



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIFERENCIAS ESTACIONALES E INTERPOBLACIONALES
EN EL NICHU ECOLÓGICO DE *OREOTHLYPIS RUFICAPILLA*
(AVES: PARULIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

CLAUDIA RENATA GUTIÉRREZ ARELLANO



DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. CÉSAR ANTONIO RÍOS MUÑOZ

2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Diferencias estacionales e interpoblacionales en el nicho ecológico de Oreothlypis ruficapilla (Aves: Parulidae)

realizado por **Gutiérrez Arellano Claudia Renata** con número de cuenta **30303637-7** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

María del Coro Arizmendi

Propietario Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

Octavio Rojas Soto

Propietario Tutor M. en C. César Antonio Ríos Muñoz

César Antonio Ríos Muñoz

Suplente Dr. Luis Antonio Sánchez González

Luis Antonio Sánchez G.

Suplente M. en C. Marcos Rubén Ortega Álvarez

Marcos Rubén Ortega Álvarez

Atentamente,
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU ”
Ciudad Universitaria, D. F., a 29 de febrero de 2012
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/CZS/mdm

CONTENIDO

Resumen.	1
Abstract.	2
Introducción.	3
Antecedentes.	6
Estudio de las aves neártico-neotropicales.	6
Conservación y diferenciación de nicho ecológico.	8
<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	11
Objetivo general.	17
Objetivos particulares.	17
Métodos.	18
Datos biológicos.	18
Datos climáticos.	18
Modelado de nicho ecológico.	18
Comparación de modelos de nicho ecológico entre subespecies.	21
Comparación de modelos de nicho ecológico entre temporadas	25
Resultados.	29
Diferencias en el nicho ecológico entre subespecies	30
Diferencias en el nicho ecológico entre temporadas	32
Discusión.	35
Literatura citada.	47

RESUMEN

La migración ha representado un reto para el estudio de los patrones ecológicos de las especies de aves con movimientos estacionales neártico-neotropicales. Mediante el modelado de nicho ecológico y un nuevo método comparativo que permite evaluar el grado de diferenciación entre nichos, se analizaron las diferencias entre las dos subespecies reconocidas de *Oreothlypis ruficapilla* (Chipe de coronilla): *O. r. ruficapilla*, distribuida al este de Norteamérica, y *O. r. ridgwayi* distribuida al oeste; además se evaluaron las diferencias entre las estaciones reproductiva e invernal de cada subespecie. Se identificó una tendencia a la conservación de sus condiciones ambientales durante la temporada de reproducción y una tendencia a la variación entre las estaciones de reproducción e invierno de preferencias ambientales de cada subespecie. Con base en las diferencias ecológicas encontradas entre las estaciones de cada subespecie y las diferencias conductuales, genéticas y biogeográficas previamente estudiadas, se sugiere la existencia de linajes independientes para cada una de las subespecies de *O. ruficapilla*, que justificaría su revaloración taxonómica. El estudio de la diferenciación de los nichos ecológicos entre las formas migratorias puede aportar información importante sobre la historia y evolución de los linajes.

ABSTRACT

Migration has represented a challenge to study ecological patterns of Nearctic-Neotropical avian species. Using ecological niche modeling and a new comparative method, which allows to evaluate the degree of differentiation between niches, I analyzed the differences between the two recognized subspecies of the Nashville Warbler (*Oreothlypis ruficapilla*): *O. r. ruficapilla*, distributed in Eastern North America, and *O. r. ridgwayi* distributed in Western North America; in addition, the differences between breeding and wintering seasons of each subspecies were assessed. A trend to conserve environmental conditions during breeding season and a variation between seasons in environmental preference of each population has been identified. Based on ecological differences recognized and the behavior, genetic and biogeographic differences, it is suggested the existence of independent lineages for each subspecies of the Nashville Warbler, which justify its taxonomic reevaluation. The study of ecological niche differentiation between migratory forms can give valuable information about history and evolution of lineages.

INTRODUCCIÓN

Cada año, la mayoría de las aves terrestres que habitan Norteamérica dejan sus sitios de reproducción (ocupados durante el verano) y viajan hacia el sur para pasar el invierno en latitudes tropicales (Faaborg *et al.* 2010). Estas especies componen el grupo denominado migrantes neártico-neotropicales (Levey 1994). El desplazamiento de la región Neártica a la región Neotropical (Sclater 1858) es consecuencia de la alternancia de estaciones cálidas y frías que ocurren en latitudes mayores y que influye en la abundancia de recursos (Newton 2008). Las aves, como muchos otros animales migratorios, se han adaptado para sortear la variación estacional en la abundancia de recursos, y la han aprovechado, mediante la migración (Faaborg *et al.* 2010).

Durante mucho tiempo únicamente se estudiaron los sitios de reproducción de las especies migratorias; sin embargo, se llegó a reconocer la importancia de la calidad de los hábitats de invernada para la supervivencia de sus poblaciones (e.g., Terborgh 1980, Robbins *et al.* 1989), y de los sitios escala usados durante la migración (e.g., Hutto 1998). Desde entonces han ocurrido algunos avances en el entendimiento de procesos ecológicos derivados de la migración (Bowlin *et al.* 2010, Faaborg *et al.* 2010), es decir, de las interacciones resultantes de los individuos migratorios con los elementos bióticos y abióticos con los que tienen

contacto a lo largo del año (e.g., uso de recursos en sitios de invernada e interacción con especies residentes, Rappole 1995).

El conocimiento sobre la distribución geográfica (i.e., área geográfica en la cual puede detectarse la presencia de individuos o poblaciones de una especie, Peterson *et al.* 2011) de las aves migratorias ha permitido el reconocimiento de patrones de distribución geográfica a escala regional o continental (Norteamérica, MacArthur 1957, Willson 1976; Europa, Herrera 1978, Newton y Dale 1996; Sudamérica, Chesser 1998), es decir, que se ha identificado la similitud entre las áreas de distribución de un conjunto individuos de estas especies que están presentes en un área determinada en un mismo tiempo (Zunino y Zullini 2003).

La distribución geográfica de todos los organismos está influenciada por factores ambientales (e.g., climáticos, topográficos, interacciones bióticas) que resultan más o menos influyentes dependiendo de la escala espacial en la cual actúan. En escalas regional, continental y global, los factores ambientales que determinan en gran medida la distribución de los organismos son los factores climáticos, mientras que a escala local, de sitio y microescala, son las interacciones bióticas los factores ambientales determinantes (Pearson y Dawson 2003). Esta influencia se debe que cada especie posee un nicho ecológico, es decir, el conjunto de condiciones ambientales que requiere para mantener sus poblaciones (Peterson *et al.* 2011). La distribución ecológica de una especie está

delimitada por su nicho ecológico y representa la porción del espacio ecológico usada por ésta (Schoener 1989).

Las especies migratorias neártico-neotropicales ocupan sitios geográficos a latitudes distantes, para reproducirse y para invernar, esto ha conducido a la pregunta sobre la existencia de patrones en la distribución ecológica de éstas. Uno de los aspectos más recientemente estudiados sobre estos patrones es la existencia de cambios en el nicho ecológico después de la migración, es decir, si las especies siguen o cambian su nicho ecológico a lo largo del año (Nakazawa *et al.* 2004). Se han realizado algunos avances al respecto (ver antecedentes); sin embargo, no se han empleado para reconocer diferencias entre los linajes de las formas migratorias. Evaluar estas diferencias puede aportar mucha información sobre los patrones ecológicos y patrones evolutivos de estos, así como su relación con el fenómeno migratorio. Lo anterior puede lograrse mediante la aplicación del modelado de nicho ecológico y nuevas herramientas informáticas.

Uno de los complejos en los que pueden evaluarse estas diferencias claramente es el chipe de coronilla (*Oreothlypis ruficapilla*) debido a que posee dos subespecies reconocidas (*O. r. ruficapilla* y *O. r. ridgwayi*) totalmente migratorias, distribuidas alopátricamente al este y oeste de Canadá y Estados Unidos (EUA) en época reproductiva (Williams 1996).

ANTECEDENTES

Estudio de las aves neártico-neotropicales

Por mucho tiempo las aves migratorias neártico-neotropicales fueron estudiadas sólo en sus sitios de reproducción y fue hasta finales de la década de los 70's que aparecieron varios trabajos en donde se reconoció la importancia de los sitios de invernada para estas especies (Keast y Morton 1980, Faaborg *et al.* 2010).

Varios estudios han señalado el papel determinante que juegan los sitios de invierno en la regulación poblacional de las aves migratorias, al demostrar una estrecha relación en el declive de sus poblaciones con la pérdida de hábitats invernales (e.g., Robbins *et al.* 1989, Rappole y McDonald 1994, Sherry y Holmes 1995, Norris *et al.* 2004). Al mismo tiempo, se ha demostrado la relevancia de la calidad de los sitios de escala para el mantenimiento de las poblaciones migratorias (Hutto 1998), así como de los sitios de reproducción para su éxito reproductivo (e.g., decremento de la densidad poblacional de algunas especies migratorias que anidan en huecos de árboles relacionada a la disminución de este recurso, Newton 1994; relación fragmentación de hábitat- éxito de anidación de especies migratorias, Robinson *et al.* 1995). Por lo tanto, se ha demostrado que cualquier periodo del año puede limitar las poblaciones migratorias, dependiendo de la tasa de mortalidad y hábitos particulares de cada especie (Hutto 1998). Específicamente para el complejo *O. ruficapilla*, presenta poblaciones estables,

incluso de forma general éstas han aumentado en sitios que han sido deforestados, ya que son favorecidas por la sucesión vegetal; es común encontrar individuos invernando en hábitats modificados (Dunn y Garrett 1997).

Se ha reconocido también la importancia del papel ecológico que las especies migratorias desempeñan en los ecosistemas tropicales, ya no son consideradas como especies “invasoras” o pasajeras, sino como especies que tienen una función específica en estos sitios, tal como las especies residentes (Powell 1980, Schwartz 1980). Durante varios meses, las especies migratorias forman parte de las comunidades tropicales, son parte de la cadena trófica y de las vías de energía y productividad (Rappole *et al.* 1995). Por ejemplo, Howe y De Steven (1979) encontraron que el pico de fructificación del árbol *Guarea glabra*, en la selva húmeda de la isla Barro Colorado de Panamá, coincide con el paso hacia el norte de las aves migratorias, los autores sugieren que la temporada de fructificación de este árbol está adaptativamente sincronizada con el paso de las aves migratorias, ya que éstas funcionan como agentes dispersores de semillas, particularmente *Oreothlypis peregrina*. Un caso parecido, es el reportado por Greenberg (1981) en el que observó que los frutos de *Lindackeria laurina* eran consumidos prácticamente sólo por tres especies de parúlidos (i.e., *Setophaga castanea*, *Setophaga pensylvanica*, *Oreothlypis peregrina*).

Reconocer la importancia de los sitios escala y de invernada para las aves migratorias, dio paso al estudio integral (considerando su distribución anual) de los patrones ecológicos a gran escala de estas especies, incluso comparando estos patrones entre los sistemas migratorios del nuevo (neártico-neotropical) y viejo Mundo (paleártico-etiópico; e.g., Hutto 1985, Mönkkönen y Helle 1989). Durante los siguientes años se hicieron grandes avances en el entendimiento de muchos aspectos relacionados con las aves migratorias neártico-neotropicales (ver Keast y Morton 1980, Hagan y Johnston 1992, Faaborg *et al.* 2010). Sin embargo, la conservación de las condiciones ecológicas, particularmente relacionadas a condiciones climáticas durante las temporadas de reproducción y de invernada no había sido evaluada, sino hasta hace poco (Nakazawa *et al.* 2004).

Conservación y diferenciación de nicho ecológico

El grado en el que las especies mantienen características ecológicas ancestrales (conservación de nicho) o las modifican (diferenciación de nicho) ha sido recientemente estudiado en diversos grupos. La importancia de la identificación de la conservación de nicho de las especies radica en las implicaciones que este proceso tiene en diferentes áreas (e.g., evolución, ecología biología de la conservación; Wiens y Graham 2005). De acuerdo con Wiens y Graham (2005), los efectos de la conservación de nicho derivan de la especialización de una

especie a un ambiente particular que limita su distribución. Estos efectos pueden darse en diferentes niveles, algunos de los mencionados por Wiens y Graham (2005) son: en la especiación alopátrica (si poblaciones separadas de una especie no pueden adaptarse a condiciones ecológicas de la barrera que los aísla); en la biogeografía histórica (la especialización climática de un grupo que se ha conservado durante largos periodos, e.g., Trogoniformes asociados a ambientes tropicales del mundo); en la estructura de la comunidades (puede delimitarse por la conservación del nicho, ya que limita la dispersión de taxones con preferencias ecológicas diferentes entre regiones moldeando la comunidad); y la respuesta al cambio climático (si todas las especies fueran capaces de adaptarse a condiciones climáticas cambiantes este no sería un problema serio).

El modelado de nicho ecológico ha sido un instrumento muy útil en la evaluación de la conservación de nicho, ya que ayuda a probar si los factores climáticos limitan la distribución de las especies y pueden sentar las bases para estudios filogenéticos, ecológicos y fisiológicos adicionales (Wiens y Graham 2005). La conservación del nicho ecológico es un atributo que ha sido ampliamente debatido para varios grupos biológicos (e.g., Peterson *et al.* 1999, Losos 2008, McCormack *et al.* 2010).

En lo que respecta a especies migratorias, se han realizado estudios sobre los cambios estacionales del nicho ecológico en algunos organismos migratorios

de Norteamérica haciendo uso del modelado de nicho. Por ejemplo, Batalden *et al.* (2007) evaluó los posibles efectos del cambio climático en las poblaciones reproductivas de la mariposa monarca (*Danaus plexippus*). Observaron que generaciones reproductivas consecutivas mantienen sus preferencias ecológicas a pesar de ir cambiando su intervalo de distribución durante el verano, mientras que existe un gran cambio en dichas preferencias durante el invierno. Por su parte, Verde-Arregoitia (2009) identificó las condiciones ecológicas utilizadas mes a mes por el murciélago migratorio *Tadarida brasiliensis mexicana*. Se indicó que *T. brasiliensis mexicana*, al igual que *D. plexippus*, sigue las mismas condiciones durante el verano y cambia de preferencias ecológicas durante el invierno. Los resultados de ambos estudios indican que la conservación del nicho durante la temporada reproductiva es preponderante sobre la temporada invernal, el cual es mucho más variable, esto es que el grado de conservación del nicho ecológico puede modificarse a lo largo del año.

La conservación o cambio en las preferencias ecológicas de las aves migratorias a través de todo el año han sido estudiadas, es decir, si existen o no cambios estacionales en el nicho ecológico (Joseph y Stockwell 2000, Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004). En estos se identificaron cambios estacionales en el nicho ecológico para algunas especies, entre ellas *O. ruficapilla* (Nakazawa 2003, Nakazawa *et al.* 2004). Sin embargo, la diferenciación de nicho

de esta especie fue evaluada considerando las subespecies en conjunto. En este trabajo se evalúa esta posible diferenciación contemplando las subespecies separadamente.

Se ha propuesto un nuevo método para el estudio de la conservación de nicho haciendo uso de medidas ecológicas tradicionales (i.e., solapamiento de nicho, amplitud de nicho; Warren *et al.* 2008, 2010; ver Método) que ha sido útil para determinar divergencia en el nicho ecológico en especies hermanas distribuidas alopátricamente (McCormack *et al.* 2010). Estudios como el de McCormack *et al.* (2010) han dado paso a la fusión de análisis ecológicos y evolutivos, lo que permite una nueva vía para el estudio de la evolución del nicho ecológico (Warren *et al.* 2008).

Oreothlypis ruficapilla

El chipe de coronilla (*Oreothlypis ruficapilla*), es una especie migratoria neártico-neotropical perteneciente a la familia Parulidae. Esta especie ha sufrido algunos cambios taxonómicos recientes. Originalmente fue descrita como parte del género *Sylvia* (Wilson 1811), posteriormente fue considerada como miembro del género *Vermivora* (AOU 1998) y, actualmente, ha sido clasificada dentro del nuevo género propuesto por Lovette *et al.* (2010, i.e., *Oreothlypis*).

O. ruficapilla está formada por dos subespecies reconocidas, separadas geográficamente al este (*O. r. ruficapilla*) y oeste (*O. r. ridgwayi*) de Canadá y EUA (Fig. 1). Las subespecies presentan pocas diferencias morfológicas: los individuos del oeste son ligeramente más brillantes, con un amarillo más brillante en la rabadilla, blanco más notorio en la parte inferior del vientre y la cola ligeramente más larga que los de la población este (Williams 1996). Además de las diferencias morfológicas, se han identificado diferencias en el canto y la conducta de estas subespecies. El canto de ambas comienza con una nota de dos sílabas, en *O. r. ruficapilla* ésta es seguida por un trino rápido (*see-pit see-pit see-pit see-pit titititititi*), mientras que el canto de *O. r. ridgwayi*, es más variado y con menor tendencia a presentar un trino final (*see-pit see-pit see-pit see-pit sweet-sweet-sweet tyu*, Dunn y Garrett 1997). En cuanto al comportamiento, *O. r. ridgwayi* realiza un movimiento con la cola que va de arriba a abajo con un sutil movimiento lateral, describiendo un arco, este movimiento no es común en *O. r. ruficapilla* (Dunn y Garrett 1997).

Durante la temporada de reproducción, *O. r. ruficapilla* se distribuye en el centro y sureste de Canadá y noreste de EUA; mientras que *O. r. ridgwayi* se distribuye en el noroeste EUA y la región colindante de Canadá (Williams 1996, AOU 1998, Dickinson 2003; Fig. 1). No se conoce ningún área de superposición

entre las áreas de distribución de las subespecies en temporada reproductiva (Williams 1996).

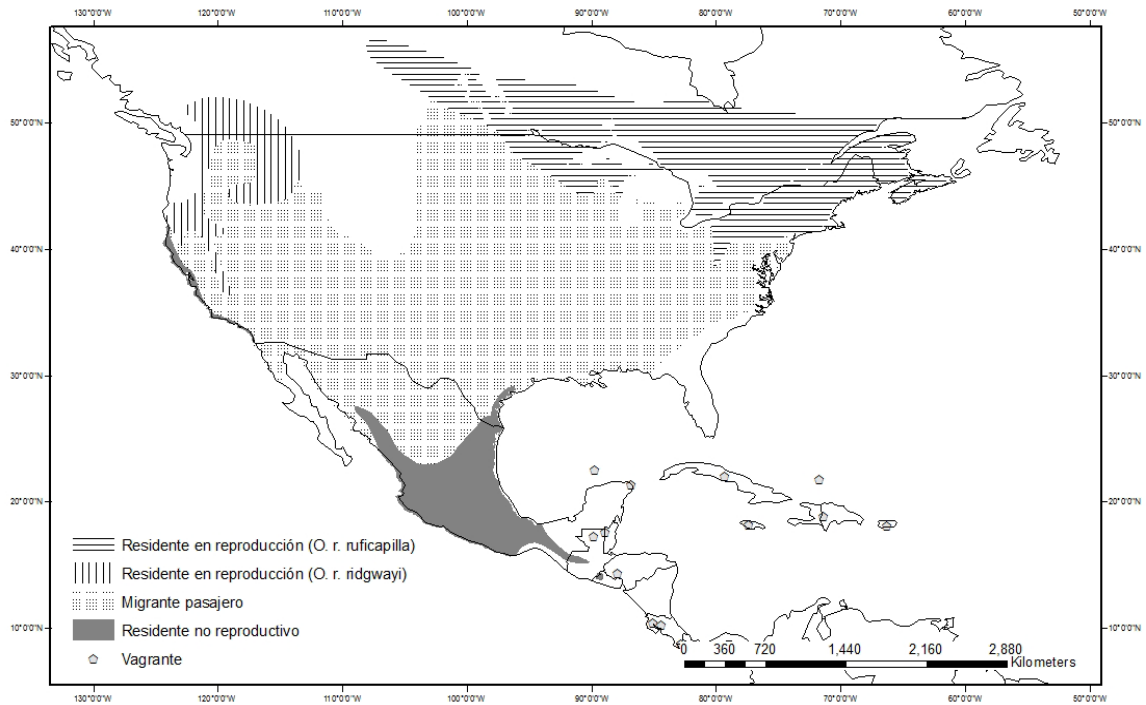


Figura 1. Distribución geográfica de las dos subespecies *O. ruficapilla*: durante la época reproductiva *O. r. ruficapilla* se distribuye del centro y sureste de Canadá y Noreste de EUA; y *O. r. ridgwayi* se distribuye al noroeste de EUA y la región colindante de Canadá. En invierno ambas subespecies se distribuyen principalmente en México, al norte de Guatemala, y en El Salvador; existen algunos registros incidentales en los que su estatus subespecífico no está definido. Basado en el Mapa de distribución de Nature Serve (InfoNatura 2007).

El intervalo altitudinal en el que *O. ruficapilla* se distribuye durante la temporada de reproducción va de moderado a alto (955-2130 msnm). No obstante se ha observado que *O. r. ridgwayi* se encuentra a altitudes mayores que *O. r. ruficapilla*. Ambas subespecies habitan en bosques deciduos abiertos, mixtos o de crecimiento secundario, con alto nivel de penetración de luz (Williams 1996).

En la temporada invernal, el intervalo altitudinal en el que se encuentran las subespecies de *O. ruficapilla* aumenta del nivel del mar a los 2800 msnm (Miller *et al.* 1957) y aunque se encuentra en bosques abiertos, también habita en bosques de niebla, bosques espinosos y bosques de pino-encino (Hutto 1992, Escalona *et al.* 1995), en zonas perturbadas, plantaciones, parques y jardines (Dunn y Garrett 1997).

En cuanto a su distribución invernal se sabe que ambas subespecies invernan principalmente en México. Hasta hace poco tiempo, era supuesto que *O. r. ruficapilla* pasaba el invierno en el este de México y Guatemala, mientras que la mayoría de los individuos de *O. r. ridgwayi* lo hacía en el occidente de México y algunos individuos en la costa de California (Williams 1996, Del Hoyo *et al.* 2010).

Los hábitats ocupados por *O. ruficapilla* durante la época de reproducción han sido mejor estudiados que en invierno. Observaciones directas durante la temporada reproductiva han reportado las diferencias entre los hábitats ocupados por cada subespecie, mientras que los ocupados en invierno se han reportado

indistintamente para ambas subespecies (e.g., Williams 1996, Dunn y Garrett 1997). Esto probablemente se debe a las diferencias tan sutiles en el plumaje que dificultan la distinción entre los individuos durante la migración y en sitios de invernada (Pyle 1997).

Un estudio reciente realizado por Lovette *et al.* (2004) sobre la utilidad de marcadores de DNA mitocondrial para la determinación de patrones de conectividad entre poblaciones reproductivas y sus sitios de invernada de algunas especies migratorias, dio información valiosa sobre la distribución invernal de *O. ruficapilla*. La evidencia genética de este trabajo sugiere monofilia recíproca entre las subespecies. Además, demostró que gran parte del área de invernada en México está dominada por haplotipos de *O. r. ruficapilla*, es decir, que no limita su distribución invernal al oriente sino que ocupa también la porción occidental del país, mientras que *O. r. ridgwayi* se restringe al noroccidente de México, esto cambia la extensión de la distribución geográfica durante la temporada de invierno originalmente propuesta para ambas subespecies (Williams 1996, AOU 1998, Dickinson 2003, Del Hoyo *et al.* 2010).

Una explicación de la distribución diferencial de los haplotipos en sitios de invernada fue propuesta por Lovette *et al.* (2004). Los autores sugieren que debido a que los sitios de muestreo fueron dirigidos a tierras bajas, es posible que *O. r. ridgwayi* inverne en hábitats de mayor elevación, y que la alopatria permanezca

también en sitios de invernada. Lo anterior sugiere que la información básica sobre la distribución de las subespecies de *O. ruficapilla* es aún insuficiente. A partir de la propuesta de Lovette *et al.* (2004), es necesario reevaluar la información existente sobre las preferencias de condiciones ecológicas en los sitios de temporada de reproducción e invierno de *O. ruficapilla* (Hutto 1992, Escalona *et al.* 1995, Williams 1996).

Evaluar las preferencias ambientales de *O. ruficapilla* considerando las subespecies separadamente, así como entre sus sitios de reproducción e invernada, daría información sobre la probable existencia de diferencias entre éstas, y entre los sitios de reproducción e invernada de cada subespecie. Esto puede complementar la información que podría sugerir la independencia evolutiva entre los linajes de *O. ruficapilla* (Lovette *et al.* 2004).

OBJETIVO GENERAL

- Identificar las diferencias estacionales e interpoblacionales en el nicho ecológico de las subespecies de *Oreothlypis ruficapilla*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Modelar los nichos ecológicos de las subespecies de *Oreothlypis ruficapilla* separadamente en sus sitios de reproducción y en sus sitios de invernada.
- Comparar los modelos de nicho ecológico (MNE) de ambas subespecies para determinar las preferencias ambientales de cada una.
- Obtener los valores asociados a algunas características ambientales de los sitios de reproducción e invernada de cada subespecie y compararlos para reconocer patrones estacionales en la elección de condiciones de nicho ecológico.

MÉTODOS

Datos biológicos

Se obtuvieron registros puntuales de cada subespecie de *Oreothlypis ruficapilla* del Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://data.gbif.org>) durante las temporadas de reproducción e invierno. Debido al posible error de identificación a nivel subespecífico durante la migración y en temporada invernal, los registros visuales no fueron considerados, sólo se tomaron aquellos registros que estuvieran respaldados por ejemplares depositados en colecciones científicas, con los cuales una identificación a nivel de subespecie fuera confiable (ver Agradecimientos).

Las temporadas de reproducción e invierno de la especie se determinaron de acuerdo con la literatura (Bent 1953, Williams 1996). Los meses de inicio y final de temporada se excluyeron para evitar registros de sitios que pudieran corresponder a individuos en migración. Por lo tanto, la temporada de invierno incluyó los meses noviembre, diciembre y enero, aunque la partida de sitios de invierno comienza en marzo, febrero quedó excluido por falta de registros. La temporada de reproducción incluyó los meses mayo, junio y julio.

Datos climáticos

Se crearon dos juegos de información climática correspondientes a cada una de las temporadas a partir de las coberturas de temperatura mensual (máxima, media y mínima) y precipitación mensual. Se utilizaron las coberturas, únicamente de los meses: noviembre, diciembre y enero, para la temporada de invierno; y mayo, junio y julio, para la temporada de reproducción. Éstas se obtuvieron de los datos climáticos globales de Worldclim 1.4 (Hijmans *et al.* 2005, www.worldclim.org).

Mediante el manejo de los datos mensuales en el sistema de información geográfica (SIG) ArcGIS 9.3 (álgebra de mapas, ESRI 2008), se generaron siete variables por temporada: temperaturas máxima (valores máximos de los meses que comprenden la temporada) media (valores promedio de la temperatura durante toda la temporada) y mínima (valores mínimos de los meses que comprenden la temporada), estacionalidad de la temperatura (desviación estándar*100), y precipitaciones mínima (valores mínimos de precipitación durante la temporada), máxima (valores máximos de precipitación durante la temporada) y total (sumatoria de las precipitaciones mensuales).

Modelado de nicho ecológico

Los datos climáticos y de ocurrencia fueron empleados para generar modelos de nicho ecológico (MNE) de cada subespecie utilizando el programa Maxent 3.3.3a (Phillips *et al.* 2004, 2006), el cual calcula la probabilidad de que en un área

definida se presenten las condiciones de donde habita una especie. Esto se hace encontrando la distribución de probabilidades de máxima entropía limitada por los promedios reales de las variables climáticas de acuerdo con los puntos de ocurrencia. Maxent se eligió sobre otros programas por su buena habilidad predictiva (Elith *et al.* 2006), su significancia estadística usando un número reducido de registros de presencia (Pearson *et al.* 2007), por la facilidad de interpretación para análisis posteriores y su automatización.

Se generaron MNE por población y temporada. Del 100% de los datos obtenidos para la elaboración de los modelos, sólo el 80% fue utilizado para generarlos, el 20% restante se emplearon como datos de validación para evaluar su habilidad predictiva, estos datos fueron usados al final del proceso. Se obtuvieron diez modelos diferentes seleccionando siempre de manera aleatoria los puntos para generar y probar el modelo, manteniendo siempre la proporción 80% y 20 % respectivamente (random seed). Se eligió el mejor de los diez modelos bajo dos criterios, de acuerdo con Contreras-Medina *et al.* (2010): aquel con la tasa más baja de omisión (falso negativo o área de presencia existente que es predicha como ausente por el modelo) y con la mayor puntuación de AUC (area under the curve, por sus siglas en inglés) o área bajo la curva ROC (receiver operating characteristic, por sus siglas en inglés), estadístico usado frecuentemente como indicador de la precisión del modelo. Se ha criticado el uso

de los valores de AUC como indicador de la precisión de los modelos (Lobo *et al.* 2008); sin embargo, se han hecho algunas propuesta para solucionarlos; Peterson *et al.* 2008). Los valores del AUC varían de 0.5, para modelos que se comportan según lo esperado por el azar, a 1.0, para modelos con predicciones perfectas (Pearson *et al.* 2006).

Finalmente, con base en los valores más altos de AUC y las tasas más bajas de omisión, se eligieron los cuatro mejores modelos, dos para *O. r. ruficapilla* y dos *O. r. ridgwayi*, uno correspondiente a la temporada de reproducción y el otro a la temporada de invierno.

Comparación de modelos de nicho ecológico entre subespecies

Para evaluar la similitud de los nichos ecológicos de las subespecies de *O. ruficapilla* en cada temporada se utilizó el estadístico de similitud *I* y las pruebas de aleatorización propuestos por Warren *et al.* (2008, 2010). El cálculo de *I* está basado en la distancia de Hellinger, uno de los estadísticos matemáticos empleados para cuantificar la similitud entre distribuciones de probabilidades (Warren *et al.* 2008), tal como las obtenidas por modelos generados en Maxent. La distancia de Hellinger está definida como:

$$H(p_X, p_Y) = \sqrt{\sum_i (\sqrt{p_{X,i}} - \sqrt{p_{Y,i}})^2},$$

donde $p_{X, i}$ y $p_{Y, i}$ son distribuciones de probabilidades. El valor de H está entre 0 (las distribuciones son diferentes) y 2 (las distribuciones son iguales). Para poder comparar el valor obtenido a partir de la distancia de Hellinger con las medidas ecológicas convencionales, Warren *et al.* (2008) sugieren el estadístico de similitud:

$$I(p_X, p_Y) = 1 - \frac{1}{2}H(p_X, p_Y),$$

donde p_X , y p_Y , representan las distribuciones de probabilidades del modelo de la especie X y del modelo de la especie Y. Por lo tanto, el valor de I varía de 0 (no hay solapamiento de los modelos de nicho) a 1 (los modelos son idénticos). El estadístico I permite probar dos hipótesis: 1) si los MNE de especies hermanas, en este caso subespecies, predicen la ocurrencia conocida de la otra mejor que lo esperado por el azar (similitud de nicho); o 2) si el nicho de especies relacionadas son idénticos (equivalencia de nicho).

La similitud de nicho de las subespecies se evaluó empleando el programa ENMTools 1.1 (Warren *et al.* 2010); el cual comparó el modelo de *O. r. ruficapilla* con un modelo obtenido por la selección al azar de píxeles del área donde *O. r. ridgwayi* está presente y viceversa. Este análisis se repitió 100 veces, con lo que se obtuvo una distribución de valores de I . Para esto se empleó una de las dos pruebas cuantitativas de similitud del programa (i.e., la prueba fondo o background test), ya que es particularmente útil cuando se comparan poblaciones alopátricas,

tal como las subespecies de *O. ruficapilla* durante la temporada de reproducción. En poblaciones alopátricas una diferenciación de nicho podría deberse a que regiones geográficas diferentes difícilmente exhiben distribuciones de variables iguales. Por esta razón, con la prueba de fondo se evaluó si los nichos eran más diferentes dadas las diferencias ambientales subyacentes entre los sitios geográficos que ocupan (Warren *et al.* 2010).

Con la prueba de fondo se generó una distribución nula para la diferencia de los MNE esperada entre una subespecie y los puntos de presencia ubicados al azar en el área de la otra subespecie, denominada área de fondo (Warren *et al.* 2010). Es importante mencionar que el resultado y la interpretación de esta prueba pueden ser susceptibles a la definición del área de fondo que corresponde a cada especie. Por esta razón se recomienda que al definir el área de fondo para la prueba, ésta se haga con una justificación biológica (Warren *et al.* 2010). Sin embargo, cuando no se cuenta con una justificación biológica convincente, pueden emplearse métodos alternativos para definirla, tales como el uso de zonas de amortiguamiento alrededor de los puntos de ocurrencia, o el trazo de polígonos mínimos convexos (Warren *et al.* 2010). En este caso, debido a la poca información disponible sobre el territorio de *O. ruficapilla* durante las dos temporadas (Williams 1996, Peterjohn 2006), el área de fondo se definió como un

polígono delimitado por los puntos de ocurrencia de cada población (McCormack *et al.* 2010).

Las áreas de fondo para cada subespecie en cada temporada se obtuvieron mediante el método del polígono convexo mínimo (PCM, Mohr 1947). Un PCM es el polígono más pequeño que puede formarse en el que ningún ángulo interno exceda los 180° y contenga todos los registros puntuales (e.g., Fig. 2). Los cuatro PCM fueron obtenidos mediante la herramienta *Create a Minimum Convex Polygon* de la extensión Hawth's Analysis Tools de ArcGIS 9.3 (ESRI 2008).

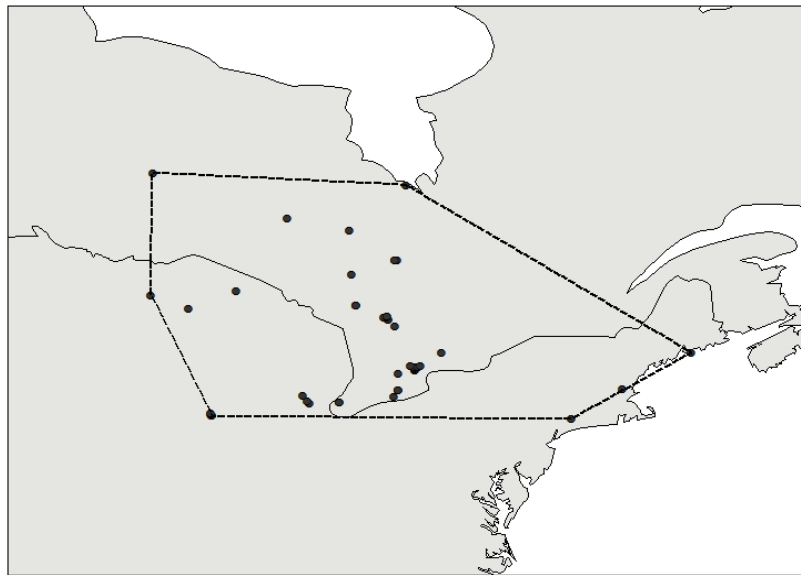


Figura 2. Polígono Convexo Mínimo (PCM) que incluye los registros de *O. r. ruficapilla* en temporada de reproducción (Noreste de EUA y Sureste de Canadá). El área dentro de la línea punteada fue usada como el área de fondo de *O. r. ruficapilla* para la prueba de background durante la época reproductiva.

Una vez obtenida la distribución esperada de valores de I , se hizo una prueba de solapamiento (overlap test), en la cual las distribuciones de probabilidades de los dos modelos originales (MNE de *O. r. ruficapilla* vs MNE de *O. r. ridgwayi* en cada temporada) se compararon para obtener el valor de I observado o real.

Finalmente, el valor observado de I se comparó con la distribución nula de valores esperados de la prueba de fondo. Existen tres posibles resultados: 1) si el valor real cae dentro de la distribución, esto es indicador de que los nichos son tan parecidos como lo esperado por el azar; 2) si el valor observado es menor a los de la distribución, existe diferencia entre los nichos; y 3) por último, si el valor observado es mayor, los nichos son más parecidos de lo esperado por el azar. Ambas pruebas (de fondo y solapamiento) se realizaron primero para los modelos de la temporada de reproducción y posteriormente para los modelos de invierno, para así identificar la similitud de nichos entre.

Comparación de modelos de nicho ecológico entre temporadas

Los MNE de las temporadas reproductiva e invernal correspondientes a cada subespecie se compararon (e.g., *O. r. ruficapilla* en reproducción vs. *O. r. ruficapilla* en invierno) para determinar si éstas conservan o modifican características de su nicho ecológico en cada temporada. Se estableció un umbral

de presencia para cada MNE, para obtener un mapa con dos categorías (presencia y ausencia), en lugar de uno con varios intervalos de probabilidades, como el generado por Maxent. El umbral fue definido en una probabilidad de 0.6, para evitar que más del 10% de los puntos de presencia quedaran fuera del área de predicción. Por lo tanto los valores menores a 0.6 se consideraron como ausencia y los valores mayores como presencia.

Usando el SIG ArcView GIS 3.3 (ESRI 2002), se obtuvo el valor de cada pixel de presencia de las variables que tuvieron un alto porcentaje de contribución para al menos uno de los dos modelos a comparar y que contribuyeran en ambos modelos en cada subespecie. El porcentaje de contribución de las variables (i.e., importancia de la variable en la determinación de probabilidad de presencia) está dado por el valor de λ asociado a cada una de éstas. La distribución de probabilidad de Maxent es igual a la distribución de máxima probabilidad de Gibbs:

$$q_{\lambda}(x) = e^{\lambda \cdot f(x)} / Z_{\lambda},$$

donde x es el punto de presencia de la especie, λ es el vector de peso de las variables, $f(x)$ el vector de las características (variables ambientales) y Z_{λ} la constante de regularización que asegura que q_{λ} sume 1 (Phillips *et al.* 2006). La contribución de las variables en el exponente de q_{λ} está dada por la suma de las lambdas correspondientes a cada variable. Por lo tanto, al descomponer la combinación lineal en el exponente de q_{λ} , se obtiene el valor de contribución (λ)

de cada variable (Phillips *et al.* 2004). Las variables consideradas para *O. r. ruficapilla* y *O. r. ridgwayi* fueron la precipitación máxima (74.2%) y la temperatura máxima (15.2%); y la precipitación mínima (73%) y la temperatura media (43.8%) respectivamente.

Una vez obtenidos los valores correspondientes, se graficó la precipitación (mm) contra temperatura ($^{\circ}\text{C} \cdot 10$). La gráfica de valores de temporada de reproducción se superpuso a la gráfica de temporada de invierno para comparar la distribución de los valores en ambas temporadas (Nakazawa 2003), y así poder apreciar si existen patrones en la elección de condiciones del nicho para cada subespecie de *O. ruficapilla* después de la migración.

Finalmente, se calculó la amplitud de nicho de cada subespecie, tanto para la temporada de reproducción e como de invierno, con la finalidad de determinar si existía variación en la amplitud de nicho de las poblaciones a lo largo del año. La amplitud de nicho es la parte del espacio ecológico total usado por una especie o población (Van Valen 1965, Colwell y Futuyama 1971). Para calcularlo se utilizó la medida B propuesta por Levins (1968):

$$B = 1 / \sum_j p_{ij}^2,$$

donde p_{ij} es la proporción de individuos de la especie i que está asociada al recurso j . El cálculo de B se realizó también en ENMTools 1.1, con base en los

mejores modelos obtenidos para cada subespecie en las dos temporadas. En este caso, p_i es el valor de probabilidad en cada pixel, el cual representa el ambiente i delimitado por las variables incluidas en el análisis. Por lo tanto, el valor de B está dado por la suma de probabilidades de presencia en el área de predicción.

RESULTADOS

En total se contó con 85 puntos de ocurrencia espacialmente únicos, de los cuales 44 correspondieron a *O. r. ruficapilla* en temporada de reproducción y 19 en invierno, mientras que para *O. r. ridgwayi* se obtuvieron siete y 15 respectivamente (Fig. 3).

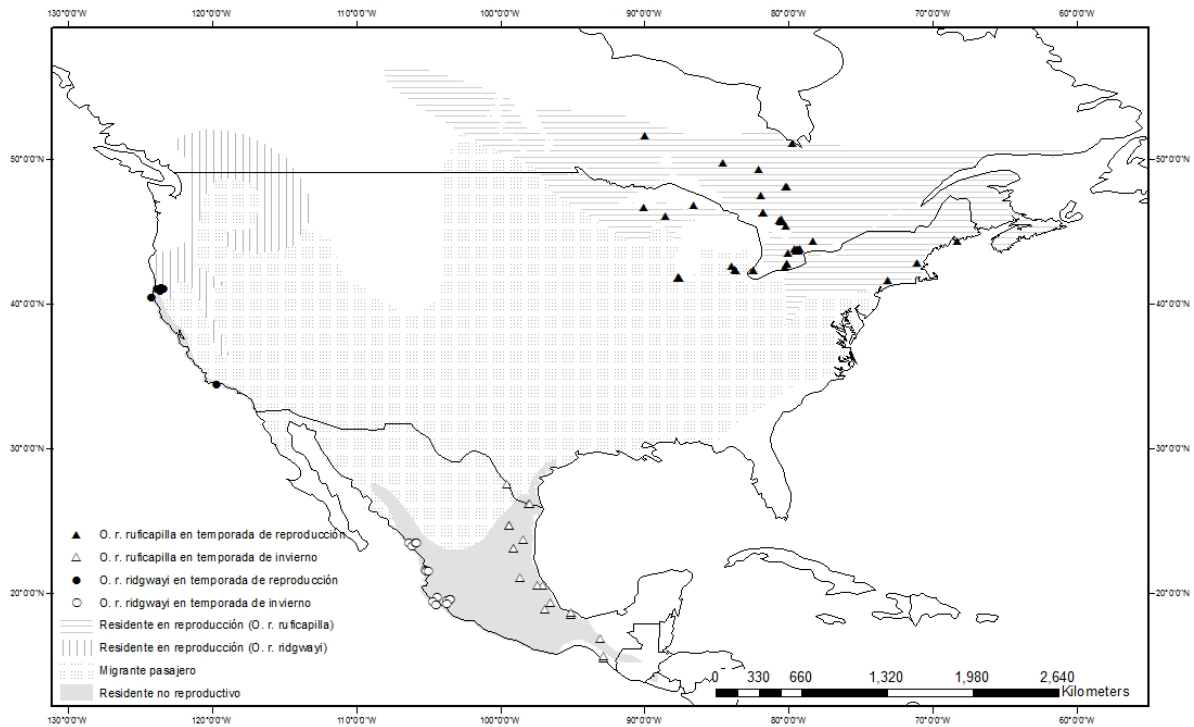


Figura 3. Registros puntuales (85) de las subespecies de *O. ruficapilla* utilizados: *O. r. ruficapilla* en reproducción (44) y en invierno (19); y *O. r. ridgwayi* en reproducción (7) y en invierno (15).

Los mejores MNE de *O. r. ruficapilla* presentaron un valor de AUC de 0.918 en reproducción y 0.793 en invierno, mientras que los de *O. r. ridgwayi* fueron 0.995 y 0.936, respectivamente.

Diferencias en el nicho ecológico entre subespecies

En temporada de reproducción, el valor observado ($I = 0.32$) fue mayor a los valores generados al azar (Fig. 4), lo que indica que los nichos de ambas subespecies fueron parecidos entre sí; es decir, existe una tendencia de ambas poblaciones a mantener las condiciones ambientales durante esta época (conservadurismo de nicho) en sus dos áreas de distribución (ver Fig. 1).

Por otra parte, en temporada de invierno el valor observado ($I = 0.75$) coincidió con los valores obtenidos a partir de los datos aleatorios (Fig. 5). Al observar este valor dentro de los valores esperados conforme al azar, no es posible distinguir una tendencia a la similitud o a la diferenciación entre los nichos de las subespecies, ya que no se puede distinguir de lo esperado por el azar.

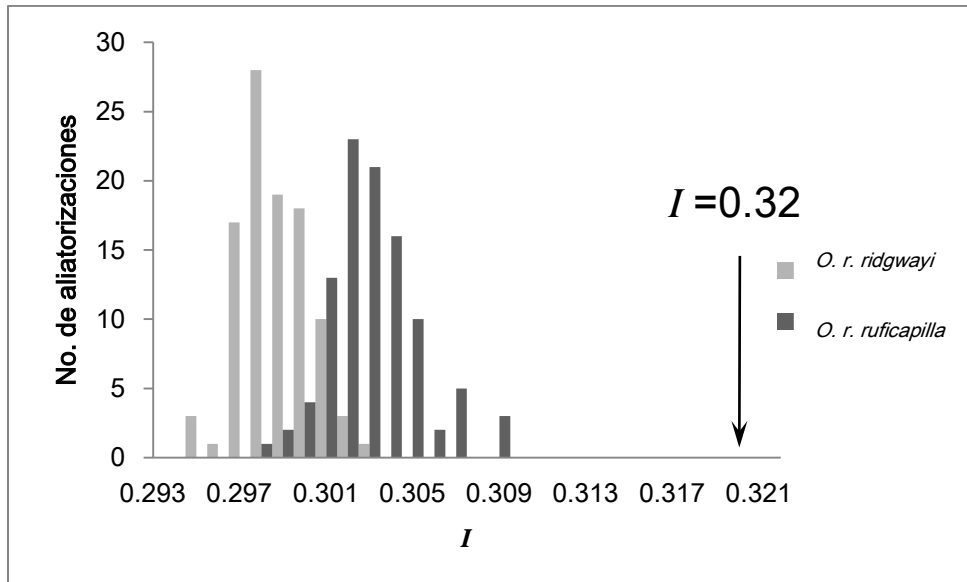


Figura 4. Distribución nula de modelos generados por la prueba de background de las dos poblaciones disyuntas de *O. ruficapilla* durante la temporada de reproducción. El valor de solapamiento ($I=0.32$, indicado por una flecha), es mayor a los de la distribución, lo que indica que los modelos de nicho son más similares de lo esperado por el azar.

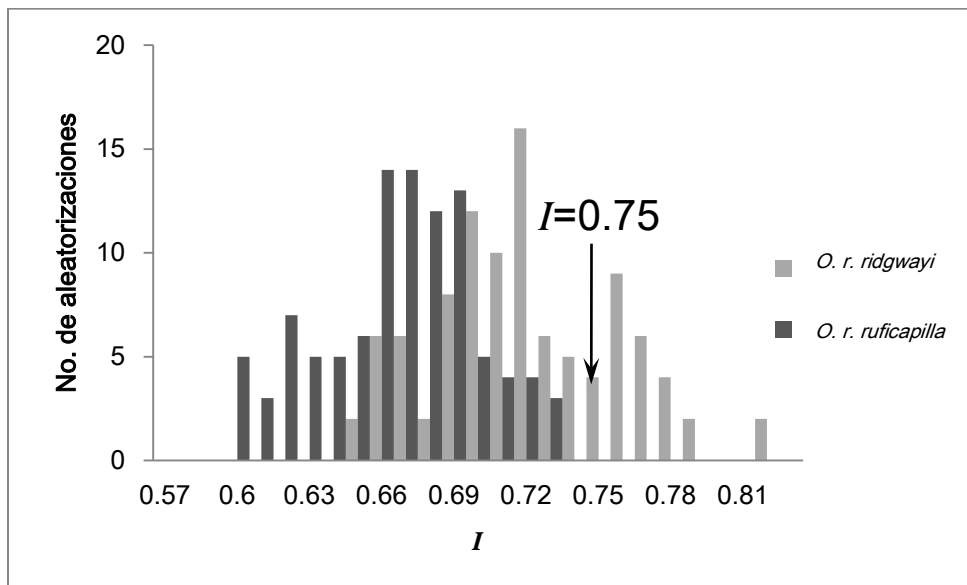


Figura 5. Distribución nula de modelos generados por la prueba de background de las dos poblaciones disyuntas de *O. ruficapilla* durante la temporada de invierno. El valor de solapamiento ($I=0.75$) se observa dentro de la distribución, lo que indica que los modelos de nicho son tan similares como lo esperado por el azar.

Diferencias en el nicho ecológico entre temporadas

La representación gráfica de los valores de las variables con mayor contribución para los MNE, en general muestra que los valores de la temporada reproductiva son más restringidos que los de la temporada de invernada para ambas subespecies (Figs. 6 y 7).

Para *O. r. ruficapilla*, los valores de temperatura y precipitación de temporadas de reproducción e invierno se sobreponen ligeramente (Fig. 6), pero gran parte de estos no se comparten en ambas temporadas. A diferencia de la temporada de invierno, el intervalo de temperatura es mucho más amplio durante la temporada de reproducción; mientras que el intervalo de precipitación es más amplio en reproducción que en invierno. Por su parte, los valores correspondientes al nicho de *O. r. ridgwayi* en temporada de reproducción están anidados casi completamente dentro de los valores de la temporada de invierno, y se observa el uso de un intervalo mucho más amplio para la precipitación en la temporada de invierno que en reproducción (Fig. 7).

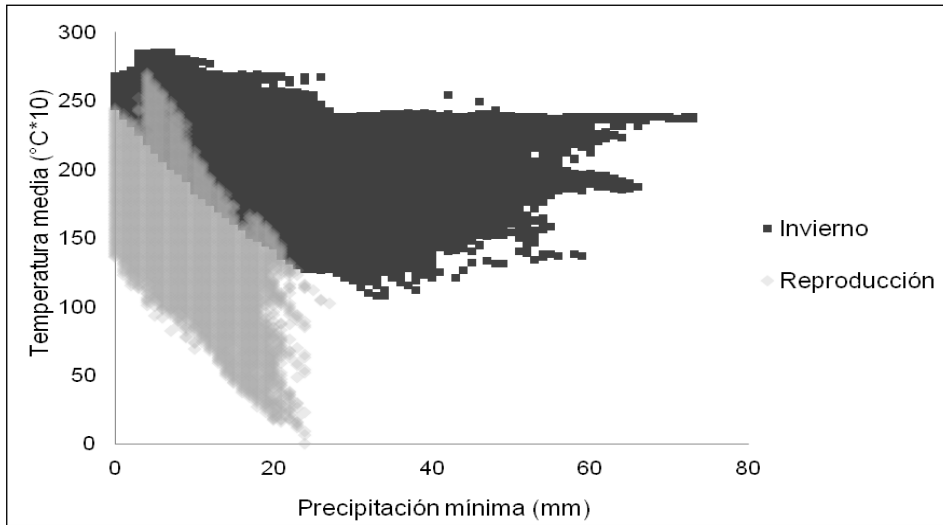


Figura 6. Distribución de valores de las principales variables para los MNE de *O. r. ruficapilla*, se observa un intervalo de valores más amplio en la temporada de invierno que en reproducción, y una ligera superposición de estos.

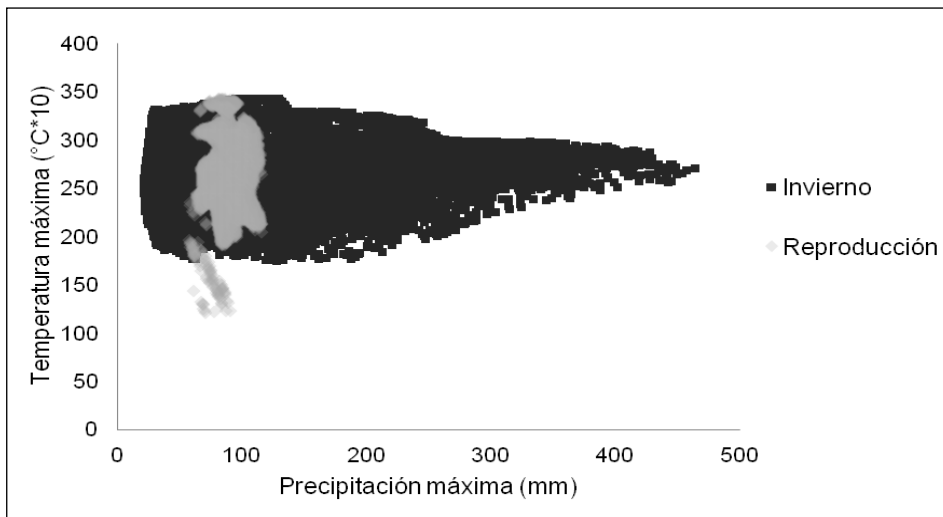


Figura 7. Distribución de valores de las principales variables para los MNE de *O. r. ridgwayi*. Se observa un intervalo de valores mucho más amplio en la temporada de invierno que en reproducción para la precipitación. Los valores de la temporada reproductiva están casi completamente anidados dentro de los valores de la temporada de invernada.

La prueba de amplitud de nicho muestra que los valores de amplitud (B) en la temporada de reproducción son mayores a los valores de amplitud de nicho en invierno (Cuadro 1), particularmente en *O. r. ruficapilla*.

Cuadro 1. Amplitud de nicho (B) de las subespecies de *O. ruficapilla* dada por la suma de probabilidades de presencia en el área de predicción, tanto en temporada de reproducción como de invierno.

SUBESPECIE	AMPLITUD DE NICHOS (B)	
	Reproducción	Invierno
<i>O. r. ruficapilla</i>	967 821.106	294 241.360
<i>O. r. ridgwayi</i>	313 503.669	172 923.449

DISCUSIÓN

Existe evidencia ecológica directa de que varias especies migratorias poseen requerimientos ecológicos muy restringidos durante la época reproductiva (e.g., densidad de hojarasca y biomasa de presas en sitios de anidación de *Seiurus aurocapillus*, Burke y Nol 1988), mientras que durante el invierno muestran gran plasticidad ambiental (Keast 1980). Este patrón general puede observarse también para *O. ruficapilla*.

Las subespecies de *O. ruficapilla* tienden a preferir las mismas condiciones ambientales durante la época de reproducción, independientemente de las diferencias altitudinales, la composición de la vegetación donde se distribuye cada población (Williams 1996), y su separación geográfica. El espacio geográfico no ocupado por las subespecies de *O. ruficapilla* podría ser un indicador de conservación de nicho en su temporada de reproducción, ya que la conservación de nicho es una limitante para la adaptación a condiciones ambientales del espacio deshabitado por las subespecies (Wiens y Graham 2005).

En general, la información sobre preferencia de hábitat de *O. ruficapilla* en los sitios de invierno es más escasa que en sus sitios de reproducción (Williams 1996), sin mencionar las diferencias o similitudes entre los sitios ocupados por las subespecies en el invierno. El estudio de Lovette *et al.* (2004) es una importante contribución al reconocimiento de la distribución de las subespecies de *O.*

ruficapilla en México y Centroamérica. Además, el uso de marcadores genéticos es una novedosa técnica que permite determinar el origen de los individuos que invernan en latitudes inferiores. Tal vez, disponiendo de más información sobre los sitios de invernada que ocupan las poblaciones *O. ruficapilla* se podría reconocer alguna preferencia en las condiciones de nicho de cada subespecie durante el invierno.

Si bien se reconoce que las especies migratorias tienen gran plasticidad ambiental durante esta temporada, esto no necesariamente indica que sean generalistas en cuanto a elección de hábitat se refiere. Rappole *et al.* (1994) sugieren que la alta densidad de aves durante el invierno y el constante decremento de hábitats óptimos para invernar, es lo que ha orillado a los individuos migratorios a ocupar diversos hábitats. No obstante, existen especies que han mostrado alta especialización a ciertos hábitats durante la temporada invernal (e.g., *Pheucticus ludovicianus*, bosque de niebla; *Piranga rubra*, selva baja caducifolia; *Tyrannus verticalis*, bosque espinoso; *Cardellina rubrifrons*, bosque de pino-encino; Hutto 1992).

Numerosos estudios de anillaje han demostrado que varias especies de aves migratorias presentan alta fidelidad a sus sitios de invernada (e.g., *Parkesia noveboracensis*, *Setophaga citrina*, Kricher y Davis 1986; *Setophaga ruticilla*, *Setophaga caerulescens*, Holmes y Sherry 1992; *Geothlypis formosa*, Mabey y

Morton 1992). Incluso, el estudio de Thuber y Villeda (1980) muestra evidencia de la fidelidad de un individuo de *O. ruficapilla* a una localidad de Santa Ana, El Salvador. Por lo tanto, aparentemente la elección de los sitios de invernada no es azarosa.

Aunque no es posible distinguir una tendencia en la conservación o diferenciación de las condiciones ambientales ocupadas por las subespecies durante el invierno, es un hecho que las condiciones ambientales, junto con algunos procesos ecológicos e históricos determinan la distribución geográfica de todos los organismos (Brown *et al.* 1996). En particular para aves, Root (1988) sugiere que la distribución de más de 100 especies Norteamericanas, tanto migratorias como residentes, está especialmente limitada por factores ambientales relacionados a temperaturas mínimas, precipitación anual y elevación. La razón de la fuerte asociación de la distribución y las condiciones ambientales podría ser el costo energético para cubrir las demandas fisiológicas necesarias para la supervivencia (Root 1988). Particularmente para *O. ruficapilla*, la distribución de cada subespecie fue definida por diferentes variables relacionadas a la temperatura y la precipitación, siendo un rasgo distintivo entre éstas.

El importante incremento de los márgenes de temperatura y precipitación para ambas subespecies de *O. ruficapilla* durante la temporada invernal (Figs. 6 y 7) indica la diferencia entre los patrones de distribución ecológico entre las

temporadas. Este podría ser el caso de muchas otras especies en los que la evidencia directa indica mayor flexibilidad ecológica durante el invierno (e.g., *Oreothlypis celata*, *Mniotilta varia*, *Icterus galbula*, Hutto 1992).

Si bien reconocer la versatilidad en la ocupación ambiental de las especies migratorias es importante para el conocimiento sobre su historia natural (e.g., Williams 1996), demografía y conservación (e.g., Reed 1992), analizar la variabilidad del nicho ecológico de la especie puede aportar mucha información sobre su evolución. El estudio de Nakazawa (2003) sugirió que el nicho ecológico de *O. ruficapilla* se sobrepone en las temporadas de reproducción y de invierno (i.e., Nicho sobrelapado). Sin embargo, al analizar las preferencias de las subespecies de manera independiente, se observó una diferencia en los patrones de distribución de valores de las variables. El nicho de *O. r. ridgwayi* en reproducción está casi completamente anidado en el nicho de invierno, siendo el intervalo de precipitación mucho más amplio en esta temporada, mientras que los nichos de *O. r. ruficapilla* son casi totalmente disyuntos. A diferencia de lo reportado por Nakazawa (2003), ninguna de las subespecies muestra un patrón de sobrelapamiento, sino de anidamiento o disyunción, aportando nueva información sobre las diferencias entre las subespecies.

Las diferencias en los patrones del nicho de cada subespecie en las dos temporadas podrían derivarse de la reconocida plasticidad en los hábitos de las

especies causados por la migración (Keast 1980, Saino *et al.* 2004, Kondo y Omland 2007). La migración estacional se ha perdido, ganado y/o modificado en muchos linajes en tiempo y forma (Zink 2011). Los ambientes a los cuales están adaptados los migrantes durante diferentes épocas del año son afectados constantemente por factores externos (e.g., fluctuaciones en el clima global, zonas de vegetación y nivel del mar, Sutherland 1998), teniendo efectos directos en la disponibilidad de recursos (e.g., alimento; Gordo *et al.* 2005), causando una respuesta en el comportamiento migratorio (carácter fenotípico) y posteriormente en el genotipo de los organismos migratorios, y por tanto, cambios en sus poblaciones (Dingle y Drake 2007).

La flexibilidad en los hábitos migratorios de aves ha podido observarse a una escala temporal muy corta (Fiedler 2003). Algunas de las causantes identificadas de esta variabilidad son los cambios en patrones climáticos globales (Silllett *et al.* 2000) y la modificación antropogénica de los hábitats ocupados por estas especies (Adriaensen *et al.* 1993).

Una reconstrucción de estado ancestral del comportamiento migratorio de los parúlidos realizada por Winger *et al.* (2011), en la cual se examinaron las tasas de ganancia y pérdida de la migración en todas las especies de la familia utilizando una filogenia robusta (Lovette *et al.* 2010), sugiere que el ancestro de la familia era migratorio, y que la pérdida de las características migratorias es tan constante

como la ganancia de éstas. A pesar de esta variabilidad, la distancia de migración (uno de los caracteres evaluados) mostró una señal filogenética significativa, es decir, estadísticamente se observó una dependencia entre este carácter y las relaciones de parentesco. La variabilidad en las características migratorias de las subespecies de *O. ruficapilla* podría estar determinada por sus relaciones filogenéticas.

La variabilidad en el comportamiento migratorio *O. ruficapilla*, se ve reflejada en la diferenciación de valores de variables ambientes ocupados entre las temporadas de reproducción e invierno y entre subespecies. Uno de los factores que podrían causar esta diferenciación podría estar directamente relacionado al sitio geográfico de procedencia de las subespecies durante la reproducción. Hutto (1985) reconoce un marcado y distintivo patrón en la distribución invernal de los parúlidos del oeste de Norteamérica (e.g., *Setophaga townsendi*, *Parkesia noveboracensis*, *Cardellina pusilla*, *Geothlypis trichas*) en el que tienden a ocupar un área mucho más reducida en invierno respecto al área de reproducción. Estas especies, al parecer, prefieren ocupar muchos tipos de hábitat en una extensión menor, en lugar del mismo tipo de hábitat en una extensión mayor. Una evidencia de esto son los valores obtenidos en la prueba de amplitud de nicho, donde *O. r. ridgwayi* presenta un nicho más reducido que *O. r. ruficapilla*. Lo anterior podría

deberse, entre otras causas, a las propuestas por Rappole (1994): alta densidad de aves y decremento de hábitats de calidad.

Otro factor que podría explicar el patrón descrito por Hutto (1985) es el relacionado con el costo energético. Tal vez, ocupar diferentes hábitats es menos costoso que desplazarse distancias más largas, superar restricciones geográficas, y/o competir con otras especies (Hutto 1985).

Un factor más es el relacionado con la distribución de la vegetación. La mayoría de los hábitats del oeste de México (e.g., desierto, bosque de pino, pino-encino y pino-oyamel) a diferencia de los del este, son contiguos hacia el norte por EUA y Canadá, (Hutto 1985, Ricketts *et al.* 1999). La distribución de la vegetación global puede predecirse principalmente por dos componentes climáticos: la temperatura y la precipitación (Holdridge 1947), lo que indica que las condiciones climáticas a lo largo de la región occidental de Norteamérica son parecidas. Debido a esto, los parúlidos del oeste pudieron adaptarse a usar ambientes similares, más no iguales, a los de su hábitat de reproducción, aún en un espacio geográfico reducido, y de este modo evitar la competencia con las especies del este (Hutto 1985). El patrón de valores anidados obtenidos para el nicho *O. r. ridgwayi* se debe a que durante la reproducción ocupan un hábitat con condiciones ambientales similares a los de los diferentes hábitats ocupados en el invierno.

En contraste, el patrón disyunto de valores de las condiciones ambientales ocupadas por *O. r. ruficapilla*, se debe a que en la región oriental de Norteamérica existe una marcada discontinuidad de hábitats (e.g., bosques de coníferas en EUA y Canadá y bosques tropicales en México; Hutto 1985, Ricketts *et al.* 1999). Esto pudo llevar a los parúlidos orientales (e.g., *Setophaga ruticilla*, *S. americana*, *Icteria virens*, *Helmitheros vermivorum*) a adoptar una estrategia opuesta a los del oeste. Adaptarse a invernar en hábitats diferentes a los de reproducción, permitió a los parúlidos del este ocupar una región geográfica mucho más amplia (extendiéndose incluso a Centro y Sudamérica), evitando así la competencia con todos los parúlidos, tanto los del este como del oeste (Hutto 1985).

Si bien la reducción de la amplitud de nicho se observa en las dos subespecies, el estudio genético de Lovette *et al.* (2004) indica que *O. r. ruficapilla* ocupa gran parte del territorio mexicano, mientras que la del oeste se restringe a la región noroccidental, esto concuerda con el patrón identificado por Hutto (1985). No obstante, se debe considerar el sesgo importante en el muestreo de Lovette *et al.* (2004), el cual fue dirigido a tierras bajas y pudo limitar la obtención de individuos del Oeste.

Finalmente, otro factor sumamente importante que explica la distribución actual de los parúlidos al este y oeste de Norteamérica es el histórico. Mengel (1964) encontró una correlación aparente entre las distribuciones actuales y los

eventos de glaciación ocurridos en el Pleistoceno (hace aproximadamente 2.5 Ma). De acuerdo con el modelo de Mengel (1964), el avance de la primera glaciación redujo una gran área de bosque deciduo, forzando la adaptación de algunas especies de parúlidos a bosques boreales, y los avances glaciales subsecuentes fragmentaron repetidamente las distribuciones de estas especies en poblaciones orientales y occidentales aisladas (Bermingham *et al.* 1992).

El estudio de Weir y Schuller (2004) mostró evidencia directa de que la especiación de 21 especies norteamericanas con distribución boreal fue iniciada durante las glaciaciones pleistocénicas, particularmente durante primera mitad de la época. Las subespecies de *O. ruficapilla* fueron analizadas independientemente, y junto con *O. virginiae* (distribuida al este y sur de las Montañas rocallosas, EUA), fueron considerados como una superespecie. El tiempo de divergencia entre *O. r. ruficapilla* y *O. r. ridgwayi*/*O. virginiae* fue estimado aproximadamente hace un millón de años, cuando el avance de las capas de hielo fragmentaron la zona boreal en este y oeste. Mientras que el tiempo de divergencia entre *O. r. ridgwayi* y *O. virginiae* fue calculado hace 910 000 años. El patrón de divergencia este- oeste y posteriormente en la costa del Pacífico y las Montañas Rocallosas fue común para todas las especies analizadas.

Un patrón recurrente observado por Rappole *et al.* (1983), tanto para las especies de parúlidos estudiadas por Mengel (1964) como para especies de otras

familias (i.e., Trochilidae, *Empidonax*, *Tyrannus*, *Myarchus* en Tyrannidae, *Vireo* en Vireonidae), es que al migrar presentan movimientos en un eje norte-sur mostrando alta afinidad oriental u occidental dependiendo de su sitio de origen, sin sobrelapar su distribución invernal. La explicación sugerida para este fenómeno es que estas especies se encuentran aisladas también en sitios de invierno debido a la intensa competencia entre poblaciones del este y oeste, ya que ocupar el mismo sitio podría conducir a la extinción o a la exclusión competitiva de una de las poblaciones (Rappole *et al.* 1983).

Rappole *et al.* (1983) mencionan que las especies en las que sus poblaciones reproductivas no demostraron especiación, a pesar de estar aisladas geográficamente, y su distribuciones se sobrelapan en el invierno, pueden estar forzadas por competencia a permanecer genéticamente similares, ya que un cambio en una de las poblaciones podría afectar el balance competitivo entre los individuos de poblaciones diferentes. Los autores utilizan a *O. ruficapilla* como un ejemplo claro de este caso; sin embargo, los estudios de Lovette *et al.* (2004) y Weir y Schuller (2004) sugiere que su comportamiento demográfico de corresponde al del primer caso.

Peterson *et al.* (1999) sugirieron que los eventos vicariantes de especiación, como el sugerido por Mengel (1964), toman lugar en una dimensión geográfica, y que la diferenciación ecológica se da mucho tiempo después de este evento, así

es común identificar conservación de nicho entre especies hermanas. Esto coincide con la conservación de nicho identificada entre las formas oriental y occidental de *O. ruficapilla* durante la época reproductiva, la cual podría favorecer el aislamiento entre las formas (Wiens y Graham 2005).

La diferenciación en las preferencias ambientales observada en las subespecies de *O. ruficapilla*, puede deberse tanto a las diferencias ambientales y geográficas a las que se encuentran sometidas anualmente a causa de la migración, como a la alta variación en las características migratorias sugeridas por su historia evolutiva y biogeográfica.

Las diferencias observadas en los patrones de distribución del nicho ecológico de las subespecies de *O. ruficapilla* se suma a las diferencias ya identificadas en su conducta (Dunn y Garrett 1997) y estructura genética (Lovette *et al.* 2004). Basada en estas diferencias y su historia biogeográfica, se sugiere la existencia de linajes independientes correspondientes a las formas de *O. r. ruficapilla* y *O. r. ridgwayi*, tal como se han identificado en otros grupos (e.g., McCormack *et al.* 2010, Irwin *et al.* 2011). El presente estudio indica la necesidad de reevaluar la categoría taxonómica del complejo *O. ruficapilla*.

Además de la contribución sobre el conocimiento de las poblaciones de *O. ruficapilla*, este trabajo muestra la utilidad de los MNE para la determinación de divergencia en el nicho ecológico en las especies migratorias. El reconocimiento

de diferencias en el nicho ecológico de los linajes de aves migratorias neártico-neotropicales son necesarios para el conocimiento integral de los patrones de distribución ecológica y evolutivos relacionados al comportamiento migratorio, y que puede aportar información importante sobre la historia y evolución de los linajes.

Las poblaciones de *O. ruficapilla* han demostrado aclimatarse fácilmente a invernar en áreas de crecimiento secundario o perturbadas (Williams 1996), evidenciando la tolerancia que éstas presentan durante el invierno, a diferencia de otras especies migratorias neártico-neotropicales, en las cuales cambios ambientales en sitios de invernada han amenazado sus poblaciones (e.g., *Setophaga discolor*, *S. americana*, Faaborg y Arendt 1992). El análisis de las diferencias entre los nichos de las especies migratorias podría indicar la capacidad de las especies para incrementar o disminuir la ocupación ambiental durante el invierno, y así reconocer un posible riesgo al que pudieran estar sometidas.

La evaluación y determinación de diferencias en nichos ecológicos ha sido ampliamente utilizada en análisis de distribución y ecológicos de especies no migratorias para la estimación de efectos del cambio climático en su distribución (Peterson *et al.* 2001, 2004) y con fines de conservación de especies en peligro de extinción o con distribución restringida (e.g., Rojas-Soto *et al.* 2010). Este trabajo

representa un nuevo acercamiento para poder obtener este tipo de información de las especies migratorias.

LITERATURA CITADA

- ADRIAENSEN, F., P. Ulenaers, y A. A. Dhondt. 1993. Ringing recoveries and the increase in numbers of European Great Crested Grebes *Podiceps cristatus*. *Ardea* 81: 59-70.
- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- BATALDEN, R., K. Oberhauser, y A. T. Peterson. 2007. Ecological niches in sequential generations of eastern North American monarch butterflies (Lepidoptera: Danaidae): The ecology of migration and likely climate change implications. *Environmental Entomology* 36: 1365-1373.
- BENT, A. C. 1953. Life histories of North American wood warblers. Part I. Dover Publications, Inc., Nueva York.
- BERMINGHAM, E., S. Rohwer, S. Freeman, y C. Wood. 1992. Vicariance biogeography in Pleistocene and speciation in North American Wood Warblers: A test of Mengel's model. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 89: 6624-6628.
- BROWN, J. H., G. C. Stevens, y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.

- BOWLIN, M. S., I. A. Bisson, J. Shamoun-Baranes, J. D. Reichard, N. Sapir, P. P. Marra, T. H. Kunz, D. S. Wilcove, A. Hedenström, C. G. Guglielmo, S. Åkesson, M. Ramenofsky, y M. Wikelski. 2010. Grand challenges in migration biology. *Integrative and Comparative Biology* 50: 261-279.
- BURKE, D. M, y E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk* 115: 96-104.
- CHESSER, T. 1998. Further perspectives on the breeding distribution of migratory birds: South American Austral migrant flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 67: 69-77.
- CONTRERAS-MEDINA, R., I. Luna-Vega, y C. A. Ríos-Muñoz. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 421-433.
- COLWELL, R., y D. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- DEL HOYO, J., A. Elliott, y D. A. Christie (eds.). 2010. Handbook of the birds of the world. Vol. 15 Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions, Barcelona.
- DINGLE, H., y V. A. Drake. 2007. What is migration? *BioScience* 57:113-121.
- DICKINSON, E. 2003. The Howard & Moore complete checklist of the birds of North America. Princeton University Press, Princeton.

- DUNN, J. L., y K. L. Garrett. 1997. Warblers. A field guide to warblers of North America. Houghton-Mifflin Company, Nueva York.
- ELITH, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, y N. E. Zimmermann, 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ESCALONA, G., M. TORRES CH., A.G. NAVARRO S., R. VILLALÓN C., B. HERNÁNDEZ B., y H. BENÍTEZ. 1995. Migratory birds of the cloud forests of Mexico. En: M. H. Wilson, y S. A. Sader (eds.), *Conservation of Neotropical migratory birds in Mexico*, pp. 15-33. Maine Agricultural Forest Experiment Station, Orono.
- ESRI. 2002. ArcView GIS 3.3. ESRI (Environmental Scientific Research Institute). Redlands, California.
- ESRI. 2008. ArcGIS 9.3. ESRI (Environmental Scientific Research Institute). Redlands, California.
- FAABORG, T. J., y W. J. Arendt. 1992. Long-term declines of winter resident warblers in a Puerto Rican dry forest: which species are in trouble? En: J. M.

- Hagan III y D. W. Johnston (eds.), Ecology and conservation of Neotropical migrant birds, pp. 57-63. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FAARBOG, T., R. Holmes, A. Anders, K. Bildstein, K. Dugger, S. Gauthreaux, P. Heglund, K. Hobson, A. Jahn, D. Johnson, S. Latta, D. Levey, P. Marra, C. Merkord, E. Nol, S. Rothstein, T. Sherry, T. Sillett, F. Thompson, y N. Warnock. 2010. Recent advances in understanding migration systems of New World land birds. *Ecological Monographs* 80: 3-48.
- FIEDLER, W. 2003. Recent changes in migratory behavior of birds: A compilation of field observations and ringing data. En: P. Berthold, E. Gwinner y E. Sonnenschein (eds.), *Avian Migration*, pp. 21-38. Springer, Berlin.
- GORDO, O., L. Brotons, X. Ferrer, y P. Comas. 2005. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology* 11:12-21.
- GREENBERG, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215-223.
- HAGAN, J., y D. Johnston (eds.). 1992. Ecology and conservation of Neotropical migrant birds. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- HERRERA, C. M. 1978. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95: 496-509.

- HIJMANS, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HOLDRIGE, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 365-367.
- HOLMES, R. T., y T. W. Sherry. 1992. Site fidelity of migratory warblers in temperate breeding and Neotropical wintering areas: Implication for population dynamics, habitat selection and conservation. En: J. M. Hagan III y D. W. Johnston (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical migrant birds*, pp. 563-575. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- HOWE, H. F., y D. De Steven. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia* 39: 185-199.
- HUTTO, R. L. 1985. Habitat selection by non-breeding, migratory land birds. En: M. L. Cody (ed.), *Habitat selection in birds*, pp. 455-475. Academic Press, Londres.
- HUTTO, R. L. 1992. Habitat distributions of migratory landbird species in western Mexico. En: J. M. Hagan III y D. W. Johnston (eds.), *Ecology and*

conservation of Neotropical migrant birds, pp. 221-239. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

HUTTO, R. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk* 114: 823-825.

INFONATURA [en línea]. 2007. Animals and ecosystems of Latin America, Version 5.0. <http://www.natureserve.org/infonatura> (24 Febrero 2011).

IRWIN, D. E., J. H. Irwin, y T. B. Smith. 2011. Genetic variation and seasonal migratory connectivity in Wilson's warblers (*Wilsonia pusilla*): Species-level differences in nuclear DNA between western and eastern populations. *Molecular Ecology* 20: 3102-3115.

JOSEPH, L., y D. Stockwell. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myiarchus swainsoni*) across South America: A new use for museum specimens of migratory birds. *Proceedings of the Academy of the Natural Science of Philadelphia* 150: 293-300.

KEAST, A. 1980. What can species co-occurrence in the north reveal about ecological plasticity and wintering patterns? En: A. Keast y E. Morton (eds.), *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*, pp. 457-476. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

- KEAST, A., y E. Morton. 1980. Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- KONDO, B., y K. E. Omland. 2007. Ancestral state reconstruction of migration: Multistate analysis reveals rapid changes in New World orioles (*Icterus* spp). *Auk* 124: 410-419.
- KRICHER, J. C., y W. E. Davis. 1986. Returns and winter-site fidelity of North American migrants banded in Belize, Central America. *Journal of Field Ornithology* 57: 48-52.
- LEVEY, D. J. 1994. Why we should adopt a broader view of Neotropical migrants. *Auk* 111: 233-236.
- LEVINS, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton.
- LOBO, J. M., A. Jiménez-Valverde, y R. Real. 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.

- LOSOS, J. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995-1007.
- LOVETTE, I. J., S. M. Clegg, y T. B. Smith. 2004. Limited utility of mtDNA markers for determining connectivity among breeding and overwintering locations in three Neotropical migrant birds. *Conservation Biology* 18: 156-166.
- LOVETTE, I. J., J. L. Pérez-Emán, J. P. Sullivan, R. C. Banks, I. Fiorentino, S. Córdoba-Córdoba, M. Echeverry-Galvis, F. K. Barker, K. J. Burns, J. Klicka, S. M. Lanyon, y E. Bermingham. 2010. A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 753-770.
- MABEY, S. E., y E. S. Morton. 1992. Demography and territorial behavior of wintering Kentucky Warblers in Panama. En: J. M. Hagan III y D. W. Johnston (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical migrant birds*, pp. 329-336. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MACARTHUR, R. H. 1959. On the breeding distribution patterns of North American migrant birds. *Auk* 76: 318-325.
- MARTÍNEZ-MEYER, E., A. T. Peterson, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (Aves:

- Cardinalidae). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 271: 1151-1157.
- MENGEL, R. M. 1964. The probable history of species formation in some northern wood warblers. Living Bird: 9-44.
- McCORMACK, J., A. Zellmer, y L. L. Knowles. 2010. Does niche models divergence accompany allopatric in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation? Insights from tests with niche models. Evolution 64: 1231-1244.
- MILLER, A. H., H. Friedmann, L. Griscom, y R. T. Moore. 1957. Distributional check-list of the birds of Mexico, Part 2 Pacific Coast Avifauna No. 33. Cooper Ornithological Club, Berkeley.
- MOHR, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. American Midland Naturalist 37:223-249.
- MÖNKKÖNEN, M., y P. Helle. 1989. Migratory habits of birds breeding in different stages of forest succession: A comparison between the Palearctic and the Nearctic. Annales Zoologici Fennici 26: 323-330.
- NAKAZAWA, Y. J. 2003. Modelos predictivos como herramienta para el estudio de cambios estacionales del nicho de algunas aves migratorias Neotropicales. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Biología, México.

- NAKAZAWA, Y. J., A. T. Peterson, E. Martínez-Meyer, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: Implications for the evolution of migration. *Auk* 121: 610-618.
- NEWTON, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation* 70: 265-276.
- NEWTON, I. 2008. *The migration ecology of birds*. American Press, Londres.
- NEWTON, I., y L. Dale. 1996. Relationship between migration and latitude among European birds. *Journal of Animal Ecology* 65: 137-146.
- NORRIS, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, T. W. Sherry, y L. M. Ratcliffe. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 59-64.
- PEARSON, R. G., y T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- PEARSON, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura, y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A

- test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- PEARSON, R. G., W. Thuiller, M. B. Araújo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson, y D. C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704-1711.
- PETERJOHN, B. 2006. Conceptual ecological model for management of breeding shrubland birds in the Mid-Atlantic Region. Technical Report NPS/NER/NRR--2006/043. National Park Service, Filadelfia.
- PETERSON, A. T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- PETERSON, A. T., E. Martínez-Meyer y C. González-Salazar. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and Distributions* 10: 237-246.
- PETERSON, A. T., M. Papes, y J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63-72.
- PETERSON, A. T., V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, J. Bartley, R. W. Buddemeier, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2001. Effects of global climate

change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144: 21-30.

PETERSON, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, y M. Bastos Aráujo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions. Monographs in Population Biology* 49. Princeton University Press, Oxford.

PHILLIPS, S J., M. Dudík, y R. E. Schapired. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. En: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, pp. 655-662, ACM Press, Nueva York.

PHILLIPS, S. J., R. P. Anderson, y R. E. Schapired. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.

POWELL, G. V. 1980. Migrant participation in Neotropical mixed species flocks. En: A. Keast y E. Morton (eds.), *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*, pp. 477-491. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

PYLE, P. 1997. *Identification guide to North American birds. Part I Columbidae to Ploceidae*. Slate Creek Press, Bolinas.

RAPPOLE, J. H. 1995. *The ecology of migrant birds: A Neotropical perspective*. Smithsonian Institution Press. Washington D. C.

- RAPPOLE, J. H., y M. V. McDonald. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *Auk* 111: 652-660.
- RAPPOLE, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy, y J. L. Rous. 1983. Nearctic avian migrants in the Neotropics. U. S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service. Washington, D. C.
- REED, J. M., 1992. A system for ranking conservation priorities for Neotropical migrant birds based on relative susceptibility to extinction. En: J. M. Hagan III y D. W. Johnston (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical migrant birds*, pp. 534-536. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- RICKETTS, T. H., E. Dinerstein, D. M. Olson, C. J. Loucks, W. Eichbaum, D. DellaSalla, K. Kavanagh, P. Hedao, P. Hurley, K. Carney, R. Abell, y S. Walters. 1999. *Terrestrial ecoregions of North America: A conservation assessment*. Island Press. Washington, D.C.
- ROBBINS, C. S., J. R. Sauer, R. S. Greenberg, y S. Droege. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86: 7658-7662.
- ROBINSON, S. K., F. R. Thompson III, T. M. Donovan, D. R. Whitehead, y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987-1990.

- ROOT, T. 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography* 15: 489-505.
- ROJAS-SOTO, O., A. G. Navarro-Sigüenza, y A. Espinosa de los Monteros. 2010. Systematics and bird conservation policies: the importance of species limits. *Bird Conservation International* 20: 176-185.
- SAINO, N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina, y A. P. Møller. 2004. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7: 21-25.
- SILLETT, T. S., R. T. Holmes, y T. W. Sherry. 2000. Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288: 2040-2042.
- SCHOENER, T. 1989. The Ecological Niche. En: J. Cherret (ed.). *Ecological concepts*, pp. 79-113. Blackwell Science, Oxford.
- SCHWARTZ, P. 1980. Some considerations on migratory birds. En: A. Keast y E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*, pp. 31-34. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- SCLATER, W. L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of Linnean Society of London. Zoology* 2: 130-145.
- SHERRY, T. W., y R. T. Holmes. 1995. Summer versus winter limitation of population: what are the issues and what is the evidence. En: T. Martin y D.

- Finch (eds.), Ecology and management of Neotropical migratory birds: A synthesis and review of critical issues, pp. 85-120. Oxford University Press, Nueva York.
- SUTHERLAND, W. J. 1998. Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *Journal of Avian Biology* 29: 441-446.
- TERBORGH, J. W. 1980. The conservation status of Neotropical migrants: present and future. En: Keast, A y E. Morton (eds.), *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*, pp. 21-30. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- THUBER, W. A., y A. Villeda. 1980. Wintering site fidelity of migrant passerines in El Salvador, Central America. *North American Bird Bander* 5:131-135.
- VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99: 377-390.
- VERDE-ARREGOITIA, L. D. 2009. Ecología estacional del murciélago migratorio *Tadarida brasiliensis mexicana*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Biología, México.
- WARREN, D. L., R. E. Glor, y M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus niche conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.

- WARREN, D. L., R. E. Glor, y M. Turelli. 2010. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-611.
- WEIR, J. T., y D. Schluter. 2004. Ice sheets promote speciation in boreal birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271: 1881- 1887.
- WIENS, J. J., y Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.
- WINGER, B. M., I. J. Lovette, y D. W. Winkler. 2011. Ancestry and evolution of seasonal migration in the Parulidae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 610-618.
- WILLIAMS, J. M. 1996. Nashville Warbler (*Vermivora ruficapilla*). En: A. Poole y F. Gill (eds.), *The birds of North America*, pp. 1-20. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, y The American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- WILLSON, M. F. 1976. The breeding distribution of North American migrant birds: A critique of MacArthur (1959). *Wilson Bulletin* 88: 582-587.
- WILSON, A. 1811. Nashville Warbler. *American Ornithology* 3: 120.
- ZINK, R. M. 2011. Evolution of avian migration. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 237-250.

ZUNINO, M., y A. Zullini. 2003. Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.