertura de árboles, la tasa de diversificación fue notablemente mayor en aves migratorias que en aves residentes (Fig. 8A). Finalmente, en la variable de riqueza combinada de árboles y arbustos, el valor puntual de la tasa de diversificación fue mayor en aves migratorias respecto a las aves residentes, pero los errores estándar fueron muy grandes, por lo que la diferencia en las tasas de diversificación entre las aves migratorias y residentes para esta variable ambiental no fue muy evidente (Fig. 8E).

**Tabla 3.** Tabla de resultados de los modelos Ornstein-Uhlenbeck implementados en la librería OUwie para seis variables ambientales que afectan la ocupación de especies de aves migratorias y residentes. Se muestran los valores de AICc y  $\Delta$ AICc para los 3 modelos empleados: OU1 = no hay diferencias entre especies migratorias y residentes ni en los valores óptimos ni en las tasas de diversificación evolutiva, OUM = hay diferencias entre especies migratorias y residentes en los valores óptimos, pero no en las tasas de diversificación, y OUMV = hay diferencias entre especies migratorias y residentes tanto en los valores óptimos como en las tasas de diversificación.

<b>Variables ambientales</b>	<b>Modelo</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math>AICc</b>
Cobertura de árboles	<b>OUMV</b>	<b>56.9</b>	<b>0</b>
	OU1	70.4	13.5
	OUM	71.7	14.8
Cobertura de arbustos	<b>OU1</b>	<b>67.5</b>	<b>0</b>
	OUM	69.7	2.2
	OUMV	72.1	4.6
Distancia a la zona urbana	<b>OUMV</b>	<b>95.6</b>	<b>0</b>
	OU1	107.1	11.5
	OUM	108.8	13.2
Riqueza de árboles	<b>OUMV</b>	<b>-35.4</b>	<b>0</b>
	OU1	-25.4	10
	OUM	-23.3	12.1
Riqueza de arbustos	<b>OUMV</b>	<b>-23.8</b>	<b>0</b>
	OUM	-19.5	4.3
	OU1	-18.8	5
Riqueza combinada de árboles y arbustos	<b>OUMV</b>	<b>-99.4</b>	<b>0</b>
	OUM	-95.1	4.3
	OU1	-93.2	6.2

Las variables ambientales distancia a la zona urbana, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos tuvieron valores óptimos mayores en aves migratorias respecto a las aves residentes (Figs. 9B, D y E). La distancia a la zona urbana tuvo un efecto óptimo menos negativo en las aves migratorias que en las aves residentes; las aves migratorias parecen preferir sitios cercanos a los asentamientos humanos (el efecto óptimo de esta variable fue más negativo en las aves residentes) (Fig. 9B). De forma similar, las aves migratorias prefieren sitios con mayor diversidad de arbustos (Fig. 9D) y con mayor



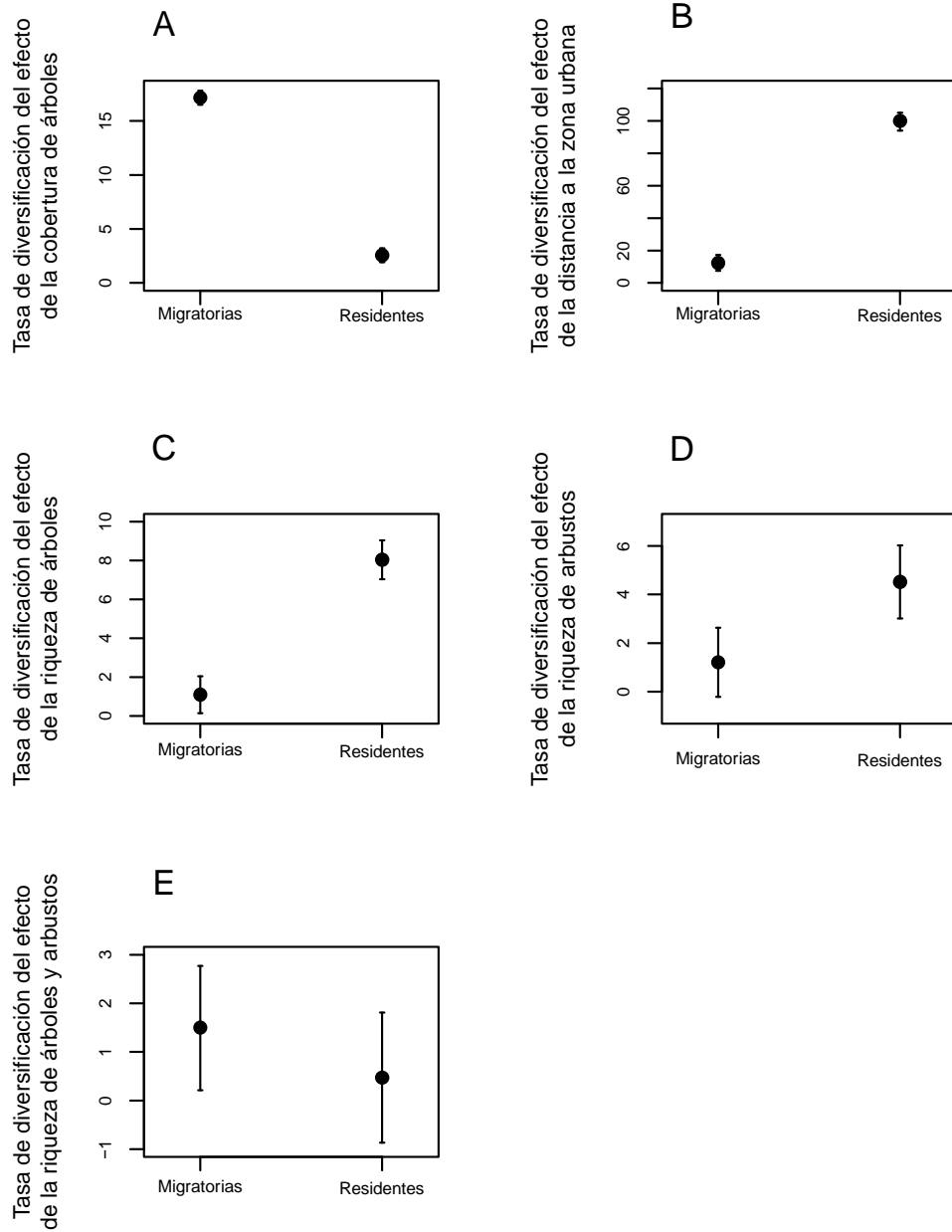
riqueza combinada de árboles y arbustos (Fig. 9E) en comparación con las aves residentes, las cuales prácticamente no se ven afectadas por estas variables ambientales (sus efectos óptimos son cercanos a cero). Sin embargo, la diferencia entre especies migratorias y residentes en el efecto óptimo de la distancia a la zona urbana (Fig. 9B) fue menos evidente en comparación con las diferencias en el efecto óptimo de la riqueza de arbustos y la riqueza de árboles y arbustos entre aves migratorias y residentes (Figs. 9D y E). Las dos variables ambientales restantes (los efectos de la cobertura y riqueza de árboles) no mostraron diferencias estadísticas en sus óptimos entre aves migratorias y residentes (Figs. 9A y C). La cobertura de árboles tuvo un óptimo ligeramente negativo en las aves migratorias y ligeramente positivo en las residentes (Fig. 9A). La riqueza de árboles tuvo óptimos positivos tanto en aves migratorias como en aves residentes, aunque ligeramente menor para las aves migratorias (Fig. 9C).

#### **d) Tasas de diversificación evolutiva a través de análisis de covarianza filogenético**

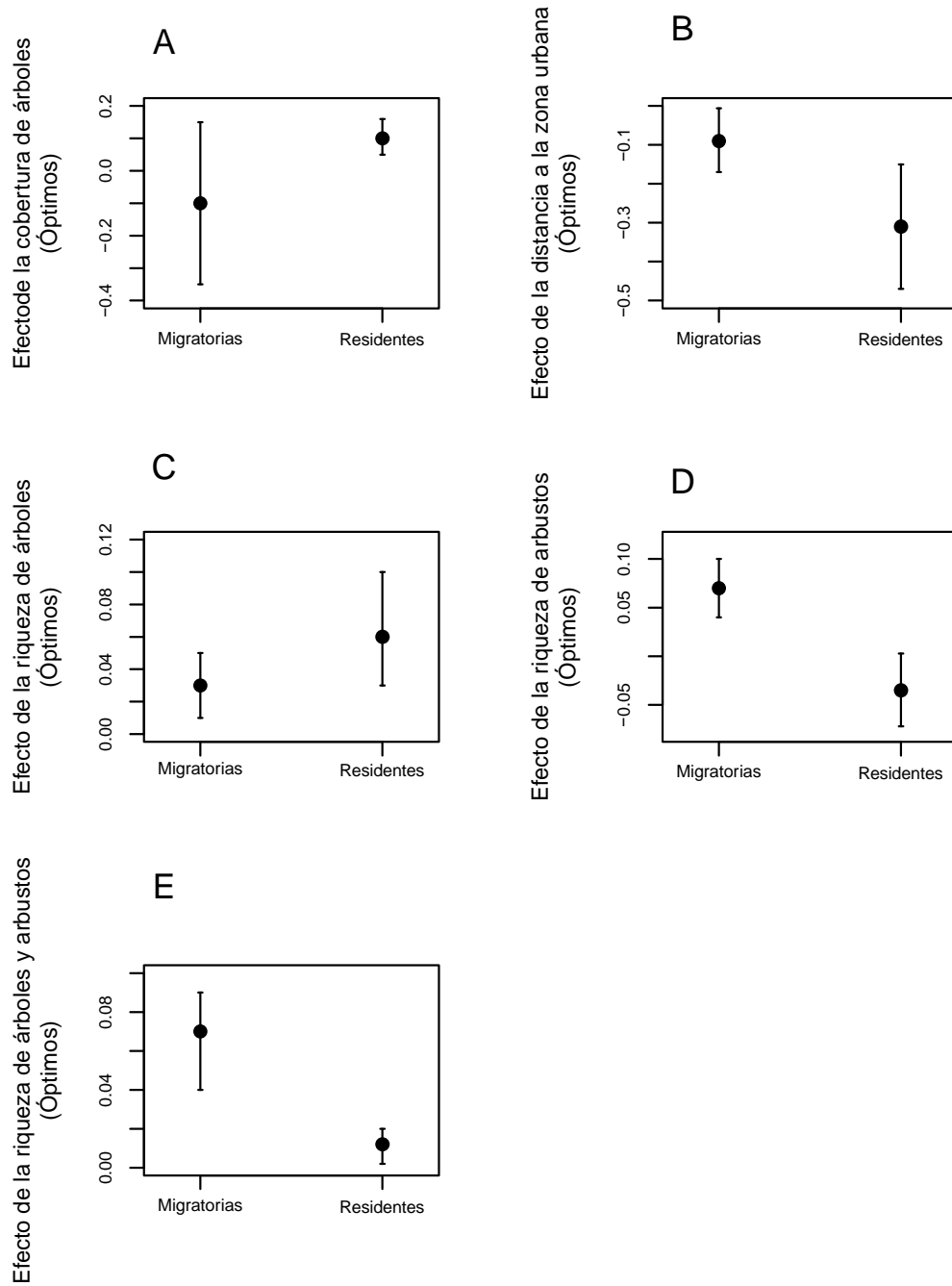
Para el efecto de la cobertura de árboles, el modelo apoyado no incluyó la filogenia e indica una mayor tasa de diversificación en aves migratorias (1.22) en comparación con las aves residentes (0.88) (Tabla 4). El efecto de la talla fue negativo para aves migratorias y cercano a cero para aves residentes (Fig. 10A). Esto quiere decir que las aves migratorias de tallas más grandes evitan sitios con abundante cobertura de árboles.

Para el efecto de la cobertura de arbustos, el modelo apoyado tampoco incluyó a la filogenia y mostró que las tasas de diversificación fueron iguales tanto para las aves migratorias como para las residentes (tasa global = 0.14) (Tabla 4). El efecto de la talla fue negativo para ambos grupos de aves, pero más marcado para las especies migratorias (Fig.

10B). En otras palabras, tanto aves migratorias como residentes de tamaño grande evitan sitios con mayor cobertura de arbustos.



**Figura 8.** Estimación de las tasas de diversificación evolutiva de seis variables ambientales para especies de aves migratorias y residentes. Las barras de error denotan  $\pm 1$  error estándar. En A y B los errores estándar son notablemente pequeños.



**Figura 9.** Estimación de los valores óptimos de seis variables ambientales para especies de aves migratorias y residentes. Las barras de error denotan  $\pm 1$  error estándar.

Tanto para el efecto de la distancia a la zona urbana como el efecto de la riqueza de arbustos, el modelo apoyado no incluyó a la filogenia e indicó que las aves residentes tienen una tasa de diversificación mayor respecto a las aves migratorias. Esta diferencia entre migratorias y residentes es muy evidente en la distancia a la zona urbana y relativamente pequeña en la riqueza de arbustos (distancia a la zona urbana: 0.75 para aves residentes y 0.08 para aves migratorias; riqueza de arbustos: 0.03 para aves residentes y 0.01 para aves migratorias) (Tabla 4). De hecho, en el caso de la riqueza de arbustos el segundo modelo indicó que no hay diferencias entre aves migratorias y residentes en la tasa de diversificación y tuvo un apoyo similar al del mejor modelo ( $\Delta AICc = 0.64$ ; Tabla 4). En ambas variables, el tamaño corporal no tuvo efecto en las aves migratorias, mientras que en las aves residentes el tamaño tuvo un ligero efecto negativo (Figs. 10C y E). Para la distancia a la zona urbana, esto indica que algunas de las especies residentes más grandes prefieren sitios cercanos a los humanos (Fig. 10C). En el caso de la riqueza de arbustos, esto indica que algunas de las especies residentes más grandes prefieren sitios con menos especies de arbustos (Fig. 10E).

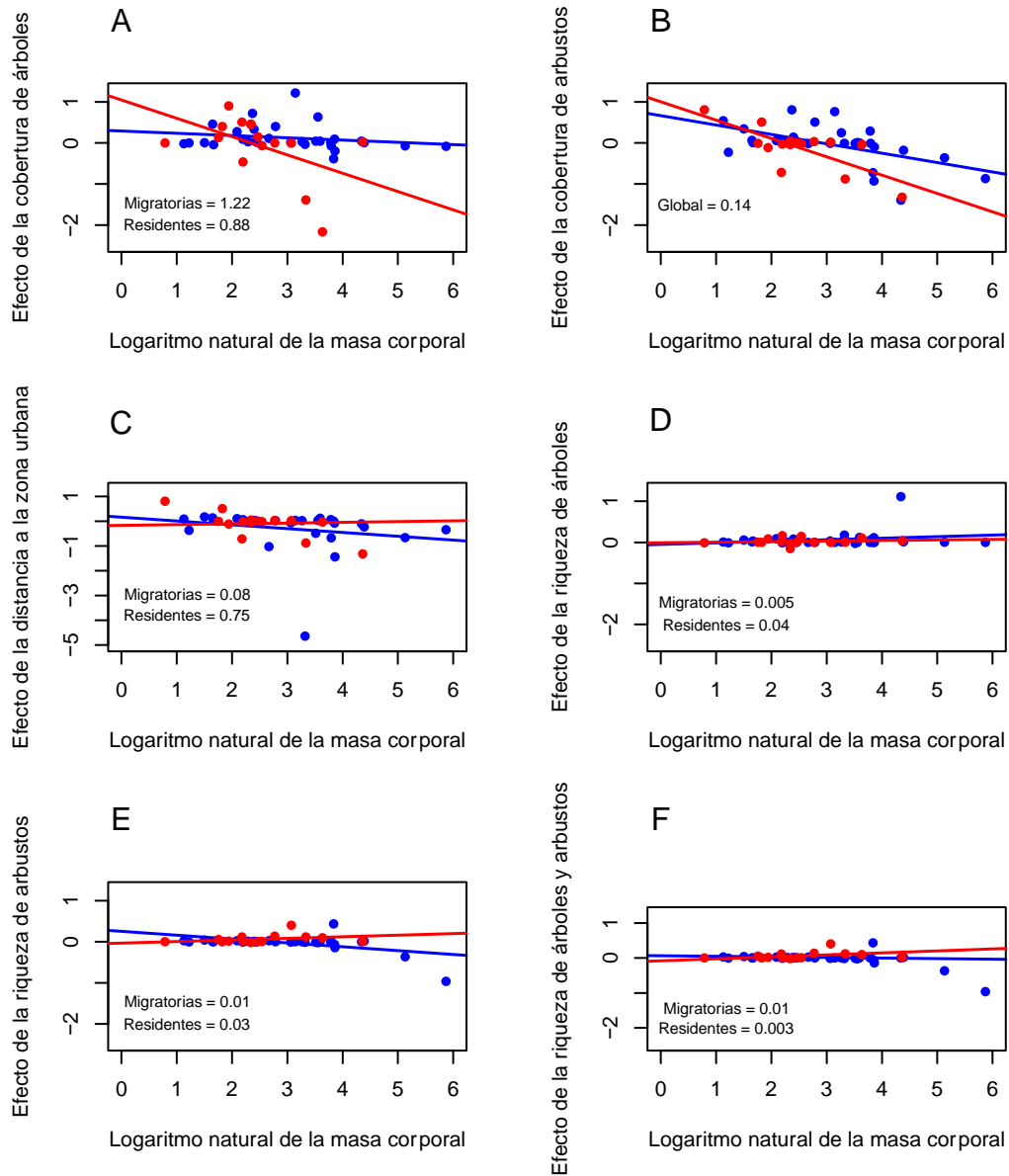
Para el efecto de la riqueza de árboles, el modelo apoyado mostró también que no hay efecto de la filogenia y que la tasa de diversificación es mayor en aves residentes (0.04) que en aves migratorias (0.005) (Tabla 4). El tamaño corporal no tuvo un efecto sobre esta variable ambiental ni en especies residentes ni en especies migratorias (Fig. 10D).

Por último, para el efecto de la riqueza combinada de árboles y arbustos, el modelo más apoyado fue aquél que mostró que no hubo un efecto de la filogenia y que las aves migratorias tuvieron una tasa de diversificación mayor (0.01) respecto a las aves residentes

(0.003) (Tabla 4). El efecto de la masa corporal fue cercano a cero tanto para las aves migratorias como para las aves residentes (Fig. 10F).

**Tabla 4.** Tabla de resultados de los modelos del análisis de covarianza filogenético (PANCOVA) para seis variables ambientales que afectan la ocupación de especies de aves migratorias y residentes. Se muestran los valores de AICc y  $\Delta$ AICc para los seis modelos implementados. Los modelos difieren en la incorporación o no de la filogenia y en las diferencias entre aves migratorias y residentes en las tasas de diversificación evolutiva. Se muestran los valores de la señal filogenética ( $\lambda$ ) para los modelos que incorporan la filogenia.

Variable de respuesta	Modelo	AICc	$\Delta$ AICc	$\lambda$
Cobertura de árboles	<b>Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias</b>	<b>56.11</b>	<b>0</b>	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	65.34	9.23	0.17
	Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación	66.87	10.76	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	69.55	13.44	< 0.001
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes	69.55	13.44	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	75.34	19.23	< 0.001
Cobertura de arbustos	<b>Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación</b>	<b>49.34</b>	<b>0</b>	
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes	51.66	2.31	
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	52.02	2.68	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	52.02	2.68	< 0.001
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	57.8	8.46	< 0.001
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	57.8	8.46	< 0.001
Distancia a la zona urbana	<b>Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes</b>	<b>96.11</b>	<b>0</b>	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	108.31	12.2	0.96
	Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación	110.42	14.31	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	110.8	14.69	0.96
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	113.12	17.01	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	116.59	20.48	0.96
Riqueza de árboles	<b>Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes</b>	<b>-34.79</b>	<b>0</b>	
	Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación	-22.77	12.02	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	-20.09	14.7	< 0.001
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	-19.68	15.11	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	-14.3	20.49	< 0.001
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	-14.21	20.58	< 0.001
Riqueza de arbustos	<b>Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes</b>	<b>-32.11</b>	<b>0</b>	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	-31.47	0.64	0.65
	Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación	-29.1	3.01	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	-26.56	5.55	0.63
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	-26.07	6.04	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	-25.93	6.18	0.68
Riqueza combinada de árboles y arbustos	<b>Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves migratorias</b>	<b>-103.75</b>	<b>0</b>	
	Sin filogenia. Una sola tasa de diversificación	-101.23	2.52	
	$\lambda$ . Una sola tasa de diversificación	-98.61	5.14	< 0.001
	Sin filogenia. Mayor tasa de diversificación en aves residentes	-96.48	7.27	
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves migratorias	-95.18	8.57	< 0.001
	$\lambda$ . Mayor tasa de diversificación en aves residentes	-92.82	10.93	< 0.001



**Figura 10.** Efecto la masa corporal (en logaritmo natural) sobre las seis variables ambientales (cobertura de árboles, cobertura de arbustos, distancia a la zona urbana, riqueza de árboles, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos) para especies de aves migratorias y residentes. Se muestran los valores de las tasas de diversificación evolutiva para aves migratorias y residentes. ● Aves migratorias ● Aves residentes.



## DISCUSIÓN

En esta investigación puse a prueba la hipótesis de que las especies de aves migratorias tendrían una mayor flexibilidad en los requerimientos ecológicos, además de preferencias de hábitat mucho más diversas que las aves residentes, debido a que la migración tiene costos energéticos muy altos (Newton, 2007). Además, la migración implica realizar recorridos largos a través de terrenos desconocidos y hostiles con climas desfavorables, competir por recursos limitados y exponerse a patógenos y otros agentes causantes de enfermedades (McKinnon et al., 2010; Newton, 2007; Reynolds & Clay, 2011; Russell, 2016). Esta flexibilidad en los requerimientos ecológicos podría incrementar la probabilidad de que las aves migratorias encuentren alimento, refugio y otros recursos que les permitan recuperar sus energías y obtener un estado nutricional óptimo después del viaje y sobrevivir.

Encontré una gran diversidad de efectos de las variables ambientales sobre la ocupación de las aves, con base en los modelos de ocupación, que fueron estimados a través de las pendientes ponderadas derivadas de los modelos de ocupación y se pueden observar en la Tabla 2. Las variables que tuvieron efectos positivos en la ocupación de un mayor número de aves fueron la cobertura de árboles y la riqueza combinada de árboles y arbustos. Esto indica que, en sitios en los que el dosel de los árboles es más denso y donde hay más riqueza de especies de árboles y arbustos, aumenta la presencia de una gran parte de las especies de aves del estudio (28 y 27, respectivamente). En el caso de las aves residentes, la cobertura de árboles influyó en la ocupación de 20 especies y la riqueza combinada de árboles y arbustos influyó en la ocupación de 16 especies. Por otro lado, para las aves migratorias, la cobertura de árboles incidió en la ocupación de 8 especies, mientras

que la ocupación de 11 especies fue afectada por la riqueza combinada de árboles y arbustos. Por ejemplo, *Setophaga coronata* es un ave migratoria de grandes distancias que generalmente está asociada a sitios muy boscosos, principalmente bosques maduros y mixtos de coníferas, y con una gran abundancia de árboles grandes. Además, en este tipo de hábitat, es donde principalmente se reproduce y anida (Matsuoka et al., 1997). Por otro lado, especies de colibríes como *Cyananthus latirostris*, un ave residente, habitan principalmente en sitios con una alta y diversa disponibilidad de alimento, especialmente néctar de flores, el cual se encuentra principalmente en arbustos. Los sitios en los que anidan estos colibríes se encuentran primordialmente en arbustos altos y árboles (Baltosser, 1989). De manera que los patrones derivados de mis modelos de ocupación coinciden con los datos de historia natural de las especies de aves migratorias y residentes incluidas en mi estudio, e implican que estos modelos basados en registros de campo corregidos por la estimación de la probabilidad de detección de cada especie son robustos para predecir la probabilidad de que las aves ocupen/prefieran hábitats con características específicas.

Las variables ambientales que tuvieron efectos negativos en la ocupación de un mayor número de especies de aves fueron la cobertura de arbustos y la distancia a la zona urbana (23 y 20 especies, respectivamente); estos efectos negativos fueron similares entre especies migratorias y residentes. En el caso de las aves residentes, la cobertura de arbustos afectó negativamente la ocupación de 14 especies; igualmente, la distancia a la zona urbana tuvo un impacto negativo en la ocupación de 14 especies. Por otro lado, para las aves migratorias, la cobertura de arbustos y la distancia a la zona urbana incidieron negativamente en la ocupación de 9 y 6 especies, respectivamente. Esto quiere decir que, cuanto más denso es el dosel al nivel de los arbustos, menor probabilidad de que estas aves

estén presentes. Por otro lado, para la distancia a la zona urbana un efecto negativo significa que, la probabilidad de que las especies de aves focales se encuentren presentes es más alta en los sitios urbanos o cercanos a la mancha urbana, mientras que lejos de la actividad humana estas especies tienden a estar ausentes. Es decir, este efecto negativo implica una preferencia por sitios urbanos. Especies como *Passer domesticus* y *Columba livia*, a diferencia de otras aves que no son consideradas urbanas, tienen una amplia preferencia por sitios altamente perturbados y urbanizados, inclusive con una baja cobertura y riqueza de vegetación en general y con una alta actividad humana. De hecho, estas especies son capaces de desplazar a otras especies de aves de estos sitios urbanos debido a su elevada abundancia y alto potencial competitivo (MacGregor-Fors et al., 2012). Nuevamente, estos resultados revelan una alta coincidencia entre los datos de historia natural y los modelos de ocupación utilizados en mi estudio, incluso cuando se integran variables que reflejan la alteración de los hábitats naturales.

A partir de la reconstrucción de estados ancestrales, encontré los siguientes patrones generales. En ambos tipos de aves, tanto migratorias como residentes, casi todas las especies retienen un valor ancestral del efecto de las variables ambientales sobre su presencia. En las aves migratorias hay una aparente mayor diversificación (aunque sólo es ligeramente mayor) en las variables ambientales de distancia a la zona urbana y riqueza de árboles en comparación con las aves residentes. Este resultado es consistente con mi hipótesis de mayor diversificación evolutiva y ecológica en las aves migratorias, y probablemente implica que las aves migratorias exhiben una alta flexibilidad en su uso de los distintos hábitats (Zúñiga-Vega et al., 2019). Sin embargo, también observé una diversificación ligeramente mayor en las aves residentes en el efecto de la cobertura de

árboles en comparación con las aves migratorias. Este resultado es opuesto a lo que planteé en mi hipótesis de trabajo.

En ninguna de las seis variables de preferencia de hábitat y para ninguno de los dos grupos de aves (migratorias y residentes) hubo señal filogenética significativa. Esto quiere decir que la evolución de las preferencias de hábitat, tanto de aves migratorias como de residentes, no sucede acumulando cambios graduales, i.e. a través de un proceso evolutivo de movimiento Browniano (Blomberg et al., 2003). En lugar de esto, muchas especies han retenido el valor ancestral y otras especies cercanas muestran valores muy contrastantes de sus preferencias de hábitat. El resultado es que, en general, las especies cercanas no se parecen entre sí y, por lo tanto, los valores para estas especies de las seis variables ecológicas no reflejan las relaciones ancestro-descendiente de estos grupos de aves. Es decir, la historia evolutiva de las seis variables ambientales no es paralela a las relaciones ancestro-descendiente de estos grupos de aves. Patrones similares a este han sido documentados en otros grupos de vertebrados (Buckley et al., 2010).

En un estudio sobre la señal filogenética de primates (Kamilar & Cooper, 2013) fueron analizados 31 rasgos distintos. Entre estos rasgos se encuentran varias características ecológicas, como variables asociadas al nicho climático y la dieta. Estos autores calcularon los valores de  $K$  de Blomberg (i.e. otra medida de la señal filogenética que cuantifica la variación del rasgo que observamos con relación a la variación del rasgo que es esperada bajo la evolución por movimiento Browniano (Blomberg et al., 2003)); y encontraron que la señal filogenética es más débil (valores más bajos de  $K$ ) en estos caracteres ecológicos en comparación con caracteres anatómicos. Este resultado con primates es consistente con mis resultados que también indican señal filogenética muy débil en las preferencias de hábitat

de aves migratorias y residentes. Una señal filogenética débil en estas características del hábitat puede deberse a que las aves son animales que tienen una gran capacidad de moverse y pueden aprovechar una diversidad grande de nichos y tener una preferencia de hábitat amplia (Winkler & Leisler, 1985). Los cambios anatómicos en las aves, al igual que en los primates, podrían ser menores o menos notables a lo largo del tiempo y seguir un patrón de evolución por movimiento Browniano. Esta hipótesis aún no ha sido comprobada.

Por el contrario, en un estudio realizado en todos los grupos de anfibios, contemplando el mayor número de especies posibles (Hof et al., 2010), se obtuvo la señal filogenética para los nichos climáticos realizados de estos animales a través de la prueba de aleatorización de Blomberg y también del estadístico  $K$  (Blomberg et al., 2003). Los autores encontraron que, en general, en todos los órdenes de anfibios y en todas las regiones biogeográficas que analizaron, las especies filogenéticamente cercanas tienen nichos climáticos parecidos (i.e. señal filogenética significativa) (Hof et al., 2010). Este patrón a gran escala observado en anfibios es opuesto a lo que yo detecté en las aves. Por lo tanto, existen grupos taxonómicos en los que los rasgos ecológicos sí evolucionan acumulando cambios graduales, mientras que en otros grupos, las preferencias de hábitat son evolutivamente más lábiles y responden a adaptaciones locales (Charmantier et al., 2016; Partecke & Gwinner, 2007). De qué depende que, en un grupo como las aves, las preferencias de hábitat evolucionen sin dejar rastros de la historia evolutiva del grupo, mientras que, en otros grupos como los anfibios, los nichos retengan fuerte señal filogenética, es un tema que merece un examen detallado de los procesos evolutivos involucrados. Una razón posible de que animales como los anfibios tengan una fuerte señal

filogenética en sus nichos climáticos podría ser sus marcadas restricciones fisiológicas. Los anfibios se encuentran restringidos a zonas relativamente húmedas con cuerpos de agua cercanos, ya que su reproducción y supervivencia dependen de ello. En el caso de las aves, sus restricciones fisiológicas no son tan grandes y podemos encontrarlas en sitios con alta y baja humedad, alta o baja densidad arbórea, etc.

Aunado a lo anterior, mis resultados revelan que muchas especies son ecológicamente similares entre sí y dichas tendencias evolutivas han sido retenidas desde hace varios millones de años. Esto puede deberse a dos procesos distintos. El primero podría ser debido a un arrastre filogenético muy fuerte. En este caso, probablemente existe carencia de variación genética en aquellas especies que comparten la misma preferencia de hábitat. Esto sucede porque algunos loci muy conservados carecen de fuentes de variación (Winker et al., 2018). Algunos textos le han llamado a esto conservadurismo filogenético del nicho (Crisp & Cook, 2012; Losos, 2008)

El segundo proceso que probablemente originó la retención de un valor ancestral de las preferencias de hábitat en muchas especies es la existencia de una fuerte selección natural estabilizadora (Gregoire et al., 2004; Schmalhausen, 1949). Es decir, estas especies se han beneficiado mucho de algún rasgo del ambiente y, por lo tanto, comparten la misma preferencia. En otras palabras, su reproducción y supervivencia (i.e. su adecuación) sigue siendo la mejor en esos valores observados de las variables ecológicas y este beneficio se ha mantenido a lo largo de su historia evolutiva. Si han surgido variantes en las que los individuos tienden a preferir mayores o menores valores del atributo ecológico, la selección natural estabilizadora se ha encargado de eliminar a estas variantes y, por lo tanto, el

fenotipo prevalente es el que se sigue observando hasta hoy en día. Este proceso se conoce como canalización ambiental (Gibson & Wagner, 2000).

A partir de los distintos modelos Ornstein-Uhlenbeck, con los que estimé y comparé estadísticamente las tasas de diversificación evolutiva para especies migratorias y residentes, encontré que, en cinco de las seis variables ambientales, hay diferencias entre estos dos grupos de aves tanto en sus óptimos como en las tasas de diversificación. La única excepción fue la cobertura de arbustos, en la que no hay diferencias ni en óptimos ni en las tasas de diversificación entre especies residentes y migratorias (Tabla 3). Opuesto a mi hipótesis, en tres de las variables (distancia a la zona urbana, riqueza de árboles y riqueza de arbustos) la mayor diversificación evolutiva fue para las aves residentes. Es decir, las aves residentes han evolucionado y obtenido más variación en estas tres características ambientales que afectan la probabilidad de que se encuentren presentes. Por ejemplo, hay especies como *Melospiza fusca* y *Columbina inca* que seleccionan preferencialmente sitios cercanos a los humanos y, por el contrario, otras especies residentes tales como *Cardellina rubra* y *Myadestes occidentalis* que prefieren sitios lejos de la actividad humana. *Columbina inca* es un columbiforme que se puede encontrar en áreas altamente perturbadas y núcleos humanos en distintas partes del mundo y sus poblaciones en las ciudades son muy abundantes (Chávez-Zichinelli et al., 2013). En contraste, *Cardellina rubra* es un chipe que está asociado predominantemente a zonas boscosas (Escobar-Ibáñez et al., 2016). También hay especies residentes que no parecen verse afectadas por la distancia a la zona urbana (pendientes ponderadas cercanas a cero (Tabla 2) tales como *Psaltiriparus minimus* que observamos tanto en zonas urbanas, como en zonas conservadas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Ramírez-Cruz et

al., 2019). Esta especie usualmente usa las partes altas de las copas de los árboles, así que son poco perturbados por las actividades humanas, lo que explica que pueda estar presente dentro y fuera de núcleos urbanos.

Desde luego, los resultados y conclusiones que obtuve con respecto a los óptimos y las tasas de diversificación dependen de las especies residentes y migratorias que incluí en este estudio. No puedo descartar la posibilidad de que, al incluir especies distintas, los resultados que detecté puedan modificarse.

El caso de la alta diversificación en especies de aves residentes con respecto al efecto de la riqueza de árboles puede verse en que hay especies que seleccionan sitios con muchas especies arbóreas, tales como *Turdus rufopalliatu*s y *Pheucticus melanocephalus* y, por el contrario, hay especies que evitan los sitios con alta diversidad de árboles, tales como *Ptiliogonys cinereus* y *Basilinna leucotis*. En particular, *P. melanocephalus* es un ave asociada a sitios boscosos, especialmente a aquellos que tienen una alta diversidad de especies de árboles (Heath & Ballard, 2003) posiblemente porque ahí encuentran una mayor disponibilidad de sitios de anidación y diversas fuentes de alimento. Por el lado contrario, *B. leucotis* suele tener una preferencia más específica por arbustos, de los cuales obtiene principalmente sus recursos alimentarios del néctar de las flores (Lara et al., 2009), por lo que la diversidad de árboles no supone un aumento en su ocupación, sino todo lo contrario, pues muchas especies de árboles podrían afectar negativamente los recursos florísticos (en sitios donde hay una gran diversidad de árboles usualmente hay relativamente pocas especies de arbustos).

En el caso de la riqueza de arbustos, la alta diversificación detectada en aves residentes se puede reflejar en especies como *Melozona albicollis* que tuvo una pendiente



ponderada notablemente positiva (Tabla 2) y que, por lo tanto, prefiere zonas con diversas especies de arbustos, dado que se alimentan principalmente del suelo y sus nidos suelen localizarse en arbustos y árboles muy bajos o juveniles, por lo que su actividad principal es a nivel del suelo (Marshall, 1964). Por el contrario, también hay especies residentes que prefieren sitios con baja diversidad de arbustos tales como *Quiscalus mexicanus* y *Columba livia*, que son aves que prefieren sitios abiertos y altamente perturbados donde encuentran alimento principalmente de fuentes humanas o animales muertos por causas antropogénicas (Grabruker & Grabruker, 2010; Rose et al., 2006).

El único resultado que fue consistente con mi hipótesis fue la mayor tasa de diversificación en el efecto de la cobertura de árboles en las especies migratorias (es decir, mi predicción se cumplió solamente en una de las seis variables). Hay especies migratorias que prefieren sitios con abundante cobertura de árboles, tales como *Empidonax hammondi-oberholseri*, *Setophaga coronata*, *S. townsendi* y *S. occidentalis*. Estas especies están asociadas a bosques densos (Almazán-Núñez et al., 2018; Matsuoka et al., 1997; Sedgwick, 1987). Por el contrario, hay especies migratorias que evitan los sitios con densa cobertura de árboles, como por ejemplo *Vireo gilvus*, que usa principalmente para su alimentación sitios bajos y en la periferia de los bosques cercanos a las ciudades y zonas con agricultura (James et al., 1976).

En la otra variable en la que los modelos Ornstein-Uhlenbeck indican diferencias en las tasas de diversificación entre especies residentes y migratorias (riqueza combinada de árboles y arbustos) los errores estándar fueron demasiado grandes como para discernir si efectivamente hay o no diferencias en estas tasas entre ambos grupos de aves (Fig. 8E). En muchos casos, estos modelos evolutivos no tienen el poder suficiente para estimar con alta

precisión sus parámetros cuando el número de especies es moderado (entre 30 y 50 especies) o bajo (menor a 30 especies) (Cooper et al., 2016; Freckleton et al., 2002).

En las estimaciones de los óptimos, ocurrió algo parecido. En las variables de la cobertura de árboles y la riqueza de árboles, los errores estándar fueron relativamente grandes y, por lo tanto, no permiten discernir diferencias entre aves migratorias y residentes. En las otras tres variables (distancia a la zona urbana, riqueza de arbustos y riqueza combinada de árboles y arbustos), los óptimos fueron mayores para las especies migratorias. Esto quiere decir que, una vez consideradas las relaciones filogenéticas, los promedios de estas variables ambientales fueron más altos en este grupo de aves. Además, también indican que la selección natural está promoviendo mayores valores de estas tres variables en las especies migratorias (i.e. se adaptan a valores más altos).

En el caso de la distancia a la zona urbana, el óptimo para las aves migratorias fue cercano a cero, lo que indica que hay una tendencia a que estas especies se vean relativamente poco afectadas por la urbanización. Esto puede explicarse por la necesidad de estas especies de usar todo tipo de hábitats durante su migración para recuperar la energía y condición física que perdieron durante su viaje (Zúñiga-Vega et al., 2019). Por el contrario, el óptimo para las especies residentes fue claramente negativo, lo que implica que en promedio hay una tendencia de las especies residentes a usar hábitats cercanos a los humanos. Esto se puede explicar porque, como mencioné anteriormente, muchas de las especies residentes que fueron incluidas en mi análisis están bien adaptadas a la perturbación humana, tales como *Columbina inca*, *Columba livia*, *Passer domesticus*, *Quiscalus mexicanus*, *Melospiza fusca*, entre otras. También, este resultado sugiere que las

especies residentes están experimentando fuerte selección natural hacia un mayor uso de los ambientes urbanos (Seress & Liker, 2015).

Tanto la riqueza de árboles como la de arbustos es un determinante de la heterogeneidad ambiental, no sólo para las aves, sino para otros tipos de fauna, aun cuando los sitios hayan sido perturbados por el humano. Sitios con mayor diversidad vegetal pueden fomentar la presencia de más especies de aves migratorias, dado que pueden proporcionar microhábitats para descanso y percha y una mayor variedad de alimento (Ortega-Álvarez et al., 2020). Recordemos que, como he enfatizado anteriormente, las aves migratorias recorren varios cientos de kilómetros y pasan por circunstancias poco favorables durante el período migratorio (Senner et al., 2020), por lo tanto, pueden relajar su tipo de dieta y consumir una variedad más extensa de alimentos (McWilliams & Karasov, 2001; Zúñiga-Vega et al., 2019), si esto les permite recuperar en menos tiempo sus reservas energéticas y un estado nutricional óptimo.

Por último, tomando la masa de las aves como una covariable, usando el análisis de covarianza filogenético, las aves migratorias tuvieron mayor tasa de diversificación en los efectos de la cobertura de árboles y la riqueza combinada de árboles y arbustos, mientras que el resto de las variables ecológicas (a excepción de la cobertura de arbustos, dado que su tasa fue global), tuvieron una mayor diversificación en las aves residentes (distancia a la zona urbana, riqueza de árboles y riqueza de arbustos). Estos resultados son consistentes con los que obtuvimos a través de los distintos modelos Ornstein-Uhlenbeck. Esto implica que estas diferencias en las tasas de diversificación son notablemente evidentes, puesto que detectar dichas diferencias no depende del método comparado que estamos utilizando (en ambos métodos fueron diferencias notables entre migratorias y residentes en las tasas de

diversificación). De hecho, en ambos métodos, la diversificación evolutiva en la forma en la que las aves residentes y migratorias utilizan la cobertura de arbustos fue similar entre estos dos grupos de aves. Por lo tanto, a través del análisis de covarianza filogenético solo encontré apoyo a mi hipótesis de mayor diversificación ecológica en las aves migratorias en dos variables ambientales: cobertura de árboles y riqueza combinada de árboles y arbustos. Aparentemente, algunas especies migratorias prefieren sitios con densa cobertura arbórea y alta diversidad de especies vegetales, mientras que otras migratorias prefieren sitios con poca densidad de árboles y relativamente homogéneos en términos de diversidad vegetal.

Un par de patrones notables que se derivan de los análisis de covarianza filogenético es que el tamaño de las especies afecta el uso y preferencia de algunos rasgos del hábitat. Específicamente, algunas especies migratorias de tamaño relativamente grande prefieren sitios con baja cobertura tanto de árboles como de arbustos (e. g. *Piranga ludoviciana*, *Icterus bullockii* y *Turdus migratorius*). En el caso de las especies residentes, el tamaño del cuerpo no influye en el efecto de la cobertura de árboles. Sin embargo, algunas especies residentes de tamaño grande prefieren sitios con baja cobertura de arbustos (e. g. *Melospiza albicollis*, *Columbina inca*, *Turdus rufopalliatus*, *Quiscalus mexicanus* y *Columba livia*). Estos patrones relacionados con el tamaño corporal y el uso de hábitat pueden explicarse tanto por la dieta como por la asociación con humanos que muestran algunas especies de aves de tamaño relativamente grande, tanto migratorias como residentes. Al parecer, algunas estas especies grandes (tanto migratorias como residentes) se alimentan de invertebrados del suelo (e. g. *Turdus migratorius*, *Turdus rufopalliatus* y *Toxostoma curvirostre*) que son más abundantes en sitios abiertos con dosel poco abundante, tanto en el estrato arbóreo, como en el estrato arbustivo. Otras especies grandes se benefician de los

desechos humanos que son más abundantes en sitios perturbados con baja o nula cobertura de árboles y arbustos (e. g. *Columbina inca*, *Columba livia*, *Quiscalus mexicanus* y *Turdus rufopalliatus*).

## CONCLUSIÓN

En esta investigación puse a prueba la hipótesis de que las especies de aves migratorias tendrían una mayor flexibilidad en los requerimientos ecológicos, además de preferencias de hábitat mucho más diversas, debido a que la migración tiene un costo muy alto para ellas y promueve una relajación en sus preferencias de hábitat. Sin embargo, encontré sólo evidencia parcial a favor de esta hipótesis. Empleando los modelos Ornstein-Uhlenbeck encontré que las aves de especies migratorias tuvieron una tasa de diversificación mayor que las residentes en el efecto que tiene la cobertura de árboles en su ocupación. Y con el análisis de covarianza filogenético, encontré que las aves migratorias también tuvieron mayor tasa de diversificación en los efectos de la cobertura de árboles y, además, en la riqueza combinada de árboles y arbustos. Estos resultados apoyan la idea de que las aves migratorias relajan sus preferencias de hábitat durante y después de la migración debido a la necesidad de recuperar energía, salud y condición corporal que gastaron durante su viaje. Sin embargo, encontré claramente mayor diversificación evolutiva en tres variables ambientales en las aves residentes, lo cual es un resultado inesperado y que indica que las especies que habitan todo el año en una misma región se han adaptado a una gran diversidad de condiciones ambientales y son capaces de explotar y usar diferencialmente distintos rasgos del hábitat. Esta investigación arrojó información

relevante y precisa sobre la manera en la que 45 especies de aves, tanto residentes como migratorias, utilizan distintas características ambientales para subsistir.

## APÉNDICE A

Tabla de selección de modelos. Se muestran los modelos con un valor del  $\Delta AICc$  menor a dos.  $w$ : peso del modelo (entre mayor sea, más apoyo tiene el modelo).  
 K: número de parámetros que estimó el modelo.

🏠 Residente; ❄️ Migratoria de invierno; ☀️ Migratoria de verano; 🏔️ Migratoria altitudinal

Especie	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	K
<i>Columbina inca</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.25	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.73	0.18	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.76	0.17	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.42	0.12	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.75	0.11	6
<i>Columba livia</i>	🏠 $\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{cobertura de arbustos})$	0	0.27	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.82	0.18	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.32	0.14	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.33	0.14	6
<i>Empidonax hammondii-oberholseri</i>	❄️ $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.1	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.02	0.1	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.41	0.08	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Constante})$	0.47	0.08	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.92	0.07	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.37	0.05	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.52	0.05	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.7	0.04	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	1.84	0.04	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.92	0.04	6
$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.93	0.04	6	
<i>Empidonax occidentalis</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.05	4
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.01	0.05	4
	$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.01	0.05	4
	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.01	0.05	4
	$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	0.01	0.05	4

Espece	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.04	0.05	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.19	0.04	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.89	0.03	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.96	0.03	5
	$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.96	0.03	5
	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.96	0.03	5
	$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.98	0.03	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.08	0.03	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.98	0.02	5
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0	0.13	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.21	0.12	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.69	0.09	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.03	0.08	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.56	0.06	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.58	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.6	0.06	6
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.14	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.78	0.09	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.97	0.08	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.32	0.07	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.49	0.07	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.63	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.86	0.05	5
<i>Vireo gilvus</i>	✳️ $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	0	0.13	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.44	0.1	5
	$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.93	0.08	4
	$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.98	0.05	4
<i>Vireo huttoni</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.13	5
	$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.7	0.09	5



Especie	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.14	0.08	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.6	0.06	6
	$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.6	0.06	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.63	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.81	0.05	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.84	0.05	6
<i>Toxostoma curvirostre</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.1	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.01	0.1	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.56	0.07	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.64	0.07	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.74	0.07	2
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.26	0.05	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.39	0.05	6
	$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.49	0.05	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.76	0.04	5
	$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.82	0.04	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.94	0.04	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.96	0.04	6
<i>Myadestes occidentalis</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.15	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.41	0.12	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.98	0.06	6
<i>Catharus occidentalis</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.19	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.21	0.17	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.23	0.17	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.79	0.08	6
<i>Turdus rufopalliatius</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.44	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.54	0.2	6
<i>Turdus migratorius</i>	✳️ $\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0	0.16	4
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.78	0.11	5

Especie	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.14	0.09	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.24	0.09	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.5	0.07	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.85	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.98	0.06	5
<i>Poliophtila caerulea</i>	✳ $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.12	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.48	0.06	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.7	0.05	5
<i>Henicorhina leucophrys</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.94	6
<i>Thryomanes bewickii</i>	🏠 $\Psi(\text{Constante}) p(\text{Constante})$	0	0.08	3
	$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.04	0.05	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Constante})$	1.28	0.04	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.3	0.04	4
	$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.56	0.04	4
	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.9	0.03	4
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.94	0.03	4
	$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.98	0.03	4
<i>Ptiliogonys cinereus</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0	0.11	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.15	0.11	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.24	0.1	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	0.56	0.09	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.47	0.05	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.99	0.04	5
<i>Regulus calendula</i>	✳ $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0	0.11	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1	0.07	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.5	0.05	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.51	0.05	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.89	0.04	5

Especie	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.96	0.04	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de \u00e1rboles}) p(\text{Constante})$	1.97	0.04	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	1.98	0.04	5
<i>Passer domesticus</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de \u00e1rboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.37	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.92	0.23	5
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.96	0.14	6
<i>Haemorhous mexicanus</i>	🏠 $\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.13	4
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.17	0.12	5
	$\Psi(\text{Riqueza de \u00e1rboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.97	0.08	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de \u00e1rboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.19	0.07	6
	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.69	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.79	0.05	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.83	0.05	5
<i>Icterus bullockii</i>	✳️ $\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Riqueza combinada de \u00e1rboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.44	6
<i>Quiscalus mexicanus</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.19	6
	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.05	0.11	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.89	0.07	6
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.91	0.07	6
<i>Chlorospingus flavopectus</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.96	6
<i>Melospiza albicollis</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de \u00e1rboles})$	0	0.42	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de \u00e1rboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de \u00e1rboles})$	1.26	0.23	6
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de \u00e1rboles})$	1.61	0.19	6
<i>Melospiza fusca</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de \u00e1rboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.14	6
	$\Psi(\text{Cobertura de \u00e1rboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.54	0.11	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.92	0.09	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de \u00e1rboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.97	0.09	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.8	0.06	6
<i>Arremon brunneinucha</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.25	6

Especie	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.25	0.22	5
<i>Setophaga coronata</i>	* $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.45	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.59	0.2	5
<i>Setophaga townsendi</i>	* $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.23	6
<i>Setophaga occidentalis</i>	* $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.2	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.48	0.16	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.52	0.15	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	0.76	0.14	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.38	0.1	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza sumada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.39	0.1	6
<i>Cardellina pusilla</i>	* $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.14	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.9	0.09	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1	0.08	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.46	0.06	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.52	0.06	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.52	0.06	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.52	0.06	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.61	0.06	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.66	0.06	5
<i>Cardellina rubra</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.13	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.42	0.11	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.43	0.11	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.58	0.1	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza sumana de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.22	0.07	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.3	0.07	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.55	0.06	6
<i>Myioborus miniatus</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Constante})$	0	0.05	4

Espece	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.17	0.04	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.24	0.04	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.35	0.04	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.52	0.03	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.84	0.03	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Constante})$	0.88	0.03	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0.93	0.03	4
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.96	0.03	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.02	0.03	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.13	0.03	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.16	0.03	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.2	0.02	5
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.23	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.28	0.02	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.31	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.36	0.02	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.37	0.02	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Constante})$	1.4	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.52	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.53	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.62	0.02	5
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.66	0.02	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.73	0.02	6
<i>Basileuterus belli</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	1	6
<i>Leiothlypis celata</i>	✳️ $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.2	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.72	0.14	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.2	0.11	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.25	0.11	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.57	0.09	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.63	0.09	6

Especie		Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
<i>Piranga ludoviciana</i>	✿	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.42	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.85	0.28	6
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	🏠	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.18	5
		$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.12	0.17	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.58	0.08	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.92	0.07	6
<i>Peucedramus taeniatus</i>	🏠	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Constante})$	0	0.16	5
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.49	0.12	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.54	0.12	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Constante})$	0.73	0.11	5
<i>Psaltriparus minimus</i>	🏠	$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.06	5
		$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.01	0.06	4
		$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.09	0.06	5
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.61	0.05	6
		$\Psi(\text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.67	0.05	5
		$\Psi(\text{Constante}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.85	0.04	4
		$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.01	0.04	5
		$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.46	0.03	6
		$\Psi(\text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.52	0.03	5
		$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.62	0.03	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.63	0.03	5
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.69	0.03	6
		$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.84	0.03	5
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.87	0.02	6
		$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.89	0.02	6
		$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.93	0.02	5
$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.95	0.02	6		
$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.96	0.02	6		
$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de árboles})$	2	0.02	6		
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	☀	$\Psi(\text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.33	5

Espece	Modelo	$\Delta AICc$	$w$	<b>K</b>
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	1.11	0.19	6
<i>Hirundo rustica</i>	☀ $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.26	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.69	0.18	6
	$\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Constante})$	1.19	0.14	5
<i>Cyananthus latirostris</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.28	5
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.18	0.15	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.48	0.13	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.76	0.12	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.8	0.11	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.95	0.1	6
<i>Basilinna leucotis</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.57	6
<i>Amazilia beryllina</i>	🏠 $\Psi(\text{Distancia a la zona urbana} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.25	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza de árboles}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.28	0.22	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Riqueza combinada de árboles y arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0.83	0.17	6
<i>Atthis heloisa</i>	⚠ $\Psi(\text{Cobertura de arbustos} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	0	0.31	6
	$\Psi(\text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de arbustos})$	1.11	0.18	5
<i>Lampornis amethystinus</i>	🏠 $\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Distancia a la zona urbana}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0	0.36	6
	$\Psi(\text{Cobertura de árboles} + \text{Cobertura de arbustos}) p(\text{Cobertura de árboles})$	0.93	0.22	6

## REFERENCIAS

- Adams, D. C. (2013). Comparing evolutionary rates for different phenotypic traits on a phylogeny using likelihood. *Systematic Biology*, 62(2), 181–192. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys083>
- Akaike, H. (1973). Theory and an extension of the maximum likelihood principal. *International Symposium on Information Theory. Budapest, Hungary: Akademiai Kiado*, 267–281.
- Almazán-Núñez, R. C., Charre, G. M., Pineda-López, R., Corcuera, P., Rodríguez-Godínez, R., Álvarez-Álvarez, E. A., & Bahena, A. M. (2018). Relationship Between Bird Diversity and Habitat along a Pine- Oak Successional Forest in Southern Mexico. *New Perspectives in Forest Science*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.72435>
- Baltosser, W. (1989). Nectar availability and habitat selection by hummingbirds in Guadalupe canyon. *The Wilson Bulletin*, 101(4), 559–578.
- Beaulieu, J. M, & O'Meara, B. (2020). *OUwie: Analysis of Evolutionary Rates in an OU Framework. R package version 2.5*. <https://cran.r-project.org/package=OUwie>
- Beaulieu, Jeremy M, Jhwueng, D.-C., Boettiger, C., & O'Meara, B. C. (2012). Modeling stabilizing selection: Expanding the Ornstein–Uhlenbeck model of adaptive evolution. *Evolution*, 66(8), 2369–2383. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01619.x>
- Berlanga, H. A., de Silva, H. G., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L. A., Ortega-Álvarez, R., & Calderón-Parra, R. (2015). *Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes 2015*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Betts, M. G., Rodenhouse, N. L., Scott Sillett, T., Doran, P. J., & Holmes, R. T. (2008). Dynamic occupancy models reveal within-breeding season movement up a habitat quality gradient by a migratory songbird. *Ecography*, 31(5), 592–600. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05490.x>
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for Phylogenetic Signal in Comparative Data: Behavioral Traits Are More Labile. *Evolution*, 57(4), 717. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[0717:tfpsic\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[0717:tfpsic]2.0.co;2)
- Böhning-Gaese, K., & Oberrath, R. (2003). Macroecology of habitat choice in long-distance migratory birds. *Oecologia*, 137(2), 296–303. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1346-9>
- Bonnet-Lebrun, A.-S., Manica, A., & Rodrigues, A. S. L. (2020). Effects of urbanization on bird migration. *Biological Conservation*, 244, 108423. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108423>
- Bradley, B. A., Olsson, A. D., Wang, O., Dickson, B. G., Pelech, L., Sesnie, S. E., & Zachmann, L. J. (2012). Species detection vs. habitat suitability: Are we biasing



- habitat suitability models with remotely sensed data? *Ecological Modelling*, 244, 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.06.019>
- Buckley, L. B., Davies, T. J., Ackerly, D. D., Kraft, N. J. B., Harrison, S. P., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Grytnes, J.-A., Hawkins, B. A., McCain, C. M., Stephens, P. R., & Wiens, J. J. (2010). Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1691), 2131–2138. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0179>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. *Springer*. <http://ci.nii.ac.jp/naid/20000728845/en/>
- Butler, M. A., & King, A. A. (2004). Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptive evolution. *American Naturalist*, 164(6), 683–695. <https://doi.org/10.1086/426002>
- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A., & Szulkin, M. (2016). Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, 9(1), 135–152. <https://doi.org/10.1111/eva.12282>
- Chávez-Zichinelli, C. A., Macgregor-Fors, I., Quesada, J., Rohana, P. T., Romano, M. C., Valdéz, R., & Schondube, J. E. (2013). How stressed are birds in an urbanizing landscape? Relationships between the physiology of birds and three levels of habitat alteration. *Condor*, 115(1), 84–92. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.110201>
- Clausen, P. (2000). Modelling water level influence on habitat choice and food availability for *Zostera* feeding brent geese *Branta bernicla* in non-tidal areas. *Wildlife Biology*, 6(2), 75–87. <https://doi.org/10.2981/wlb.2000.003>
- Cody, M. L. (1981). Habitat Selection in Birds: The Roles of Vegetation Structure, Competitors, and Productivity. *BioScience*. <https://doi.org/10.2307/1308252>
- Cody, M. L. (1985). Habitat selection in birds. *Habitat Selection in Birds*. <https://doi.org/10.2307/2403955>
- Cooper, N., Thomas, G. H., Venditti, C., Meade, A., & Freckleton, R. P. (2016). A cautionary note on the use of Ornstein Uhlenbeck models in macroevolutionary studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1), 64–77. <https://doi.org/10.1111/bij.12701>
- Cressler, C. E., Butler, M. A., & King, A. A. (2015). Detecting Adaptive Evolution in Phylogenetic Comparative Analysis Using the Ornstein–Uhlenbeck Model. *Systematic Biology*, 64(6), 953–968. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv043>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3), 681–694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- Dunning Jr., J. B. (2007). CRC Handbook of Avian Body Masses. In *CRC Handbook of Avian Body Masses*. <https://doi.org/10.1201/9781420064452>

- Escobar-Ibáñez, J. F., Rosas-Espinoza, V. C., Santiago-Pérez, A. L., Barragán-Farías, K. R., Villarreal-Méndez, J., & Domínguez-Laso, M. (2016). Seis registros nuevos de aves endémicas en Sierra de Quila, Jalisco Six new records of endemic birds in Huitzil, *Revista Mexicana de Ornitología*. *Revista Mexicana de Ornitología*, *17*, 8–17. [www.birdlife.org](http://www.birdlife.org)
- Fisher, R. J., & Davis, S. K. (2010). From Wiens to Robel: A Review of Grassland-Bird Habitat Selection. *Journal of Wildlife Management*, *74*(2), 265–273. <https://doi.org/10.2193/2009-020>
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic Analysis and Comparative Data. *The American Naturalist*, *160*(6), 712–726.
- Fuentes-G., J. A., Housworth, E. A., Weber, A., & Martins, E. P. (2016). Phylogenetic ANCOVA: Estimating Changes in Evolutionary Rates as Well as Relationships between Traits. *The American Naturalist*, *188*(6), 615–627. <https://doi.org/10.1086/688917>
- Gibson, G., & Wagner, G. (2000). Canalization in evolutionary genetics: A stabilizing theory? *BioEssays*, *22*(4), 372–380. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(200004\)22:4<372::AID-BIES7>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(200004)22:4<372::AID-BIES7>3.0.CO;2-J)
- Gill, F. B. (2007). Parents and their offspring. *Ornithology*, *3rd Edition*. *WH Freeman and Company, New York, NY*, 467–502.
- Gillies, C. S., & St. Clair, C. C. (2010). Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. *Journal of Applied Ecology*, *47*(1), 182–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01756.x>
- Google. (2020). *Google Earth Mountain View, CA*. <https://www.google.com/earth/>
- Grabrucker, S., & Grabrucker, A. M. (2010). Rare Feeding Behavior of Great-Tailed Grackles (*Quiscalus mexicanus*) in the Extreme Habitat of Death Valley. *The Open Ornithology Journal*, *3*(1), 101–104. <https://doi.org/10.2174/1874453201003010101>
- Gregoire, A., Preault, M., Cezilly, F., Wood, M. J., Pradel, R., & Faivre, B. (2004). Stabilizing natural selection on the early expression of a secondary sexual trait in a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, *17*(5), 1152–1156. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00756.x>
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. ., Cox, W. A., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C.C., & Yuri, T. (2008). A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science*, *320*(5884), 1763–1768. <https://doi.org/10.1126/science.1157704>
- Hagelin, J. C., & Miller, G. D. (1997). Nest-Site Selection in South Polar Skuas: Balancing Nest Safety and Access to Resources. *The Auk*, *114*(4), 638–645. <https://doi.org/10.2307/4089283>
- Hansen, T. F., Pienaar, J., & Orzack, S. H. (2008). A comparative method for studying adaptation to a randomly evolving environment. *Evolution*, *62*(8), 1965–1977.

<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00412.x>

- Hardin, J. W., Hardin, J. W., Hilbe, J. M., & Hilbe, J. (2007). *Generalized linear models and extensions*. Stata press.
- Heath, S. K., & Ballard, G. (2003). Patterns of breeding songbird diversity and occurrence in riparian habitats of the eastern Sierra Nevada. *California Riparian Systems: Processes and Floodplain Management, Ecology, and Restoration*. <http://www.monobasinresearch.org/images/esrscp/2003songbirdpatterns.pdf>
- Hildén, O. (1965). Habitat selection in birds : A review. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*, 2(1), 53–75.
- Hof, C., Rahbek, C., & Araújo, M. B. (2010). Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography*, 33(2), 242–250. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06309.x>
- Jahn, A. E., Lerman, S. B., Phillips, L. M., Ryder, T. B., & Williams, E. J. (2019). First tracking of individual American Robins (*Turdus migratorius*) across seasons. *The Wilson Journal of Ornithology*, 131(2), 356–359.
- James, R. D., The, S., Bulletin, W., Mar, N., & James, R. D. (1976). Foraging Behavior and Habitat Selection of Three Species of Vireos in Southern Ontario. *The Wilson Bulletin*, 88(1), 62–75.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jetz, Walter, Thomas, G. H., Joy, J. B., Redding, D. W., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2014). Global Distribution and Conservation of Evolutionary Distinctness in Birds. *Current Biology*, 24(9), 919–930. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.011>
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(2), 101–108. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Johnson, M. D. (2007). Measuring Habitat Quality: A Review. *The Condor*, 109(3), 489–504. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.489>
- Jones, J. (2001). Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *The Auk*, 118(2), 557–562. <https://doi.org/10.1093/auk/118.2.557>
- Kamilar, J. M., & Cooper, N. (2013). Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0341>
- King, J. R., & Farner, D. S. (1966). The Adaptive Role of Winter Fattening in the White-Crowned Sparrow with Comments on its Regulation. *The American Naturalist*, 100(914), 403–418. <https://doi.org/10.1086/282435>
- Krausman, P. R. (1999). Some Basic Principles of Habitat Use. *Grazing Behavior of*

*Livestock and Wildlife*, 85–90.

- Kristan, W. B. (2003). The role of habitat selection behavior in population dynamics: Source-sink systems and ecological traps. *Oikos*, *103*(3), 457–468. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12192.x>
- Lank, D. B., Butler, R. W., Ireland, J., & Ydenberg, R. C. (2003). Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. *Oikos*, *103*(2), 303–319. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12314.x>
- Lara, C., González, J. M., & Hudson, R. (2009). Observational learning in the white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*): Experimental evidence. *Ethology*, *115*(9), 872–878. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01668.x>
- Liedvogel, M., Åkesson, S., & Bensch, S. (2011). The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(11), 561–569. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.07.009>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, *11*(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- MacGregor-Fors, I., Morales-Pérez, L., & Schondube, J. E. (2012). From Forests to Cities: Effects of Urbanization on Tropical Birds. *Urban Bird Ecology and Conservation*, *45*, 32–48. <https://doi.org/10.1525/california/9780520273092.003.0003>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, *83*(8), 2248–2255.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2006). *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, v. 3.61. See [Http://Mesquiteproject.Org](http://Mesquiteproject.Org).
- Marshall, J. T. (1964). Voice in communication and relationships among brown towhees. *The Condor*, *66*(2), 345–356.
- Matsuoka, S. M., Handel, C. M., & Roby, D. D. (1997). Nesting ecology of Townsend's warblers in relation to habitat characteristics in a mature boreal forest. *Condor*, *99*(2), 271–281. <https://doi.org/10.2307/1369933>
- McKinnon, L., Smith, P. A., Nol, E., Martin, J. L., Doyle, F. I., Abraham, K. F., Gilchrist, H. G., Morrison, R. I. G., & Bêty, J. (2010). Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science*, *327*(5963), 326–327. <https://doi.org/10.1126/science.1183010>
- McWilliams, S. R., & Karasov, W. H. (2001). Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative*

- Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 128(3), 577–591. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(00\)00336-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00336-6)
- Morales-González, A., Ruiz-Villar, H., Ordiz, A., & Penteriani, V. (2020). Large carnivores living alongside humans: Brown bears in human-modified landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00937. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00937>
- Newcomb, T., Orth, D., & Stauffer, D. (2006). Habitat Evaluation. In *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data* (pp. 843–886). American Fisheries Society.
- Newton, I. (2007). *The Migration Ecology of Birds* (I. B. T.-T. M. E. of B. Newton (ed.); pp. 1–18). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-012517367-4.50001-2>
- Ortega-Álvarez, M. R. (2020). *Aves en paisajes multifuncionales: análisis de patrones y mecanismos ecológicos aplicados en el diagnóstico y manejo de sistemas productivos comunitarios. Tesis de Doctorado*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortega-Álvarez, R., Zúñiga-Vega, J. J., Ruiz-Gutiérrez, V., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I., & Ramírez Felipe, F. (2018). Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: An application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines. *Forest Ecology and Management*, 409, 56–66. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.033>
- Ortega-Álvarez, R., Berrones-Benítez, E., Medina-Mena, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2020). Assessing the effects of habitat characteristics and co-occurrence with closely related species on occupancy of resident ‘wood-warblers’ in a Neotropical working landscape. *Ibis*, 162(4), 1262–1278.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877–884. <https://doi.org/10.1038/44766>
- Partecke, J., & Gwinner, E. (2007). Increased sedentariness in European blackbirds following urbanization: A consequence of local adaptation? *Ecology*, 88(4), 882–890. <https://doi.org/10.1890/06-1105>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.
- Ramírez-Cruz, G. Á. (2019). *Dinámica de la presencia de especies invasoras y migratorias y su interacción con especies nativas y residentes en una reserva ecológica inmersa en un ambiente urbano. Tesis de Doctorado*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Cruz, G. A., Solano-Zavaleta, I., Mendoza-Hernández, P. E., Méndez-Janovitz, M., Suárez-Rodríguez, M., & Zúñiga-Vega, J. J. (2019). This town ain’t big enough for both of us...or is it? Spatial co-occurrence between exotic and native species in an urban reserve. *PLOS ONE*, 14(1), 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211050>
- Rappole, J. H., & McDonald, M. V. (1994). Cause and Effect in Population Declines of Migratory Birds. *The Auk*, 111(3), 652–660. <https://doi.org/10.1093/auk/111.3.652>

- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217–223. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Reynolds, H., & Clay, K. (2011). Migratory Species and Ecological Processes. *Environmental Law*, 41, 371–391.
- Risely, A., Klaassen, M., & Hoyer, B. J. (2018). Migratory animals feel the cost of getting sick: A meta-analysis across species. *Journal of Animal Ecology*, 87(1), 301–314. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2656.12766>
- Rose, E., Nagel, P., & Haag-Wackernagel, D. (2006). Spatio-temporal use of the urban habitat by feral pigeons (*Columba livia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 242–254. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0162-8>
- Russell, C. A. (2016). Sick birds don't fly...or do they? *Science*, 354(6309), 174–175. <https://doi.org/10.1126/science.aaj1646>
- Rzedowski, J. (1954). Vegetation of Pedregal de san angel. *Anales de La Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Mexico*, 8, 59–129.
- Sabat, P. (2000). Birds in marine and saline environments: Living in dry habitats. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73, 401–410.
- Salewski, V., & Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration—a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94(4), 268–279. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0186-y>
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. Ø., & Ludwig, D. (1997). Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51(6), 1699–1711. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb05095.x>
- Schmalhausen, I. I. (1949). Factors of evolution: the theory of stabilizing selection. In *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Blakiston.
- Sedgwick, J. A. (1987). Avian habitat relationships in pinyon-juniper woodland. *Wilson Bulletin*, 99(3), 413–431.
- Senner, N. R., Morbey, Y. E., & Sandercock, B. K. (2020). Editorial: Flexibility in the Migration Strategies of Animals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(May). <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00111>
- Seress, G., & Liker, A. (2015). Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61(4), 373–408.
- Somveille, M., Manica, A., Butchart, S. H. M., & Rodrigues, A. S. L. (2013). Mapping Global Diversity Patterns for Migratory Birds. *PLOS ONE*, 8(8), e70907. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070907>
- Somveille, M., Rodrigues, A. S. L., & Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 664–674. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.12298>
- Thomas, J. W. (1979). *Wildlife habitats in managed forests: the Blue Mountains of Oregon*

*and Washington* (Issue 553). Wildlife Management Institute.

- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Winker, K., Glenn, T. C., & Faircloth, B. C. (2018). Ultraconserved elements (UCEs) illuminate the population genomics of a recent, high-latitude avian speciation event. *PeerJ*, 2018(10), 1–17. <https://doi.org/10.7717/peerj.5735>
- Winkler, H., & Leisler, B. (1985). Morphological aspects of habitat selection in birds. *Habitat Selection in Birds*, 415, 434.
- Xu, Y., Si, Y., Wang, Y., Zhang, Y., Prins, H. H. T., Cao, L., & de Boer, W. F. (2019). Loss of functional connectivity in migration networks induces population decline in migratory birds. *Ecological Applications*, 29(7), e01960. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/eap.1960>
- Zúñiga-Vega, J. J., Solano-Zavaleta, I., Sáenz-Escobar, M. F., & Ramírez-Cruz, G. A. (2019). Habitat traits that increase the probability of occupancy of migratory birds in an urban ecological reserve. *Acta Oecologica*, 101, 103480. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103480>