



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

ANÁLISIS GENÓMICO PARA LA EVALUACIÓN
DE LA CONECTIVIDAD MIGRATORIA DE UN
AVE NEOTROPICAL

Tesis que presenta

INGRID ANAHI TELLO LÓPEZ

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2022

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.

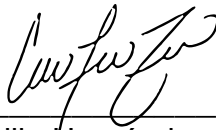
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Ingrid Anahi Tello López** titulado “**Análisis genómico para la evaluación de la conectividad migratoria de un ave neotropical**”, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, Laboratorio de Estudios Ecológicos Ecoaves del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de la **Dra. Mariana Chávez Pesqueira** y la codirección del **Dr. Richard Evan Feldman**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 16 de junio de 2022

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se regirán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Ingrid Anahi Tello López.

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de **Recursos Naturales** del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado **¿Pueden las señales genómicas de adaptación local a sitios de reproducción, ayudar a predecir asociaciones microclimáticas en sitios invernales?** Con clave interna **70194**. Cuyo financiamiento se obtuvo por parte de UC-Mexus y se realizó bajo la codirección del **Dr. Richard Evan Feldman** y la Dra. Mariana Chávez Pesqueira y la **Dra. Mariana Chávez Pesqueira**.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, por brindarme las bases para iniciar y mantener mi vocación científica. Así como por otorgarme la oportunidad de desarrollar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico facilitado mediante la beca número 1008869

A UCMexus por el financiamiento otorgado al proyecto 70194

A la Dra. Kristen Ruegg, por el financiamiento para el muestreo de campo del proyecto Bird Genoscape Project en la Península de Yucatán, durante las temporadas de invierno 2020 y 2021. Así como por las facilidades otorgadas para la secuenciación de muestras biológicas en el laboratorio genómico de la Universidad de Colorado y la incorporación a los seminarios de genómica de la conservación en la misma institución.

Al Dr. Richard Feldman, por compartir su conocimiento conmigo y enseñarme una nueva visión de la ecología y la ciencia. Estaré eternamente agradecida por su apoyo, paciencia y confianza.

A la Dra. Mariana Chávez Pesqueira por asumir la Co-Dirección de la Tesis y recibirme como su estudiante, así como por las enseñanzas durante el desarrollo del proyecto y el gran apoyo que me brindó, particularmente en la fase final del programa.

Al Dr. Alfredo Barrera, por formar parte de mi Comité Tutorial y compartir conmigo sus conocimientos.

A la Dra. Casandra Reyes y el Dr. Germán Carnevalli por brindarme su tiempo y observaciones para mejorar este trabajo

A Alfredo Dorantes, Carly Crow, Karen Acencio, José Carlos Burelos y Andrés Ulin por su apoyo técnico, logístico y administrativo en la realización del trabajo de campo.

A los propietarios de terrenos y encargados de las reservas naturales que otorgaron el acceso a los sitios donde se realizó la búsqueda de muestras biológicas, así como a los donadores de muestras biológicas al proyecto Bird Genoscape.

A Steve Albert y el Institute for Bird Populations, por aprobar la operación de la estación MoSI, DACB-UJAT en Tabasco.

Al Dr. Stefan Arriaga y la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, por permitir la fundación de la estación MoSI, DACB-UJAT.

Al proyecto Bird Genoscape y sus colaboradores, por mostrarme una nueva visión de las aves y su conservación.

A Taylor Bobowsky, mi gran amigo y asesor en el proyecto Bird Genoscape. Aun en la distancia, fuiste un gran acompañarme durante la realización de este proyecto.

A Christen Bossu, por compartir su vasto conocimiento conmigo

A Rafael Rueda, por brindarme su amistad y depositar su confianza en mí para incorporarme al proyecto Bird Genoscape.

A Pedro Ruíz, por su amistad, apoyo y asesoría técnica.

A mi familia Ecoaves: Davira, Augusto, Aldo, Vanesa, Gerardo, Sebastián, Rebeca, Richard, A. Dorantes y A. Barrera., por brindarme su amistad estos tres años. No pude encontrar mejor parvada.

A mi familia Tello-López, por el ser el pilar que me sostiene y los cimientos que me han formado como persona, mujer y profesionista.

A mi mamá Julia, por depositar su fe en mí y apoyarme a seguir mis sueños.

A Margarita, Josefa, Tomasa, Liliberta y Sabrina, por su cariño incondicional.

A Itzel, por brindarme su amistad y apoyo moral para mejorar mi vida.

DEDICATORIAS

A mi tío Lalo, por haber impulsado mi vuelo cuando yo apenas abría mis alas.

Espero que ahora tu viaje eterno esté lleno de dicha y esperanza.

Siempre te estaré agradecida.

A mi familia por creer en mí, ser mi inspiración, fortaleza y refugio.

Papá y mamá, para ustedes todo mi amor y admiración.

Joan, gracias por enseñarme la confianza.

Luis, gracias por enseñarme la templanza.

Julia, gracias por enseñarme la valentía.

A las mujeres de todo el mundo, por su contribución a una sociedad mejor.

Porque su lucha desde la trinchera que encabeza cada una,

es el camino hacia nuestra libertad.

A mis aves, por prestarme sus alas.

Hoy y siempre, les dedico mi vuelo

PRODUCTOS ASOCIADOS

Noviembre, 2020.

- Charla de divulgación en el marco del Festival de las Aves Toh 2020 promovido por PRONATURA Península de Yucatán, con el tema *Chipe Amarillo: un ave que une el norte con los trópicos*”.
- Ponencia en el Seminario Científico de la INBIOTECA de la Universidad Veracruzana 2020, con el tema *Chipe Amarillo: un ave que une el norte con los trópicos*.

Abril, 2021.

- Ponencia en el Seminario de Estudiantes URN 2021 del Centro de Investigación Científica de Yucatán, con el tema *Cruzando fronteras: análisis genómico de conectividad migratoria para un ave neotropical*

Noviembre, 2021

- Ponencia en el Seminario de Estudiantes de la Universidad de Colima 2021, con el tema *Aves migratorias, un lazo entre el norte y los trópicos*.
-

ÍNDICE

ABREVIATURAS.....	VII
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XIII
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
ANTECEDENTES	3
1.1 ECOLOGÍA DE LAS AVES MIGRATORIAS NEOTROPICALES.....	3
1.2. LOS HÁBITATS INVERNALES	4
1.3. CONECTIVIDAD MIGRATORIA.....	6
1.4. ESTIMACIÓN DE LA CONECTIVIDAD MIGRATORIA.....	9
1.4.1. Marcaje-recaptura	12
1.4.2. Geolocalizadores de luz	12
1.4.3. Telemetría	14
1.4.4. Marcadores isotópicos.....	15
1.4.5. Marcadores moleculares	17
1.5. GENÉTICA Y GENÓMICA DE LA CONSERVACIÓN	20
1.6. EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LAS AVES MIGRATORIAS.....	23
1.7. ESPECIE MODELO: <i>Geothlypis trichas</i>	24
1.7.1. Variación Geográfica	26
1.7.2. Variación Morfológica	31
1.7.3. Hábitat.....	33
1.7.4. Reproducción	34
1.7.5. Alimentación.....	34
JUSTIFICACIÓN	36
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	39
OBJETIVO	39

ÍNDICE

OBJETIVOS ESPECÍFICOS	39
CAPÍTULO II	41
MATERIALES Y MÉTODOS	41
2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	41
2.3. MÉTODOS.....	45
2.3.1. Recolección de muestras biológicas.....	45
2.3.2. Esfuerzo de muestreo de la colecta de muestras biológicas.....	47
2.3.3. Procedimientos de Laboratorio ejecutados en el Proyecto Bird Genoscape	49
2.3.3.1. Extracción de ADN	49
2.3.3.2. Secuenciación de genoma completo de baja cobertura.....	50
2.3.3.3. Descubrimiento de SNPs.....	50
2.3.3.4. Genotipado de poblaciones invernales	51
2.3.4. Análisis de asignación	52
2.3.4.1. Análisis de estructura genética de la población de origen.....	52
2.3.4.2. Análisis de identificación de stock genético.	53
CAPÍTULO III	57
RESULTADOS	57
3.1. CAPTURAS DE <i>Geothlypis trichas</i>	57
3.1. ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA.....	57
3.2. COMPOSICIÓN DE LAS POBLACIONES INVERNALES	59
3.3. CONECTIVIDAD MIGRATORIA DE <i>Geothlypis trichas</i>	62
CAPÍTULO IV.....	65
DISCUSIÓN	65
4.1. CONECTIVIDAD MIGRATORIA CONTINENTAL DE <i>Geothlypis trichas</i>	65
4.2. CONECTIVIDAD MIGRATORIA REGIONAL DE <i>Geothlypis trichas</i>	67
4.3. LA CONECTIVIDAD MIGRATORIA EN EL MARCO DE LA GENÓMICA DE LA CONSERVACIÓN.....	68
4.4. USO DE HÁBITAT DE <i>Geothlypis trichas</i> EN EL CONTEXTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO.	70
CAPÍTULO V.....	73
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	73
5.1. CONCLUSIONES.....	73

5.2. PERSPECTIVAS.....	74
BIBLIOGRAFÍA	77

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1.1 Mapa de las rutas migratorias de aves en Norteamérica 8

Figura 1.2. Vista lateral de la colocación de geolocalizador de luz en un ave..... 14

Figura 1.3. Polimorfismo de nucleótido simple (SNP). 19

Figura 2.1. Ejemplar de *Geothlypis trichas*..... 25

Figura 2.2. Distribución de linajes y subespecies del complejo *Geothlypis trichas*. 29

Figura 2.3. Variaciones morfológicas de *Geothlypis trichas*..... 32

Figura 2.4. Localización de sitios de colecta para la obtención de muestras biológicas de *Geothlypis trichas*..... 44

Figura 2.5. Instalación de bocinas y señuelos para la atracción de chipes. 46

Figura 2.6. Manipulación de ave capturada. 48

Figura 2.7. Corte de cálamo de pluma rectriz del ave. 49

Figura 2.8. Gráfico de dispersión de genotipos asignados por Fluidigm SNP genotyping analysis. 52

Figura 2.9. Prueba de Evanno 58

Figura 2.10. Análisis de asignación de las poblaciones reproductivas de *Geothlypis trichas*..... 59

Figura 2.11. Análisis de asignación de orígenes reproductivos a las poblaciones invernales de *Geothlypis trichas*. 63

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1.1. Resumen de estudios de aves para la evaluación de conectividad migratoria.	10
Tabla 2.1. Clasificaciones propuestas de las subespecies, grupos y linajes del complejo <i>Geothlypis trichas</i>	27
Tabla 2.2. Distribución de las subespecies del complejo <i>Geothlypis trichas</i>	30
Tabla 2.3. Maniobras de forrajeo de <i>Geothlypis trichas</i>	35
Tabla 2.4. Número de muestras biológicas de <i>Geothlypis trichas</i> colectadas por población.....	43
Tabla 2.5. Proporción de orígenes reproductivos en las poblaciones invernales de <i>Geothlypis trichas</i> por nación	60
Tabla 2.6. Composición de las poblaciones invernales de <i>Geothlypis trichas</i>	61

ABREVIATURAS

Abreviatura	Descripción
A	Adenina
ADN	Ácido Desoxirribonucleico
AFLP	Polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados
ATL	Buffer de lisis de tejidos para la purificación de ácidos nucleicos
BGP	Proyecto Bird Genoscape
bp	Pares de bases
C	Citosina
CM	Conectividad migratoria
DACB	División Académica de Ciencias Biológicas (estación MoSI)
DDT	Ditiotreitol
Ed.	Editores
EEUU	Estados Unidos
FAM	Espectro fluorescente (495 – 538 nm)
G	Guanina
GBS	Genotipificación por secuenciación
G.	Geothlypis
G.t.	Geothlypis trichas
Gr.	Grupo
GSI	Identificación de stock genético
IFCs	Circuitos de fluidos integrados
ISSR	Marcador de inter-secuencias simples
K	Grupo genético (cluster)
L.	Linaje
m	Metros
MAPS	Monitoreo de productividad y supervivencia Aviar
mm	Milímetros
MoSI	Monitoreo de Supervivencia Invernal
msnm	Metros sobre el nivel del mar
mtADN	ADN mitocondrial
MX	México
n	Número de muestras
NA	Información no disponible
NGS	Next generation sequencing

ABREVIATURAS

Abreviatura	Descripción
ncADN	ADN nuclear
nm	Nanómetro
p. ej.	Por ejemplo
PCR	Reacción en cadena de la polimerasa
pp.	Páginas
qPCR	Reacción en cadena de la polimerasa cuantitativa
RAD-seq	Secuenciación de ADN asociada al sitio de restricción
R	Rectriz
RB	Reserva de la Biosfera
REO	Redeo de Especies Objetivo
RN	Reserva natural
S.	Setophaga
s.f.	Sin fecha
SNP	Marcador de polimorfismo de nucleótido simple
sp.	Especie
spp.	Especies
STR	Marcador de repeticiones cortas en tándem (microsatélites)
T	Timina
UJAT	Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (estación MoSI)
VIC	Espectro fluorescente (538 – 554 nm)
µL	Microlitro

RESUMEN

Entender el ciclo de vida completo de las aves migratorias es un gran reto para el estudio de la ecología de las especies y su conservación. Una manera de descifrarlo ha sido mediante la estimación de la conectividad migratoria, definida como la vinculación espaciotemporal de los individuos o las poblaciones entre los sitios que ocupan en los diferentes estados de su ciclo de vida. Para estimar la conectividad migratoria se han empleado diversos métodos que funcionan a diferentes escalas espaciales y temporales. Sin embargo, la mayoría de las técnicas requieren de períodos de ejecución prolongados, son costosos y generan información a una escala espacial gruesa. Para lograr abordar la conectividad migratoria a una escala más fina es necesario implementar otras tecnologías, de las cuales destaca la secuenciación de nueva generación. El objetivo de este estudio consistió en el análisis de conectividad migratoria del ave Mascarita Común (*Geothlypis trichas*) mediante la implementación de marcadores de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs). Se analizaron 96 SNPs altamente divergentes en una muestra de 209 individuos pertenecientes a 31 poblaciones invernales de Norteamérica y el Caribe. Para conocer la estructura genética de las poblaciones reproductivas se realizó un análisis de asignación genética con Structure, con el que se reconocieron dos grupos genéticamente diferenciados. Además, con un análisis de identificación de stock genético, se estimó la mezcla de individuos con diferentes orígenes reproductivos que conforman las poblaciones invernales. Los resultados muestran poblaciones invernales desde el extremo noroeste de Estados Unidos hasta el centro de Belice y señalan que el grado de conectividad migratoria depende de la escala espacial: fuerte a escala continental y mixta a escala regional. Es decir, las aves que se reproducen al oeste de Norteamérica pasan el invierno en el oeste de Estados Unidos y México, mientras que las aves que se reproducen al este de Norteamérica invernan hacia el este de Estados Unidos, México, Centroamérica y el Caribe. Por otro lado, de las 31 poblaciones invernales, 17 se componen de individuos procedentes de solo un origen reproductivo y 14 de individuos provenientes de dos a tres orígenes reproductivos. Esta investigación destaca la utilidad del enfoque genómico en el estudio de la ecología de las aves, así como la importancia de la cooperación internacional, institucional y civil para fomentar su conservación.

Palabras clave: *Geothlypis trichas*, conectividad migratoria, genómica, marcadores moleculares, SNP.

ABSTRACT

Understanding the full life-cycle of migratory birds is a challenge for the study of their ecology and their conservation. One way to unravel migration is by estimating migratory connectivity, defined as the spatial and temporal linkage of individuals or populations between the sites they occupy in the different phases of their life cycle. Plenty of tracking methods have been used to estimate migratory connectivity and each works at different spatial and temporal scales. However, most of these methods involve a large effort and expense and operate at mostly coarse spatial scales. Therefore, to address migratory connectivity at a finer scale it is necessary to implement other technologies, such as next generation sequencing. The objective of this research was to analyze the migratory connectivity of the Common Yellowthroat (*Geothlypis trichas*) by using single nucleotide polymorphism markers. I analyzed 96 highly divergent SNPs in a sample of 209 individuals belonging to 31 wintering populations from North America and the Caribbean. To know the genetic structure of the breeding populations I used a Structure analysis; it indicated two genetic clusters. Also, I ran Genetic Stock Identification analysis to estimate the mixture of individuals from different breeding origins that comprise the wintering populations. I found that the degree of migratory connectivity depended on the spatial scale: strong at the continental scale and mixed at the regional scale. Specifically, I found that birds breeding in western North America wintered in western United States and Mexico and that birds breeding in eastern North America wintered in east United States and Mexico, Central America, and the Caribbean. On the other hand, 17 wintering populations are composed of individuals from only one breeding origin and the remaining 14 wintering populations are composed of individuals from two or three breeding origins. The information generated in this research highlights the usefulness of a genomic approach in the study of the ecology of migratory birds, as well as the importance of international cooperation between institutions and civil society to promote their conservation.

Key words: *Geothlypis trichas*, migratory connectivity, genomics, molecular markers, SNP.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la distribución de las especies y los mecanismos que la conducen son uno de los temas centrales en la ecología (Krebs, 2009). Sin embargo, la distribución de algunos organismos comprende extensiones espaciales amplias que dificultan la adquisición de datos demográficos y el entendimiento de la dinámica de sus poblaciones (Marra *et al.*, 2018; Runge y Marra, 2005). La dinámica de las poblaciones puede entenderse a través de las tendencias demográficas, que son susceptibles a variar a través del ciclo de vida anual. Por ejemplo, en el caso de las aves, si las tasas de reproducción disminuyen puede deberse a las amenazas existentes en las zonas de anidación, y si se mantienen estables, pero las de mortalidad disminuyen, el problema se encontrará donde ocurra mayor pérdida de individuos, ya sea en las zonas de anidación o fuera de éstas (Newton, 2007).

Las aves migratorias ocupan diferentes hábitats a lo largo de un ciclo de vida. Se estima que anualmente se establecen alrededor de tres meses en las zonas reproductivas, seis meses en las zonas de invernación y viajan entre ambas locaciones por tres meses (Webster y Marra, 2005). La dinámica de los individuos o poblaciones respecto a los sitios que ocupan entre las temporadas reproductiva, migratoria e invernal se ha estudiado a través de la conectividad migratoria (Marra *et al.*, 2015), que se define como la vinculación espacial y temporal de las poblaciones reproductivas entre los sitios de reproducción e invernación, incluyendo las paradas de descanso que realizan durante la migración (Webster *et al.*, 2002). La cohesión de las poblaciones entre temporadas indica el grado o fuerza de la conectividad: cuando es alta o fuerte, los individuos de la misma población reproductiva tienden a congregarse en sitios de invernación o descansos específicos; y cuando es baja o débil, se disocian en diferentes regiones y se mezclan con otras poblaciones reproductivas. Lo anterior ocasiona que una localidad invernal o una parada de descanso pueda albergar individuos de diferente origen reproductivo y viceversa (Marra *et al.*, 2018; Cohen *et al.*, 2018; Webster y Marra, 2005)

La conectividad migratoria incide en la ecología y evolución de las especies, así como en las estrategias de historia de vida (Marra *et al.*, 2018). En los últimos años su estudio ha incrementado gracias al desarrollo de nuevas tecnologías que han probado que el grado de conectividad puede variar entre las especies y que algunas pueden mostrar conectividad débil

INTRODUCCIÓN

a pesar de tener poblaciones invernales diferenciadas (Ambrosini *et al.*, 2009), mientras que otras pueden presentar conectividad fuerte para una población invernal y débil para otra (Delmore *et al.*, 2012). Por otro lado, Finch *et al.* (2017) mostraron que las poblaciones reproductivas de 45 especies migratorias de los sistemas migratorios Neotropical y Afro-Paleártico tienden a dispersarse y mezclarse en las zonas de invernación, dando como resultado conectividad baja a escala continental. En contraste, algunas especies de Chipies (familia Parulidae) han mostrado conectividad fuerte a escala continental, lo que resulta en dos grandes poblaciones segregadas al este y oeste de Norteamérica (Norris *et al.*, 2006, Clegg *et al.*, 2003;). Estas grandes poblaciones pueden componerse de subpoblaciones y entre sí mostrar conectividad migratoria variable (Jones *et al.*, 2008; Boulet *et al.*, 2006;), así como un sistema migratorio paralelo (Salomonsen, 1955).

La optimización de energía en la migración resulta en el establecimiento de las aves en hábitats invernales que tengan las condiciones adecuadas para sobrevivir y se encuentren en la distancia más cercana a su origen reproductivo (Somveille *et al.*, 2015, 2016). Si en estos sitios los recursos son abundantes, entonces la cohesión de la población permitirá una conectividad migratoria fuerte. Pero, si los recursos son escasos, los destinos migratorios de una población variarán entre los individuos, ocasionando una conectividad débil (Somveille *et al.*, 2018, 2021). Sin embargo, la vista de optimización energética asume la migración como un movimiento lineal que lleva directo a las aves hacia las zonas de invernación, omitiendo la verdadera complejidad de las rutas migratorias. Lo anterior genera la posibilidad de que algunas poblaciones no se comporten según lo predicho, por lo que son necesarios los estudios que examinen varias poblaciones para probar si el mecanismo funciona para todas.

El objetivo de esta investigación fue evaluar la conectividad migratoria de las poblaciones de *Geothlypis trichas* (Familia: Parulidae) que invernan en México y el Caribe utilizando SNPs como marcadores genéticos. De acuerdo con los modelos de optimización de energía, la conectividad migratoria de *G. trichas* se ha caracterizado como fuerte (Somveille *et al.*, 2021). Asimismo, análisis moleculares de ADN mitocondrial sugieren que la especie muestra estructura genética a escala continental con linajes segregados al este y oeste de Norteamérica y al suroeste de los Estados Unidos (Bulus, 2014; Escalante *et al.*, 2009; Mila *et al.*, 2005; Lovette *et al.*, 2004). No obstante, la escala de estos estudios no permite conocer si las poblaciones invernales que presentan cohesión en las zonas de invernación se conforman de subpoblaciones, y si estas subpoblaciones presentan variación de conectividad migratoria entre sí.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 ECOLOGÍA DE LAS AVES MIGRATORIAS NEOTROPICALES

La migración de aves consiste en el movimiento regular, temporal, a gran escala y de larga distancia de las poblaciones, que ocurre dos veces al año entre las zonas reproductivas y no reproductivas (Lack 1968 en Somveille, 2016). En América, más de la mitad de las aves que anidan en el norte (aprox. 386 spp) corresponden al sistema migratorio neotropical y anualmente se desplazan latitudinalmente entre las zonas templadas y las zonas tropicales del continente (Berlanga *et al.*, 2015; US Fish and Wildlife, 2011). Por lo tanto, las especies migratorias neotropicales se determinan como aquellas que anidan en las zonas templadas de América e invernán en el neotrópico (Faaborg, *et al.*, 2010a). La historia de vida de estas especies implica adaptaciones morfológicas (Vágási *et al.*, 2016) y fisiológicas (McWilliams y Karasov, 1998) que les confieren de flexibilidad fenotípica, misma que se regula en función de las variaciones ambientales de los hábitats que ocupan durante todo el año (McWilliams y Karasov, 2014, 2001). La migración se reconoce como un mecanismo de respuesta a los cambios estacionales de las regiones templadas; estos cambios implican inviernos con días más cortos que en el verano, disminución de la temperatura ambiental y escasas de alimento disponible (Faaborg, *et al.*, 2010a; Pulido, 2007).

Existen dos eventos migratorios en el ciclo de vida anual de las aves neotropicales, el primero ocurre después de la época reproductiva y corresponde a la migración de otoño en la que los individuos se dirigen desde Estados Unidos y Canadá hacia los sitios de invernación en México, el Caribe, Centro y Sudamérica. Posterior al invierno se presenta la migración de primavera, en la que las aves regresan a las zonas reproductivas (McNamara *et al.*, 1998). Los vuelos migratorios implican un alto gasto energético (Alerstam, 2011, 1991) que se solventa con la ingesta excesiva de alimento (hiperfagia) antes de dejar las zonas reproductivas y las de invernación, respectivamente. Esto les permite adquirir las reservas de grasa necesarias que funcionan como combustible durante su viaje (Ocampo-Peñuela, 2010). No obstante, las reservas adquiridas pueden ser limitadas debido a que las aves requieren mantener una condición

CAPÍTULO I

corporal aerodinámica que permita la optimización de su vuelo, también las reservas pueden ser insuficientes debido a que la distancia recorrida entre las zonas reproductivas y de invernación puede ser muy larga (Alerstam, 1991). Asimismo, la limitación en las reservas puede deberse a la baja disponibilidad de alimento en los sitios ocupados (Alerstam, 1991). Lo anterior, incita a las aves a interrumpir el viaje migratorio, esto es, a través de paradas de descanso.

Las paradas de descanso son sumamente importantes para las especies migratorias debido a que inciden en la adecuación de los individuos. Cuando los individuos ocupan sitios de descanso que presentan condiciones óptimas para la especie incrementa probabilidad de sobrevivir y migrar satisfactoriamente (Woodrey, 2000). La calidad de los hábitats de descanso, el número de escalas y el tiempo de permanencia en los sitios depende de diversos factores como la disponibilidad de recursos, las condiciones ambientales durante el vuelo migratorio, la condición fisiológica de los organismos y la seguridad que el sitio provee en términos de mortalidad o depredación (Mehlman *et al.*, 2005). Las interacciones a escala intraespecífica e interespecífica también juegan un papel importante en la viabilidad de las paradas de descanso (Heglund y Skagen, 2005), dado a que existe competencia entre las diferentes especies migratorias que ocupan el mismo hábitat simultáneamente, así como entre las especies migratorias que llegan temporalmente y las residentes que permanecen en el mismo sitio durante todo su ciclo de vida (Newton, 2008; Moore, 2000).

1.2. LOS HÁBITATS INVERNALES

Los hábitats que ocupan las aves migratorias son variados e incluyen desde ecosistemas conservados en zonas templadas y tropicales hasta zonas urbanizadas, agrícolas y agroforestales; por su parte, los ambientes antropizados suelen beneficiar más a las especies generalistas (Albert *et al.*, 2020). La selección de los hábitats implica la combinación de procesos conductuales y ambientales (Jones, 2001), y puede influenciarse por factores como la estructura de la vegetación (Broughton *et al.*, 2012; MacArthur y MacArthur, 1961), las interacciones bióticas (MacArthur y Levins, 1964), el clima (Petit, 1989) y la capacidad de rastrear cambios estacionales en alimentos u otros recursos (Albert *et al.*, 2020). Durante el invierno las especies no se reproducen, por lo que las características del hábitat directamente relacionadas al cortejo, copulación y crianza de los polluelos no son importantes. En este contexto, la selección de hábitat invernal depende principalmente de la disponibilidad de

alimento, además de la competencia intraespecífica e interespecífica, y los riesgos de enfermedades o depredación. La variabilidad entre estos factores determina la idoneidad o calidad del hábitat invernal (Sherry y Holmes, 1996).

La calidad de los hábitats influye en la adecuación de los individuos; cuando los individuos ocupan hábitats de buena o mala calidad, la adecuación se manifiesta de dos maneras: si los individuos se encuentran en las zonas de anidación, será a través del éxito reproductivo, y si se trata de las zonas de invernación, se reflejará como alta tasa de supervivencia (Gunnarsson *et al.*, 2005). Sin embargo, la ocupación de hábitats idóneos en las áreas reproductivas y de invernación no son fenómenos aislados, sino que están vinculados entre sí (Marra *et al.*, 1998). Lo anterior se denomina efectos de acarreo y corresponde a los eventos de una temporada que afectan de manera no-letal a los individuos en la temporada subsecuente (Norris y Marra, 2007). Entre los efectos de acarreo se incluyen los procesos que gradualmente hacen que los individuos transiten de una temporada a otra en diferente condición, ejemplos de esto son el desgaste de las plumas o la pérdida de masa corporal, que afectan el desempeño individual en el periodo siguiente (Harrison *et al.*, 2011).

Los efectos de acarreo se han probado a través de las variaciones en la densidad poblacional y en la proporción de sexos de las poblaciones encontradas en los diferentes hábitats donde se establece una especie (Sherry y Holmes, 1996). Sin embargo, a nivel de individuos, los efectos de acarreo pueden variar en intensidad o ser imperceptibles. Esto debido a que dependen de las características intrínsecas de las especies, como su rango de distribución y los requerimientos de hábitat (Buchan *et al.*, 2021; McKinnon *et al.*, 2015). En algunos Parulidos se ha demostrado que la selección de hábitat de calidad puede influenciar la fenología de la migración. Por ejemplo, los machos del Pavito Migratorio (*Setophaga ruticilla*) que ocupan hábitats invernales de buena calidad pueden migrar más temprano a las zonas reproductivas que los machos que invernán en hábitats de mala calidad y al llegar más temprano a las zonas reproductivas se incrementa la probabilidad de tener mayor éxito reproductivo (Reudink *et al.*, 2009).

En contraste, algunas especies presentan efectos de acarreo que benefician a las hembras; este es el caso de las hembras jóvenes de Chipe Amarillo (*Setophaga petechia*), que al invernár en hábitats con mayor idoneidad tienen más éxito reproductivo dado a que inician la formación de nidadas más temprano y producen más polluelos (Drake *et al.*, 2013). Otras especies, como el Chipe de Pradera (*Setophaga discolor*) también muestran que la calidad del

hábitat incide en el tiempo de llegada a las zonas de anidación, aunque esto no necesariamente implica un mayor éxito reproductivo (Akresh *et al.*, 2019). Aunado a esto, la conectividad entre las zonas de invernación y reproducción repercuten en la expresión de los efectos de acarreo de la temporada subsecuente. Es decir, algunas poblaciones pueden mostrar conectividad migratoria fuerte en las zonas de invernación (sin mezcla con otras poblaciones), pero alta tasa de dispersión en las zonas de anidación (mezcla de poblaciones). En este escenario puede ocurrir que, si el hábitat donde se congregó una población invernal se pierde o baja de calidad, entonces se afecte la adecuación de los individuos que lo ocupan. Por lo tanto, si esas aves sobreviven después de la migración de primavera, tendrán dificultades para competir en las zonas de anidación contra los individuos que invernaron en áreas de mejor calidad (Norris, 2005).

1.3. CONECTIVIDAD MIGRATORIA

La vinculación espacial y temporal de los individuos o las poblaciones entre los sitios que ocupan en los diferentes estados de su ciclo de vida, que incluyen la reproducción, las paradas de descanso durante la migración y el invierno, se define como conectividad migratoria. La conectividad migratoria describe cómo se mezclan los individuos de más de dos poblaciones reproductivas durante la migración, ya sea en las paradas de descanso o en las zonas de invernación, y viceversa (Webster *et al.*, 2002). También indica hacia donde se dirigen los individuos o las poblaciones cuando se desplazan entre una región y otra durante las migraciones (Marra *et al.*, 2018). Cuando la conectividad migratoria es alta o fuerte, los organismos de una población reproductiva tienden a congregarse en sitios específicos manteniendo la misma estructura poblacional que en las zonas de anidación. En cambio, cuando la conectividad es baja o débil una población reproductiva puede dispersarse en diferentes zonas de invernación y mezclarse con otras, por lo que una localidad invernal o parada de descanso puede albergar individuos de diferente origen reproductivo (Marra *et al.*, 2018; Cohen *et al.*, 2018; Webster y Marra, 2005).

Cuando las poblaciones muestran conectividad fuerte pueden presentar diferentes patrones geográficos a escala continental, que se clasifican en los siguientes sistemas migratorios (Marra *et al.*, 2018; Witynski y Bonter, 2018; Boulet *et al.*, 2006; Salomonsen, 1955):

- **Longitudinal (*Longitudinal*):** describe las poblaciones que emigran a lo largo del mismo grado de longitud, pero que se sitúan en diferentes latitudes. Un ejemplo es la migración en cadena.
- **Paralelo (*Parallel*):** ocurre de norte a sur en dos poblaciones que se reproducen en zonas adyacentes y emigran paralelamente una de la otra, generalmente da como resultado la segregación de poblaciones reproductivas del este y el oeste.
- **Salto (*Leap-frog*):** las poblaciones reproductivas del norte invernan al sur de su distribución y las poblaciones del sur invernan en la porción norte de la distribución.
- **Cruzado (*Cross-wise*):** donde las rutas migratorias de poblaciones vecinas se cruzan entre sí, es decir, las poblaciones reproductivas del oeste invernan al extremo este y viceversa.

Las rutas migratorias (flyway o migration pathway en inglés) constituyen las regiones geográficas por donde se desplazan las aves anualmente para llegar a las zonas de invernación y regresar a las zonas de reproducción, incluyendo paradas zonas de descanso. Cada ruta puede variar a nivel interespecífico e intraespecífico en cuanto a dirección, longitud, número de paradas de descanso y duración de los descansos (Boere y Stroud, 2006; Faaborg *et al.*, 2010a). Las aves que migran en América tienden a agruparse en las rutas del Pacífico, Centro, Mississippi y Atlántico (Figura 1.1) (Waller *et al.*, 2018). Estas rutas han permitido principalmente la gestión para la conservación de aves migratorias acuáticas (Buhnerkempe *et al.*, 2016 y Boere *et al.*, 2006), aunque también se han empleado para la gestión de aves migratorias terrestres (National Audubon Society, s.f.), así como para la descripción de otros procesos ecológicos como la dispersión de enfermedades aviares (Lam *et al.*, 2012).

Para la migración de Parulidos, se han sugerido cinco rutas migratorias, que comprenden la ruta **Florida-Caribe (*Florida and West Indies*):** del este de Norteamérica hacia el Caribe, las Islas Bahamas y la Amazonía; la ruta **Transgolfo (*Trans-Gulf*):** desde la costa este de Texas y el oeste de Florida hacia Centroamérica y el norte de Sudamérica, cruzando el Golfo de México hacia la Península de Yucatán; la ruta **Circungolfo (*Circum-Gulf*):** del centro de Norteamérica pasando por Texas hacia México y el norte de Centroamérica; la ruta **Oeste (*Western*):** desde el centro-oeste de Norteamérica hacia México y el norte de Centroamérica, pasando sobre las montañas Rocallosas y una parte de la costa del Pacífico; y la ruta **Pacífico**

CAPÍTULO I

(Pacific): desde la costa del Pacífico hacia México y el norte de Centroamérica, cruzando a través de Arizona y California (La Sorte *et al.*, 2014; Boulet *et al.*, 2006; Dunn y Garrett, 1997).

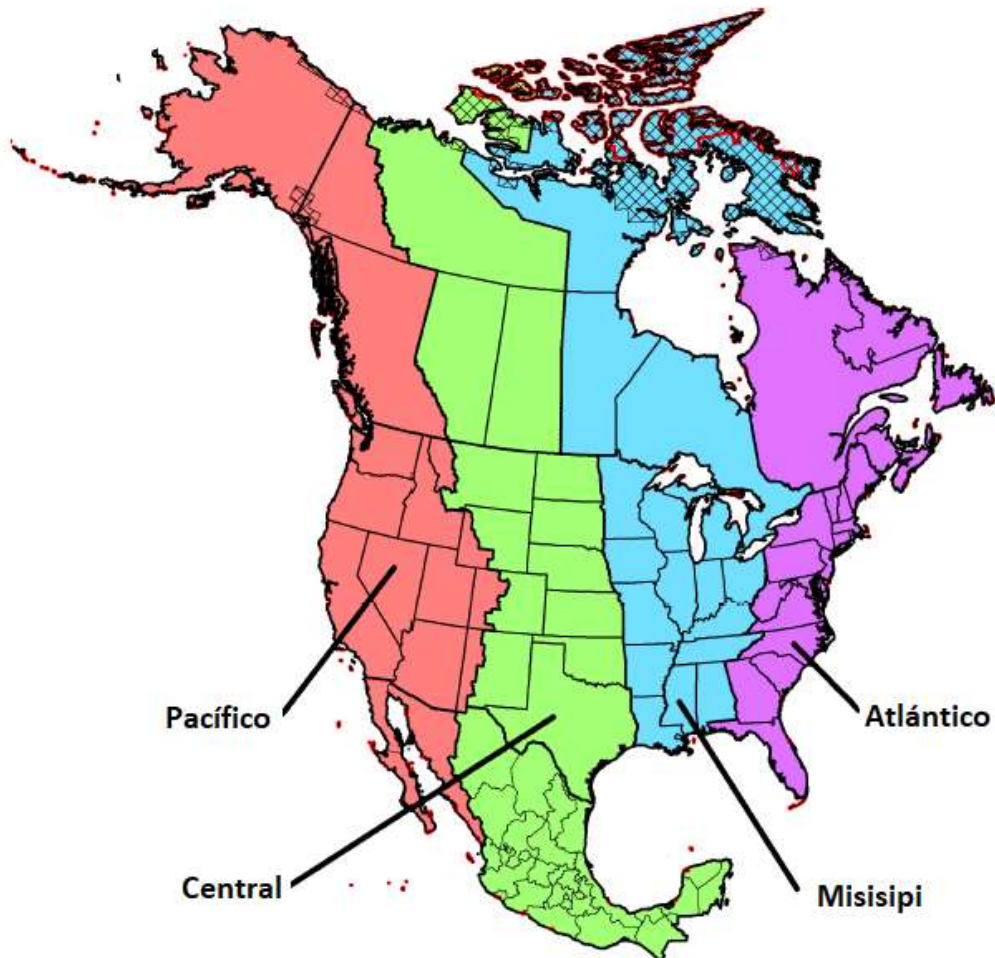


Figura 1.1 Mapa de las rutas migratorias de aves en Norteamérica.
Fuente: Waller *et al.*, 2018 (con modificaciones).

La identificación de las rutas migratorias sintetiza la complejidad de los desplazamientos intercontinentales que realizan las aves. Sin embargo, las rutas transitadas por una especie no son fijas, sino que cambian entre la migración de otoño y primavera debido a la influencia de las condiciones atmosféricas que determina la dirección del viaje (Deppe *et al.*, 2015; La Sorte *et al.*, 2014), la disponibilidad y calidad de las paradas de descanso (Smolinsky *et al.*, 2013) y los mecanismo de exploración-refinamiento de las rutas (Fayet, 2020). Lo anterior tiende a maximizar la velocidad del vuelo y reducir el gasto energético ocasionado por la migración y en algunas especies resulta en migraciones de circuito (Looped migration) (La Sorte *et al.*, 2014, 2013). Cada especie neotropical muestra diferencias en sus sistemas migratorios, y estos a su vez se ven afectados por las amenazas actuales hacia la biodiversidad. No obstante, el entendimiento de tales fenómenos ha progresado conforme se implementan nuevas herramientas tecnológicas en el estudio de ecología de las aves migratorias, tales como el uso de geolocalizadores, isótopos estables, entre otros (Faaborg *et al.*, 2010a).

1.4. ESTIMACIÓN DE LA CONECTIVIDAD MIGRATORIA

El conocimiento de los movimientos, dispersión y conectividad de las poblaciones de aves a lo largo de su ciclo de vida es imprescindible para el entendimiento de la ecología de las especies de aves migratorias (Faaborg *et al.*, 2010a). Particularmente, para la estimación de la conectividad migratoria es necesario conocer el origen de las poblaciones migratorias y el lugar hacia donde se dirigen en el invierno (Webster *et al.*, 2002), por lo que se han implementado métodos de rastreo que permiten la estimación cualitativa y cuantitativa de la conectividad migratoria en las aves. Asimismo, estas técnicas han evolucionado a la par del desarrollo de tecnologías de última generación (Mckinnon *et al.*, 2013). Los métodos para medir la conectividad migratoria se constituyen de marcadores extrínsecos que incluyen el marcaje-recaptura y el rastreo por medio de transmisores y geolocalizadores de luz; además de los marcadores intrínsecos que corresponden a los análisis de morfometría, isótopos estables y marcadores moleculares (Tabla 1) (Marra *et al.*, 2018; Rushing *et al.*, 2014; Hobson, 2007).

CAPÍTULO I

Tabla 1.1. Resumen de estudios de aves para la evaluación de conectividad migratoria. CM = Conectividad migratoria, NA = información no disponible, ? = información imprecisa

Especie	Estudio	Método de rastreo	CM continental	CM regional	Sistema migratorio
<i>Circus pygargus</i>	Trierweiler <i>et al.</i> , 2013	Transmisores satelitales	Débil	Débil	NA
<i>Hirundo rustica</i>	Ambrosini <i>et al.</i> , 2009	Marcaje-recaptura	Fuerte	NA	NA
<i>Progne subis</i>	Fraser <i>et al.</i> , 2007	Geolocalizadores de luz	NA	Débil	NA
<i>Catharus fuscescens</i>	Heckscher <i>et al.</i> , 2011	Geolocalizadores de luz	Débil	Débil	NA
	Delmore <i>et al.</i> , 2012	Geolocalizadores de luz	Fuerte	Fuerte	NA
<i>Catharus ustulatus</i>	Cormier <i>et al.</i> , 2013	Geolocalizadores de luz	Fuerte	Fuerte	NA
	Mila <i>et al.</i> , 2015	Marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	NA	NA
<i>Dumetella carolinensis</i>	Ryder <i>et al.</i> , 2011	Geolocalizadores de luz y marcaje-recaptura	Fuerte	Fuerte	NA
	Lovette <i>et al.</i> , 2004	Marcadores moleculares (mtADN)	Débil	NA	NA
<i>Vermivora ruficapilla</i>	Mila <i>et al.</i> , 2015	Marcadores moleculares (mtADN)	Débil	NA	NA
	Hobson <i>et al.</i> , 2016	Isótopos de hidrógeno	Fuerte	NA	NA
<i>Vermivora chrysoptera</i>	Larkin <i>et al.</i> , 2017	Geolocalizadores de luz	Fuerte	NA	NA
	Kramer <i>et al.</i> , 2018	Geolocalizadores de luz	NA	Fuerte	NA
<i>Vermivora cyanoptera</i>	Kramer <i>et al.</i> , 2018	Geolocalizadores de luz	NA	Débil	NA
<i>Setophaga petechia</i>	Boulet <i>et al.</i> , 2006	Geolocalizadores de luz, isótopos estables y marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	Débil	Paralelo
	Witynski <i>et al.</i> , 2018	Geolocalizadores de luz	Fuerte	NA	Cruzado
<i>Setophaga ruticilla</i>	Norris <i>et al.</i> , 2006	Isótopos estables	Fuerte	Mixta	Cadena
<i>Setophaga caerulescens</i>	Jones <i>et al.</i> , 2008	Isótopos estables	Fuerte	Mixta	Paralelo
	Lovette <i>et al.</i> , 2004	Marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	NA	NA
<i>Geothlypis trichas</i>	Somveille <i>et al.</i> , 2021	Modelos predictivos ORSIM	Fuerte	NA	NA
	Mila <i>et al.</i> , 2015	Marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	NA	NA

Tabla 1.1 (continuación). Resumen de estudios de aves para la evaluación de conectividad migratoria. CM = Conectividad migratoria, NA = información no disponible, ? = información imprecisa

Especie	Estudio	Método de rastreo	CM continental	CM regional	Sistema migratorio
<i>Cardelina pusilla</i>	Clegg <i>et al.</i> , 2003	Isótopos estables y marcadores moleculares (microsatélites)	Fuerte	NA	Salto
	Ruegg <i>et al.</i> , 2014	Marcadores moleculares (SNPs)	Fuerte	Débil	NA
	Mila <i>et al.</i> , 2015	Marcadores moleculares (mtADN)	Débil	NA	NA
<i>Protonotaria citrea</i>	Tonra <i>et al.</i> , 2019	Geolocalizadores de luz	Fuerte?	Débil	NA
<i>Seiurus aurocapilla</i>	Hallworth <i>et al.</i> , 2015	Geolocalizadores de luz, marcaje-recaptura y ciencia ciudadana	Fuerte	Débil	NA
<i>Icteria virens</i>	Lovette <i>et al.</i> , 2004	Marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	NA	NA
	Mila <i>et al.</i> , 2015	Marcadores moleculares (mtADN)	Fuerte	NA	NA
<i>Zonotrichia atricapilla</i>	Cormier <i>et al.</i> , 2016	Geolocalizadores de luz	NA	Fuerte	NA
<i>Plectrophenax nivalis</i>	Macdonald <i>et al.</i> , 2012	Geolocalizadores de luz, isótopos estables, marcaje-recaptura y ciencia ciudadana	Fuerte	NA	Paralelo
Multiespecifico	Finch <i>et al.</i> , 2017	Ciencia ciudadana	Débil	NA	NA

1.4.1. Marcaje-recaptura

El marcaje-recaptura consiste en el establecimiento sistemático de estaciones permanentes de monitoreo en las que se capturan aves a través de la operación de redes de niebla. Los individuos atrapados se marcan con anillos de numeración única y se liberan con el objetivo de capturarlos nuevamente en la misma temporada o los años subsecuentes. La manipulación de cada individuo permite la toma de datos morfométricos, así como la estimación de parámetros demográficos como la edad y el sexo (Ralph *et al.*, 1996), asimismo, constituye la principal herramienta para la toma de muestras biológicas para análisis que emplean marcadores isotópicos (Hobson *et al.*, 2014; Mazerolle *et al.*, 2005) y moleculares (Ruegg *et al.*, 2018), así como para la colocación de transmisores (Hobson *et al.*, 2014) y geo-localizadores de luz (Cormier *et al.*, 2013).

El método de marcaje-recaptura en Norteamérica se practica desde hace más de cien años (Whitney, 2021), por lo que las bases de datos de aves capturadas para con este propósito proveen información histórica de patrones migratorios, así como vasta información de demográfica y morfométrica de un gran número de especies e individuos (Ambrosini *et al.*, 2009; Thorup *et al.*, 2014). Sin embargo, la tasa de individuos recapturados es menor al 1% (Ruegg *et al.*, 2014), siendo particularmente baja para las especies de aves passerinas (Hobson, 2003; Wassenaar y Hobson, 2001), debido a que son especies pequeñas que tienden a dispersarse ampliamente y mostrar comportamiento esquivo, lo que ocasiona que esta herramienta no sea lo suficientemente útil para el entendimiento de la conectividad migratoria de sus poblaciones (Marra *et al.*, 2011; Torres-Dowdall *et al.*, 2006). Por lo anterior, algunos análisis recurren a la combinación del método de marcaje-recaptura con otros más avanzados tecnológicamente, como los geolocalizadores de luz (Ryder *et al.*, 2011), los marcadores isotópicos y los moleculares (Boulet *et al.*, 2006).

1.4.2. Geolocalizadores de luz

Los geolocalizadores de luz se tratan de dispositivos sujetos al dorso de las aves por medio de un arnés anclado a sus piernas (Figura 1.2) (Rappole y Tipton, 1991). El

mecanismo con el que operan se basa en la captación de luz del ambiente (Lisovski *et al.*, 2019) que graba los niveles de luz en periodos determinados. Lo anterior permite la estimación de la duración del día, la hora del mediodía y la medianoche, así como la hora del amanecer y el crepúsculo; con esta información es posible calcular la latitud y longitud una vez que el dispositivo se retira del cuerpo del ave (McKinnon *et al.*, 2013). La determinación de localidades se realiza a través de los métodos de umbral y de ajuste de curvas, éste último también conocido como plantilla de ajuste. El método de umbral genera una ubicación a partir de dos crepúsculos sucesivos que se estiman a través del tiempo que tarda la luz en cruzar un umbral predeterminado, que se calibra por el ángulo de elevación del sol; mientras que el método de ajuste de curvas genera la ubicación a partir de un crepúsculo (Lisovski *et al.*, 2019). El peso del dispositivo no debe superar el 3% del peso corporal del individuo (Cormier *et al.*, 2013), por lo que su uso en passerinas terrestres pequeñas se limitó hasta la creación de dispositivos en miniatura (McKinnon *et al.*, 2013).

Los primeros geolocalizadores en miniatura se colocaron en individuos de Zorzales Moteados (*Hylocichla musterila*) y Golondrinas Purpúreas (*Progne subis*) (Stutchbury *et al.*, 2009), lo que generó el auge de su uso en estudios relacionados a la historia natural de la migración, las interacciones temporales, ecología de comportamiento, la evolución de patrones migratorios y la conectividad migratoria (McKinnon y Love, 2018). Respecto a la conectividad migratoria, los geolocalizadores han permitido la identificación de zonas de invernación, rutas y paradas de descanso a nivel intraespecífico (Delmore *et al.*, 2012; Tonra *et al.*, 2019) e interespecífico (Kramer *et al.*, 2018). Sin embargo, el margen de precisión de las localidades (~200 km; Lisovski *et al.*, 2012) no brinda información específica sobre los hábitats que ocupan las aves (Imlay *et al.*, 2018), lo que puede ocasionar que una aparente población mezclada a escala gruesa (p. ej. Finch *et al.* 2017; Kramer *et al.*, 2018), sea una población segregada a escala más fina (Valdez-Juárez *et al.*, 2018). Asimismo, la captación de información a partir de la luz solar genera incertidumbre en la precisión de los datos durante los períodos cercanos a los equinoccios, lo que puede implicar un error en el rastreo debido a que durante los equinoccios los días son más largos de lo habitual (Lisovski *et al.*, 2019), del mismo modo, la dependencia de los geolocalizadores hacia la captación de rayos solares hace difícil precisar información de especies que habitan en el suelo o se internan en el

sotobosque. Otras limitaciones de su uso radican en el efecto de los geolocalizadores en la supervivencia de las aves que lo portan y el costo elevado de los dispositivos, que puede limitar su adquisición (Ryder, Fox, Peter, *et al.*, 2011).

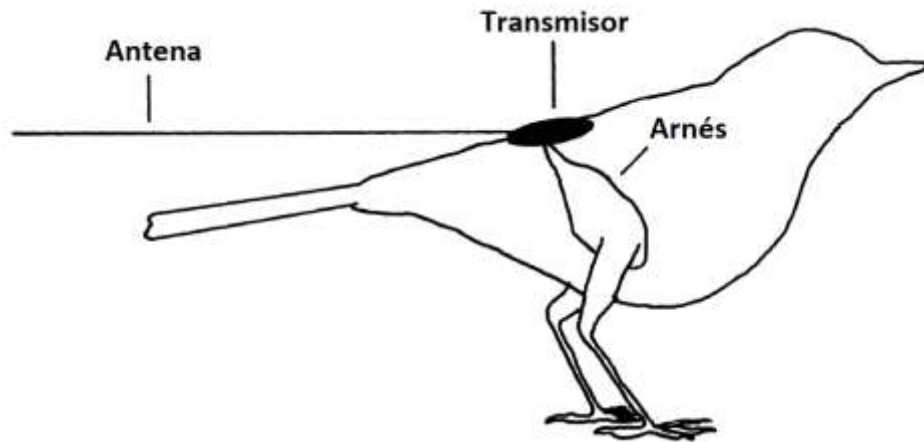


Figura 1.2. Vista lateral de la colocación de geolocalizador de luz en un ave. Fuente: Rappole y Tripton, 1991 (con modificaciones).

1.4.3. Telemetría

La telemetría se basa en el uso de transmisores satelitales que se adhieren al cuerpo de las aves y proveen información de los sitios por los que se desplazan los individuos (Marra *et al.*, 2011). Los dispositivos se sujetan al ave con pegamento, suturas, implantes quirúrgicos, arneses o bandas sostenidas en alguna parte del cuerpo (cuello, ala, piernas o dorso), posteriormente se rastrean de manera manual o automática (Warnock y Takekawa, 2003). Cuando se realiza manualmente se debe avistar el ave portadora del transmisor para obtener las coordenadas donde se localiza, esto puede ser a pie cargando la antena en mano (<2km), en vehículo (2-5 km), por medio de torres (5-10 km) o en avionetas. Cuando se realiza automáticamente, la localización se obtiene a través de antenas receptoras que captan la señal que emite el transmisor (Crewe *et al.*, 2019). Al igual que los geolocalizadores de luz, su desarrollo se ha centrado en la minimización de

los dispositivos, así como en la optimización de fuentes de energía que incrementen el período de funcionamiento (p.ej. paneles solares). Lo anterior ha permitido que su uso se extienda a aves pequeñas, como los polluelos de las aves acuáticas (Warnock y Takekawa, 2003), especies de passerinas (Cooper y Marra, 2020) o colibríes (Zenzal *et al.*, 2014). La precisión de los transmisores satelitales oscila entre los 100 y 200 m, y puede disminuir hasta los 10 y 20 m cuando son de tipo GPS (de Vries, 2014), por lo que brindan información de los movimientos de las aves a una escala espacial y temporal más fina.

La precisión de los transmisores satelitales ha permitido el rastreo de movimientos locales de dispersión, ámbito hogareño y localización de los hábitats (Sokolov, 2011), los tiempos de migración relacionados con el uso del hábitat invernal (Deppe *et al.*, 2015), la duración y dirección de las paradas de descanso (Cabrera-Cruz *et al.*, 2020), así como el desplazamiento dentro de las zonas de anidación (Cooper y Marra, 2020), entre otros. Una ventaja de los transmisores satelitales es que no es necesario recapturar al individuo para extraer la información del dispositivo, ya que los datos se colectan por medio de una estación que recibe las señales emitidas por el transmisor (Smolinsky *et al.*, 2013). Sin embargo, su colocación puede traer consecuencias para algunas especies en términos de comportamiento y eficiencia de vuelo (Zenzal *et al.*, 2014; de Vries, 2014); asimismo, su costo puede resultar elevado y el ensamblaje inadecuado en los individuos puede ocasionar la pérdida del dispositivo (Marra *et al.*, 2011; Shaffer *et al.*, 2005). Además de los transmisores satelitales y los geolocalizadores de luz, existen otros dispositivos de rastreo remoto para las aves (p. ej. dispositivos PPT, VHF y GPS), cuya aplicación en los estudios depende de las escalas espaciales y temporales que se deseen estudiar (Robinson *et al.*, 2010).

1.4.4. Marcadores isotópicos

Los isótopos se definen como las formas no radioactivas de un elemento con propiedades químicas semejantes que, a su vez, muestra variaciones en su masa atómica debido a diferencias entre el número de neutrones (Marra *et al.*, 2018). La técnica de rastreo a través de marcadores isotópicos se basa en las firmas isotópicas impregnadas en los tejidos de los organismos (Hobson, 1999). Las firmas isotópicas proveen información de la

red trófica en turno a la que pertenece un individuo en un determinado lugar y pueden variar entre hábitats debido a los procesos bioquímicos propios de cada lugar. Pasan a las aves a través de la alimentación y se mantienen en los tejidos, por lo que cuando las aves se desplazan hacia hábitats con diferente firma isotópica pueden mantener la información de la red trófica del sitio anterior (Hobson, 2003). La permanencia de la firma isotópica en el tejido depende de las tasas metabólicas del organismo o el desprendimiento del tejido del cuerpo del ave (Hobson, 2007). Tejidos como el hígado y la sangre, proveen información isotópica del sitio donde se consumió el alimento solo por algunos días; mientras que los músculos y las células sanguíneas retienen la información por algunos meses (Torres-Dowdall *et al.*, 2006). Los tejidos queratinizados como las plumas, garras o escamas se mantienen metabólicamente inertes después de que los elementos son sintetizados, por lo que retienen información del sitio donde el tejido se sintetizó hasta el tiempo de su reemplazo o muda (Hobson, 2003).

La selección de los tejidos para los estudios basados en firmas isotópicas depende de los objetivos que se persiguen. Particularmente, para el caso de los análisis de conectividad entre las zonas de invernación y reproducción los de mayor utilidad son las plumas (Torres-Dowdall *et al.*, 2006), sin embargo, es importante conocer la historia natural de la especie (Lott *et al.*, 2003) y los ciclos de muda del plumaje (Hobson *et al.*, 2014; Marra *et al.*, 2018). Asimismo, los elementos que brindan más información sobre la conectividad migratoria son el carbono, nitrógeno, azufre e hidrógeno, siendo el último de mayor importancia debido al marcado cambio en su abundancia respecto a la latitud (Marra *et al.*, 2018). Para la determinación de la conectividad a través de los isótopos se compara la firma isotópica de las plumas con la firma isotópica de los posibles lugares de origen para asignar latitudes de reproducción (Hobson *et al.*, 2014; Wassenaar y Hobson, 2001). Para conocer las firmas isotópicas del sitio de origen se emplean mapas de variación isotópica o se obtiene mediciones directas de las aves de interés en el sitio donde los tejidos están metabólicamente activos (Torres-Dowdall *et al.*, 2006). Algunos estudios basados en análisis isotópicos han revelado, además de la conectividad migratoria de algunas especies, la calidad de hábitats reproductivo (Paxton y Moore, 2015) y la variación de uso de hábitat dentro de un mismo sitio de invernación (Valdez-Juárez *et al.*, 2018).

1.4.5. Marcadores moleculares

Las diferencias genéticas entre individuos o especies se representan a través de marcadores genéticos, los cuales funcionan como señales o marcas que indican genes de interés (Gill-Langarica y Mayek-Pérez, 2008). Existen tres tipos de marcadores genéticos (Khlestkina, 2014):

- Marcadores morfológicos o clásicos: son visibles dado a que los genes presentan alelos con diferencias a nivel fenotípico
- Marcadores bioquímicos o de proteína: cuyos genes tienen alelos que presentan diferencias en los productos proteicos.
- Marcadores moleculares o de ADN: corresponden a genes o regiones no codificantes del genoma que revelan sitios de variación del ADN.

Las variaciones en las secuencias de ADN reveladas por los marcadores moleculares generalmente son neutras, por lo cual no se expresan en el fenotipo (Jones *et al.*, 1997), aunque también pueden ser adaptativas. Estas variaciones son diferencias en el ADN denominadas polimorfismos y se detectan a través de métodos como la hibridación con secuencias conocidas de ácidos nucleicos, la secuenciación de nucleótidos, la comparación de longitudes de fragmentos producidos por reacciones en cadena de polimerasa (PCR) y el tratamiento del ADN con endonucleasas de restricción (Khlestkina, 2014). Los tipos de marcadores moleculares que existen son variados y útiles para abordar la conectividad migratoria (Wink, 2006). La manera en que se ha estimado es a través de la identificación de la variación genética entre las poblaciones de aves, que deriva en pruebas de asignación que determinan la población reproductiva de origen de los individuos capturados durante la migración o en las zonas de invernación (Webster *et al.*, 2002; Waser y Strobeck, 1998;). Es decir, si se encuentran ciertos alelos o haplotipos en la población reproductiva A y no en la población reproductiva B, entonces el descubrimiento de esos marcadores de la población reproductiva A en un sitio particular de la población invernacional indicará cierto grado de conectividad entre esa población invernacional y la población reproductiva A (Marra *et al.*, 2011).

Entre los marcadores moleculares más útiles para el estudio de la migración de aves se encuentra el ADN mitocondrial (mtADN), los microsatélites (STR), la amplificación aleatoria de ADN polimórfico (RAPD), los polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (AFLP) y los polimorfismos de nucleótido simple (SNP) (Webster *et al.*, 2002). No obstante, los marcadores que se han utilizado con mayor frecuencia en los últimos años por su alta cobertura del genoma son los polimorfismos de nucleótido simple. Estos consisten en el cambio de solo una base nitrogenada (A, T, C, G) en una secuencia de ADN (Figura 1.3), con la posibilidad de presentar usualmente uno de dos nucleótidos en un locus específico de la secuencia debido a mutaciones por transición, transversión, inserción o deleción, siendo más común la transición.

La detección de SNPs se basa en la hibridación de los fragmentos detectados de ADN con matrices de sondas de ADN de alta densidad (SNP chips), los resultados de la hibridación dan el nombre al alelo del SNP (Al-Samarai y Al-Kazaz, 2015; Vignal *et al.*, 2002). Además de la hibridación, la mayoría de las técnicas disponibles para el genotipado de SNP consta de dos pasos: el primero es la generación de la reacción molecular para productos de alelos específicos, mientras que el segundo es la separación y detección de los productos específicos de alelos para su identificación (Vignal *et al.*, 2002). Otras técnicas de detección de SNPs corresponde a la genotipación por secuenciación (GBS) y RadSeq, basados en enzimas de restricción.

Los SNPs pueden aplicarse a gran variedad de estudios debido a que se distribuyen en todo el genoma (Garvin, 2010). Se han empleado en la descripción de diferenciación genética, estructura poblacional, origen y evolución de algunas especies. Debido a que se tratan de marcadores bialélicos, la información que proveen es baja comparada con la información obtenida de otros marcadores (p.ej. microsatélites), esto ocasiona que se requiera la secuenciación de genomas completos y un alto número de marcadores (Al-Samarai y Al-Kazaz, 2015; FAO, 2010). Otro factor importante para considerar es que los SNPs, al igual que los marcadores de otro tipo, son difíciles de aplicar en ciertas investigaciones por las limitaciones que representan las instalaciones e insumos necesarios para su procesamiento, lo cual significa costos elevados para su uso (Coiffat *et al.*, 2009). Sin embargo, la implementación de tecnologías de secuenciación de nueva

generación (Next Generation Sequencing - NGS) puede producir mega o giga-bases de información secuenciada en pocos días (Garvin *et al.*, 2010).

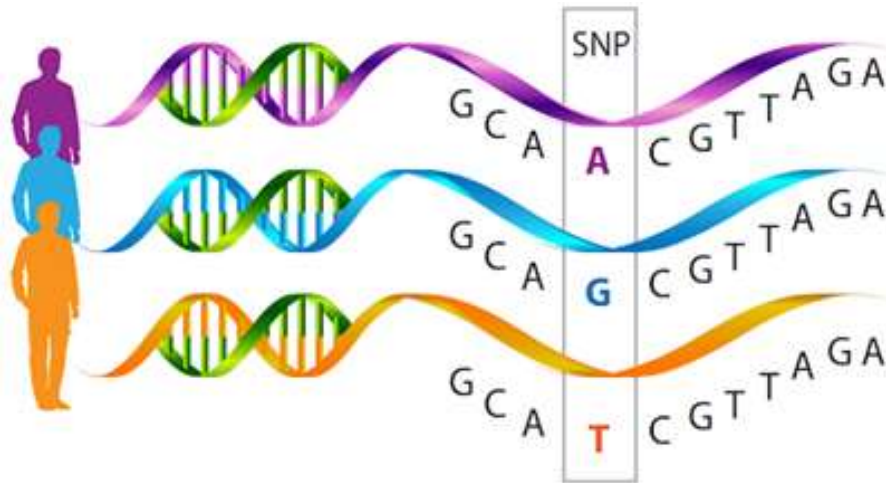


Figura 1.3. Polimorfismo de nucleótido simple (SNP). Lo señalado dentro del rectángulo gris representa un polimorfismo. Cada letra dentro del rectángulo corresponde a un cambio en una base nitrogenada (A = Adenina, G = Guanina, C= Citosina, T = Timina) en el genoma de tres individuos distintos. Fuente: Creative Biolabs, 2022.

Para el descubrimiento de SNPs se requiere el genotipado particular de las especies que fungen como modelo del estudio, lo cual puede limitar su aplicación en ciertas investigaciones (Wink, 2006). Sin embargo, la automatización de los procesos para el análisis de estos marcadores ha permitido que se incremente su utilización (FAO, 2010), con lo cual se han llenado vacíos de información en organismos de importancia ecológica y económica (Kraus *et al.*, 2011). Por ejemplo, en aves, en los últimos años ha sido posible descifrar las adaptaciones locales climáticas del Chipe Amarillo (Bay *et al.*, 2018), se ha identificado la asociación gen-ambiente, y a su vez, la vulnerabilidad climática del Mosquero Saucero (Ruegg *et al.*, 2018), se ha analizado la estructura poblacional del Águila Real (Doyle *et al.*, 2016) y se ha descrito la conectividad migratoria de especies como el Chipe de Wilson (Ruegg *et al.*, 2014), el Colimbo Común (Larison *et al.*, 2021) y el Zorzal Ermitaño (Alvarado *et al.*, 2014). En algunos casos, la información obtenida de las especies y sus poblaciones se sintetiza en mapas genómicos, también llamados

genoscapes, que funcionan como una herramienta visual para implementarse en prácticas de manejo, mitigación y conservación de las especies (Ruegg *et al.*, 2020). Los genoscapes permiten visualizar los rangos de distribución de las poblaciones genéticamente diferenciadas de una especie, tanto en las zonas reproductivas como en las invernales. Con ello es posible identificar con mayor precisión las amenazas locales y globales que ponen en riesgo una o varias poblaciones (Bird Genoscape Project, 2022a).

1.5. GENÉTICA Y GENÓMICA DE LA CONSERVACIÓN

La biología de la conservación constituye una ciencia aplicada que se enfoca en la resolución de problemas de conservación e involucra la biología de las especies, comunidades y ecosistemas perturbados de manera directa o indirecta por acciones humanas (Soulé, 1985). Esta ciencia se ha centrado en la preservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos a través de la conjugación de métodos y teorías de diferentes disciplinas (Shafer *et al.*, 2015). Una de estas disciplinas es la genética de la conservación que, a su vez, emplea conocimientos de biología evolutiva, filogenética, genética de poblaciones y biología molecular para entender mejor la respuesta de las especies antes las acciones que amenazan su persistencia (Russello *et al.*, 2020).

Frankham (2010) define la genética de la conservación como una ciencia aplicada que involucra a la genética evolutiva y molecular para la conservación de la biodiversidad, cuyo paradigma se centra en la vulnerabilidad de las poblaciones pequeñas y aisladas. El riesgo de las poblaciones con estas características recae en la dinámica de la variación genética, que puede ser dominada por la deriva génica y la endogamia. Las principales consecuencias de ambos fenómenos sobre las poblaciones son la depresión endogámica a causa de homocigosidad y el incremento de alelos deletéreos, la pérdida de potencial adaptativo de una población por la disminución de variantes genéticas, y el origen de poblaciones genéticamente divergentes a causa de la acción independiente de la deriva génica en cada población (Ouborg *et al.*, 2010). No obstante, los problemas de conservación biológica abordados en el marco genético no solo se limitan a los descritos anteriormente, sino que también incluyen según Frankham (2003 y 1995):

- Resolución de incertidumbres taxonómicas
- Fragmentación de las poblaciones y la reducción de flujo génico
- Adaptación al cautiverio y sus implicaciones en el éxito de reintroducción
- Definición de unidades de manejo entre especies
- Uso de métodos moleculares para análisis forenses
- Uso de métodos moleculares para la descripción de la biología de las especies

La capacidad de abordar los problemas de conservación a través del enfoque genético fue impulsada con el desarrollo de la tecnología de la PCR (Ouborg *et al.*, 2010) y el uso de múltiples marcadores moleculares que van desde las aloenzimas a docenas de microsatélites (Shafer *et al.*, 2015), y más recientemente a miles de marcadores de última generación, como los SNPs (Vignal *et al.*, 2002). Las aloenzimas y los microsatélites tienden a asumirse como selectivamente neutros cuando son empleados en modelos teóricos (Primmer, 2009) y con ellos se ha mejorado el entendimiento en procesos asociados a la fragmentación de los hábitats y las poblaciones pequeñas (Ouborg *et al.*, 2010). Entre los avances atribuidos a la genética de la conservación se ha encontrado: 1) los efectos de las poblaciones pequeñas en la distribución y extensión de la variación genética neutral. Es decir, poblaciones pequeñas generalmente pueden fungir como predictor de bajos niveles de variación alélica e incremento de homocigosidad; 2) el diseño de métodos eficientes para inferir sobre demografía, flujo génico, tamaño poblacional efectivo, estructura de meta-poblaciones y filogeografía a través de la interpretación de patrones de marcadores neutrales; 3) el rol de la depresión endogámica en procesos de biología evolutiva y extinción (Ouborg *et al.*, 2010; Frankham, 1995;).

Los avances en las herramientas genéticas han traído consigo tecnologías de secuenciación de alto rendimiento que derivan en la obtención de genomas completos. La secuenciación de genomas ha dado paso a la transición hacia la genómica de la conservación. Esta disciplina emergente ha permitido la estimación de parámetros como la diversidad genética, introgresión y flujo genético con mayor precisión (Frankham, 2010). El término “genómica” alude a los datos y análisis posteriores generados por la tecnología

de secuenciación de nueva generación (NGS), los cuales incluyen genomas completos o enfoques específicos de secuenciación como secuenciación de exomas, genotipificación por secuenciación (GBS) o RAD-seq, y secuenciación de transcriptomas. El uso de estas herramientas para la conservación de la biodiversidad, así como para el manejo de especies y poblaciones es lo que se define como genómica de la conservación (Shafer *et al.*, 2015; McMahon *et al.*, 2014;).

Uno de los principales aportes de la genómica es el incremento en el número de marcadores genéticos variables, que usualmente son SNPs (Russello *et al.*, 2020). También, la genómica posibilita el estudio de efectos multi-locus en individuos o poblaciones, y permite identificar loci sujetos a selección natural (adaptativos) o involucrados en la especiación (Frankham, 2010). Lo anterior representa una oportunidad para resolver los mecanismos detrás de procesos como la depresión endogámica y la adaptación a condiciones locales (Ouborg *et al.*, 2010). Con ello es posible estimar la viabilidad genética de las especies para sobrevivir a los efectos de los cambios ambientales globales (Ruegg *et al.*, 2018; McMahon *et al.*, 2014). Por lo tanto, mientras que el enfoque genético se basa en el uso de marcadores neutrales, el enfoque genómico adopta en mayor medida el uso de marcadores adaptativos y los combina con neutrales para conocer la respuesta de los loci directamente involucrados con los cambios en el ambiente (Primmer, 2009).

La conservación de la biodiversidad a través del enfoque genético y genómico ha tenido grandes avances en las últimas décadas (Ouborg *et al.*, 2010). Entre estos avances destacan la aplicación práctica de principios genéticos para el manejo de poblaciones de especies en cautiverio (Della, 2008), el manejo de poblaciones silvestres en peligro de extinción (Solórzano *et al.*, 2009 y 2004; Ford *et al.*, 2004) y el manejo de especies de importancia económica (Shaklee *et al.*, 1999). Particularmente para las aves, por medio de estos enfoques se ha logrado identificar la estructura poblacional y los orígenes reproductivos de diversas especies. Además de los destinos migratorios que ocupa cada origen reproductivo en las zonas de invernación (Larison *et al.*, 2021; Ruegg *et al.*, 2020, 2014; Contina *et al.*, 2019). También se ha descubierto la asociación entre la variabilidad genética de las poblaciones y la vulnerabilidad que cada una presenta ante los cambios ambientales actuales y futuros (Bay *et al.*, 2018; Ruegg *et al.*, 2019). Ha sido posible

analizar los efectos de los escapes de las especies en cautiverio sobre las poblaciones silvestres de aves (Ng *et al.*, 2017), y se ha realizado el análisis de historias evolutivas de las especies (Klicka *et al.*, 2016), entre otros.

Los principios genéticos aunados a la generación de genomas de diversas especies no-modelo (Primmer, 2009) y las tecnologías genómicas, proveen un vasto repertorio de recursos para contribuir a la resolución de problemas para la conservación. Entre las aproximaciones para la resolución de problemas genéticos con enfoque genómico, se encuentran: la predicción de efectos dañinos e intensidad de la depresión endogámica, la predicción de la viabilidad de las poblaciones, así como de la habilidad de las poblaciones para adaptarse al cambio climático y las amenazas antropogénicas, entre otros (Allendorf *et al.*, 2010.). La permeabilidad de esta información hacia los manejadores y tomadores de decisiones relativas a la preservación y manejo de la biodiversidad serán la clave para cumplir los objetivos de la genética y genómica de la conservación (Nardelli y Túnez, 2017; Frankham, 2010).

1.6. EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LAS AVES MIGRATORIAS

El cambio climático global afecta de manera diferente a las especies en función de sus características fisiológicas, ecológicas y biogeográficas. En el caso de las aves migratorias, las amenazas a las que se enfrentan varían según el sitio donde se establezcan en las zonas reproductivas, invernales y en las paradas intermedias. Estas amenazas pueden resultar en la reducción de los hábitats que suelen ocupar o bien, en la conversión de los mismos hábitats a otros que no sean óptimos para sobrevivir (Şekercioğlu *et al.*, 2012). Además, es posible que se presenten cambios en procesos importantes como la fenología de la migración, los tiempos y desempeño de la anidación, así como en los tamaños y distribución de las poblaciones. Ante la identificación de tales amenazas, es imprescindible la exploración de los factores que puedan promover o impedir la adaptación de las especies ante el cambio climático (Crick, 2004).

Una manera de estimar la susceptibilidad de la biodiversidad ante los efectos negativos del cambio climático es a través de la evaluación de vulnerabilidad (*Climate Change Vulnerability Assessments – CCVAs*), que se basa en la sensibilidad, capacidad

adaptativa y exposición de los taxones ante el fenómeno (Foden *et al.*, 2019). Para algunas especies de aves tropicales en Sudamérica, particularmente en Brasil, se identificaron la especialización de los hábitats, la abundancia de las poblaciones y el estatus migratorio como los rasgos de sensibilidad que más influyeron en la vulnerabilidad (Borjes *et al.*, 2019). Estos resultados coinciden con la estimación para ciertas especies en riesgo de Norteamérica, específicamente de California, cuyo análisis mostró que además del estatus migratorio y del hábitat, otros factores que influyen en la sensibilidad de los taxones son las tolerancias fisiológicas y la capacidad de dispersión (Gardali *et al.*, 2012).

La evaluación de vulnerabilidad de la región alta del Medio Oeste y los Grandes Lagos de Norteamérica, sugiere que para generar evaluaciones más precisas y robustas a nivel específico es importante considerar la conectividad migratoria y rasgos del ciclo de vida de las aves. Entre estos rasgos se encuentran estrategias de migración, fidelidad de sitio, especialización alimenticia y especialización de hábitat, y deben incluirse entre los parámetros que definen la capacidad adaptativa de las especies ante el cambio climático (Culp *et al.*, 2017). Asimismo, se ha identificado que la falta de examinación de factores críticos del hábitat incide en la precisión con la que se evalúan los impactos del cambio climático, dado a que su omisión en los modelos predictivos puede subestimar la respuesta de las especies ante la modificación de los regímenes naturales (Rempel y Hornseth, 2017).

1.7. ESPECIE MODELO: *Geothlypis trichas*

La especie que fungirá como sistema de estudio para esta investigación es el ave *Geothlypis trichas*, llamada comúnmente Mascarita Común o Common Yellowthroat (Figura 2.1). *Geothlypis trichas* es un ave neotropical que cuenta con poblaciones residentes en Norteamérica (Roy *et al.*, 2013) y migratorias que invernan al sureste de los Estados Unidos, México y Centroamérica (Dooley, 2008). Habita mayormente en zonas húmedas y suele ser escurridiza entre la vegetación arbustiva. Es una especie de tamaño pequeño con una longitud que oscila entre los 11.5 a 13.5 cm (Howell y Webb, 1995) y masa corporal entre los 7.3 y 13.6 g (Loiselle, 2001). Las variaciones en su morfología se deben a la variación geográfica, la edad y el sexo (Pyle, 1997), este último debido a que

además presenta dimorfismo sexual (Dunn *et al.*, 2010). El rango de distribución de *G. trichas* se califica como extremadamente amplio y, a pesar de que las tendencias poblacionales indican una disminución, no se espera que alcance los criterios de vulnerabilidad por tamaño poblacional en la próxima década. Por lo tanto, esta especie se clasifica en la categoría de preocupación menor en la Lista Roja de la IUCN (BirdLife International, 2022).



Figura 2.1. Ejemplar de *Geothlypis trichas*. Individuo macho capturado en la localidad de Sijil Noh Jah, Quintana, Roo en febrero de 2020. Fotografía: Ingrid Tello-López.

1.7.1. Variación Geográfica

Geothlypis trichas es una especie común ampliamente distribuida en Norteamérica (Sibley, 2014; Dunn y Alderfer, 2011; Howell y Webb, 1995). Muestra variación geográfica moderada-alta y clinal donde los rangos de distribución de las subespecies convergen, además presenta alta variación individual (Behle, 1950; Pyle, 1997). Tales variaciones pueden expresarse en su comportamiento, coloración del plumaje, morfología, conducta migratoria (Behle, 1950), ornamentos (Dunn *et al.*, 2007, 2010) y su canto (Bolus, 2014). Esta especie, junto con *Setophaga petechia*, es una de las que presenta mayor complejidad en cuanto a su variación geográfica (Dunn y Garrett, 1997), ya que se han descrito 26 subespecies (Escalante *et al.*, 2009), de las cuales se reconocen 13, que a su vez, se dividen en grupos de subespecies (Clements *et al.*, 2021).

Los grupos de subespecies (grupos) son unidades taxonómicas por debajo del nivel de especie que siguen límites subespecíficos (eBird, 2021c), se conforman de una o varias subespecies similares que pueden distinguirse de otros grupos por características morfológicas y afinidades biogeográficas (Howell y Webb, 1995), así como por diferencias genéticas (Lovette *et al.*, 2004). Las subespecies reconocidas en la antigüedad (Blake *et al.*, 1968) se han mantenido hasta la actualidad, sin embargo los grupos y su nomenclatura han variado a través del tiempo de acuerdo con los criterios de determinación de diferentes autores (Tabla 2.1).

Howell y Webb (1995) describen cuatro grupos de subespecies: Trichas, conformado de la subespecie *G.t. occidentalis*, así como de individuos migratorios con origen reproductivo en Norteamérica; Modesta, con distribución en el noroeste de México; Melanops, encontrado al centro de México; y Chapalensis, asociado a la cuenca del Lago de Chapala, en Jalisco. A excepción de Trichas, esta clasificación no puntualiza las subespecies que conforman cada grupo, además de las que le dan su respectivo nombre a cada uno. La clasificación de Pyle (1997) describe tres grupos, que son Costa del Pacífico (*arizela*), Oeste (*occidentalis*) y Este (*trichas*). Entre estos grupos se consideran 11 subespecies con origen reproductivo en Canadá-Estados Unidos y se señala la existencia de 3 subespecies más nativas a México, aunque estas no se toman en cuenta entre los grupos mencionados.

Tabla 2.1. Clasificaciones propuestas de las subespecies, grupos y linajes del complejo *Geothlypis trichas*. Los linajes en los que no se reconocen subespecies se señalan con un asterisco (*). Las subespecies consideradas en dos grupos simultáneamente se indican con dos asteriscos (**). Gr. = Grupo, L. = Linaje, G.t. = *Geothlypis trichas*.

Clasificación	Grupo (Gr.) Linaje (L.)	Subespecies													
		G.t. arizela	G.t. sinuosa	G.t. modesta	G.t. yuconicola	G.t. campicola	G.t. occidentalis	G.t. scirpicola	G.t. chryseola	G.t. melanops	G.t. trichas	G.t. typhicola	G.t. ignota	G.t. insperata	G.t. chapalensis
Lowery Jr. y Monrow Jr., 1968	Sin grupos/linajes	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Howell y Webb, 1995	Gr. Modesta			x											
	Gr. Melanops								x						
	Gr. Trichas						x			x					
	Gr. Chapalensis														x
Pyle (1997)	Gr. Costa Pacífico	x	x												
	Gr. Oeste/Occidentalis				x	x	x	x	x						
	Gr. Este/Trichas									x	x	x	x		
Lovette <i>et al.</i> , 2004*	L. Oeste														
	L. Este														
	L. Nevada														
Escalante <i>et al.</i> , 2009*	L. Oeste														
	L. Este														
	L. Suroeste														
Bolus <i>et al.</i> , 2014	Gr. Oeste	x	x			x**									
	Gr. Este					x**	x	x							
	Gr. Suroeste								x						
Cluements <i>et al.</i> , 2021	Gr. Arizela	x	x	x											
	Gr. Melanops					x	x	x	x	x					
	Gr. Trichas										x	x	x	x	
	Gr. Chapalensis														x

La implementación de marcadores moleculares ha permitido la diferenciación genética de los grupos que conforman el complejo *G. trichas* a escala continental. En 2004, Lovette y colaboradores identificaron el origen reproductivo de algunas poblaciones de la especie con el uso de ADN mitocondrial, con ello se definieron tres haplotipos que resultaron en los linajes Este, Oeste y Nevada, el último también llamado Suroeste. Este hallazgo se confirmó posteriormente con los aportes de Escalante (2009), que además demostró que los linajes de *G. trichas* muestran más similitud genética con otras especies del género *Geothlypis* que entre sí: el linaje Oeste se relaciona más con *G. beldingi*, especie encontrada en Baja California; el linaje Este muestra más parentesco con *G. nelsoni* y *G. flavoveola*, especies residentes en Centroamérica; mientras que el linaje Suroeste muestra más relación con el linaje Este de la misma especie. De acuerdo con Kelly y Hutto (2005) los límites geográficos entre los linajes Este y Oeste para la mayoría de Chipes migratorios de Norteamérica corresponde a los 100° de longitud en la región más sureña y las Montañas Rocallosas en la zona más norteña. Partiendo de lo anterior, Bolus (2014) estableció el límite superior de la subespecie *G. t. chryseola* como la división geográfica para el linaje Suroeste (Figura 2.2A) y con ello, probó la variación geográfica de los linajes de *G. trichas* a través de las propiedades en sus cantos de nueve subespecies (Figura 2.2B), con lo cual confirmó nuevamente la variación entre los grupos Este, Oeste y Suroeste.

La identificación de relaciones genéticas entre las especies y subespecies, aunado a los datos de ciencia ciudadana permiten el desarrollo de clasificaciones taxonómicas más precisas. Actualmente, una de las clasificaciones con mayor aceptación en Norteamérica es la propuesta por Clements (2007), actualizada por el Laboratorio de Ornitología de Cornell anualmente (eBird, 2021b). Debido a que comprende la lista de especies más actualizada para todos los taxones de aves en el mundo, con la descripción de 10,824 especies, constituye el listado taxonómico base para el registro de observaciones en bases de datos mundiales como eBird (eBird, 2021a). Para el caso particular de *G. trichas*, la actualización del listado de especies de Clements *et al.*, (2021) reconoce 13 subespecies. Estas subespecies se reparten entre cuatro grupos que son: *arizela*, *melanops*, *trichas* y *chapelensis* (Tabla 2.2).

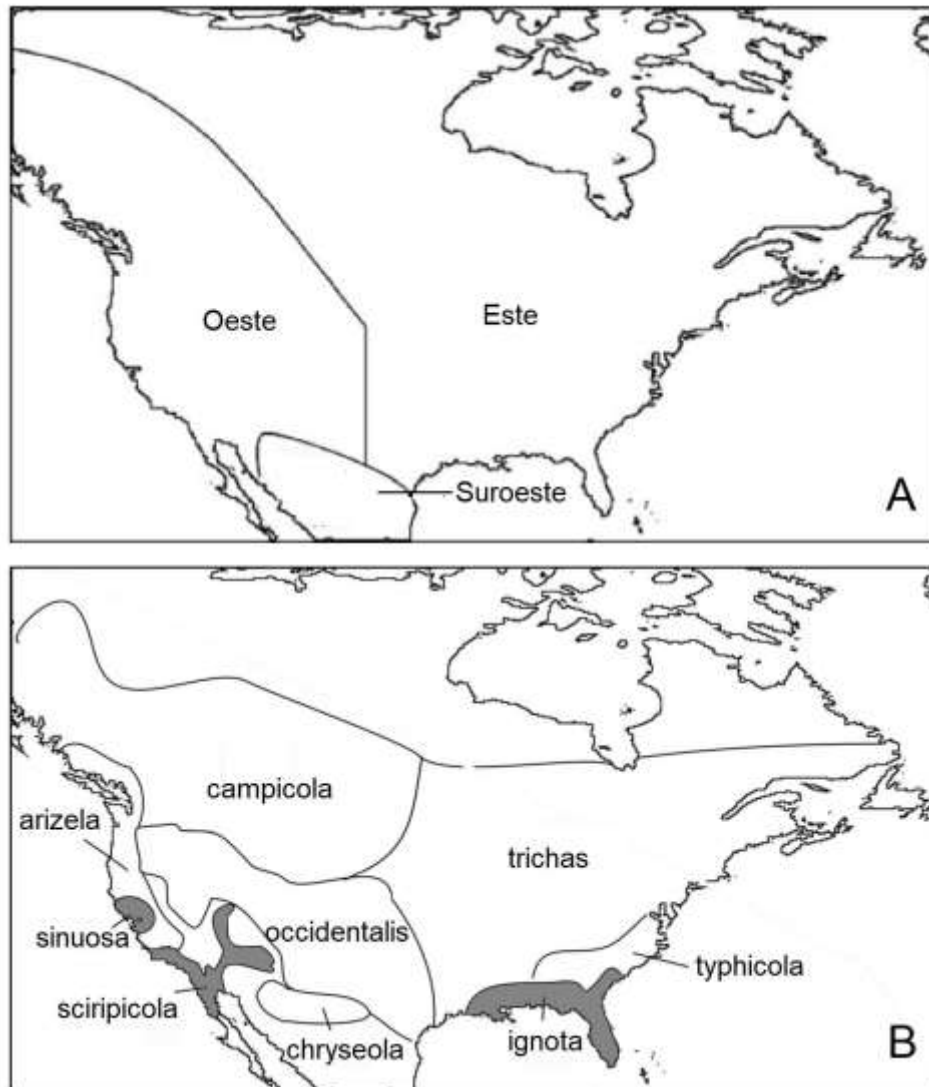


Figura 2.2. Distribución de linajes y subespecies del complejo *Geothlypis trichas*. (A) Límites geográficos de los linajes Este, Oeste y Suroeste. La división entre el este y oeste se define al norte con las Montañas Rocallosas y al sur con la línea de longitud 100°. El límite suroeste corresponde a la zona más norteña de la distribución de *G.t. chryseola*. (B) Mapa de los límites de distribución aproximados de nueve subespecies de *G. trichas* que se encuentran en Norteamérica. Las subespecies sedentarias se muestran sombreadas de color gris. Fuente: Bolus, 2014 (con modificaciones).

Tabla 2.2. Distribución de las subespecies del complejo *Geothlypis trichas*. La distribución descrita sigue lo propuesto por Clements (2007) con las actualizaciones taxonómicas del Laboratorio de Ornitología de Cornell (eBird, 2021b). Las especificaciones de residencia corresponden a (1) Bolus, 2014 y (2) Pyle, 1997. EEUU = Estados Unidos, MX = México, (?) = información insuficiente para determinar desplazamientos migratorios.

Grupo	Subespecie	Residencia	Distribución
Arizela	<i>G.t. arizela</i>	Migratoria	Extremo sureste de Alaska a sur-centro de California. Inverna al sur de Baja California y norte de Sonora.
	<i>G.t. sinuosa</i>	Residente EEUU (1)	Pantanos de agua salada de San Francisco a San Diego.
	<i>G.t. modesta</i>	Residente MX	Oeste de México. Desde oeste-centro de Sonora al sur de Colima.
Melanops	<i>G.t. campicola</i>	Migratoria	Yukon, oeste de Canadá y sur-este de Alaska a noroeste de Estados Unidos. Inverna al norte de México.
	<i>G.t. occidentalis</i>	Migratoria	Norte de Oregon a Nuevo México y Noroeste de Texas. Inverna hasta Honduras.
	<i>G.t. scirpicola</i>	Residente EEUU-MX (1, 2)	Sur de California a Nevada, suroeste de Utah, norte de Baja California y extremo noroeste de Sonora.
	<i>G.t. chryseola</i>	Residente (?)	Sureste de Arizona a sur de Nuevo México, oeste de Texas y noroeste de México.
	<i>G.t. melanops</i>	Residente MX	Centro de México. Zacatecas y norte de Jalisco a Oaxaca y Veracruz.
Trichas	<i>G.t. trichas</i>	Migratoria	Sureste de Canadá y este-centro de Estados Unidos. Inverna en el Caribe y norte de Sudamérica.
	<i>G.t. typhicola</i>	Migratoria	Este de Estados Unidos. Inverna al sureste de México, en Veracruz.
	<i>G.t. ignota</i>	Residente EEUU (1,2)	Costa sureste de Carolina del Sur a Sur de Florida, sur de Misisipi y sureste de Luisiana.
	<i>G.t. insperata</i>	Residente EEUU (2)	Sur de Texas. Valle de Río Grande debajo de Brownsville.
Chapalensis	<i>G.t. chapalensis</i>	Residente MX	Noroeste de México. Región del Lago de Chapala en Jalisco.

1.7.2. Variación Morfológica

Las características morfológicas de las subespecies que componen cada uno de los grupos de *G. trichas* permiten diferenciarlos entre sí. Un caracter importante es el brillo del plumaje, que se define por la intensidad de color de la línea postfrontal que bordea el parche facial negro en los machos (Figura 2.3A). La línea postfrontal puede teñirse de color opaco a color brillante con una escala de color que va de gris a blanco hasta completamente amarillo; una línea más brillante es una línea más amarilla y se correlaciona con plumaje más brillante en el resto del cuerpo (Escalante *et al.*, 2009). De acuerdo con Pyle (1997), los grupos se distinguen entre sí de la siguiente manera: el grupo Costa del Pacífico presenta individuos de tamaño pequeño, con plumaje moderadamente obscuro y opaco; el grupo Oeste muestra individuos grandes, moderadamente pálidos y brillantes; y el grupo Este tiene individuos de caracteres intermedios en tamaño y plumaje, patrón que también confirma Escalante (2009) al señalar la existencia de poblaciones con plumaje brillante y opaco en la misma región. Asimismo, las diferencias corporales también son relativas a la edad y sexo de los individuos (Howell y Webb, 1995; Pyle, 1997; Sibley, 2014; Van Perlo, 2006).

Los machos adultos de *G. trichas* (Figura 2.3A) se identifican por el parche negro que cubre su rostro desde la frente hasta las aurículas, lo que le da el nombre de “Mascarita”, este parche se delinea de la parte superior por un borde blancuzco. Su pico es negro ocasionalmente teñido de color carne en la base y sus piernas son claras de color carne a café. Las plumas de la corona, dorso y rabadilla son de color oliva, mientras que las de la garganta y el pecho son amarillo brillante tornándose amarillo pálido en el vientre, los flancos son de color café. Las hembras adultas (Figura 2.3C) no desarrollan máscara negra en el rostro y su aspecto es más desteñido que el de los machos. Presentan cabeza, dorso y rabadilla color verduzco a oliva con un anillo ocular pálido que ocasionalmente se acompaña de una línea superciliar. La garganta y el pecho son amarillos y se pigmentan de blancuzco hacia el vientre. Los *G. trichas* inmaduros, que son los individuos en su primer ciclo de vida antes de la primera copula, son parecidos a las a las hembras adultas. Cuando son hembras inmaduras (Figura 2.3D) lucen más pálidas que las adultas y cuando son machos inmaduros (Figura 2.3B) presentan algunas motas negras en el área de la máscara (Howell y Webb, 1995). Los juveniles, que pertenecen a las aves en sus primeros meses de vida (después de dejar el nido hasta antes de la

transición a plumaje inmaduro), son individuos descoloridos en los que aún no se distingue dicromismo sexual. La cabeza, el dorso y rabadilla son de color café a oliva con dos barras alares de color canela pálido; la garganta, el pecho y el vientre es de color limón oscuro a ante.

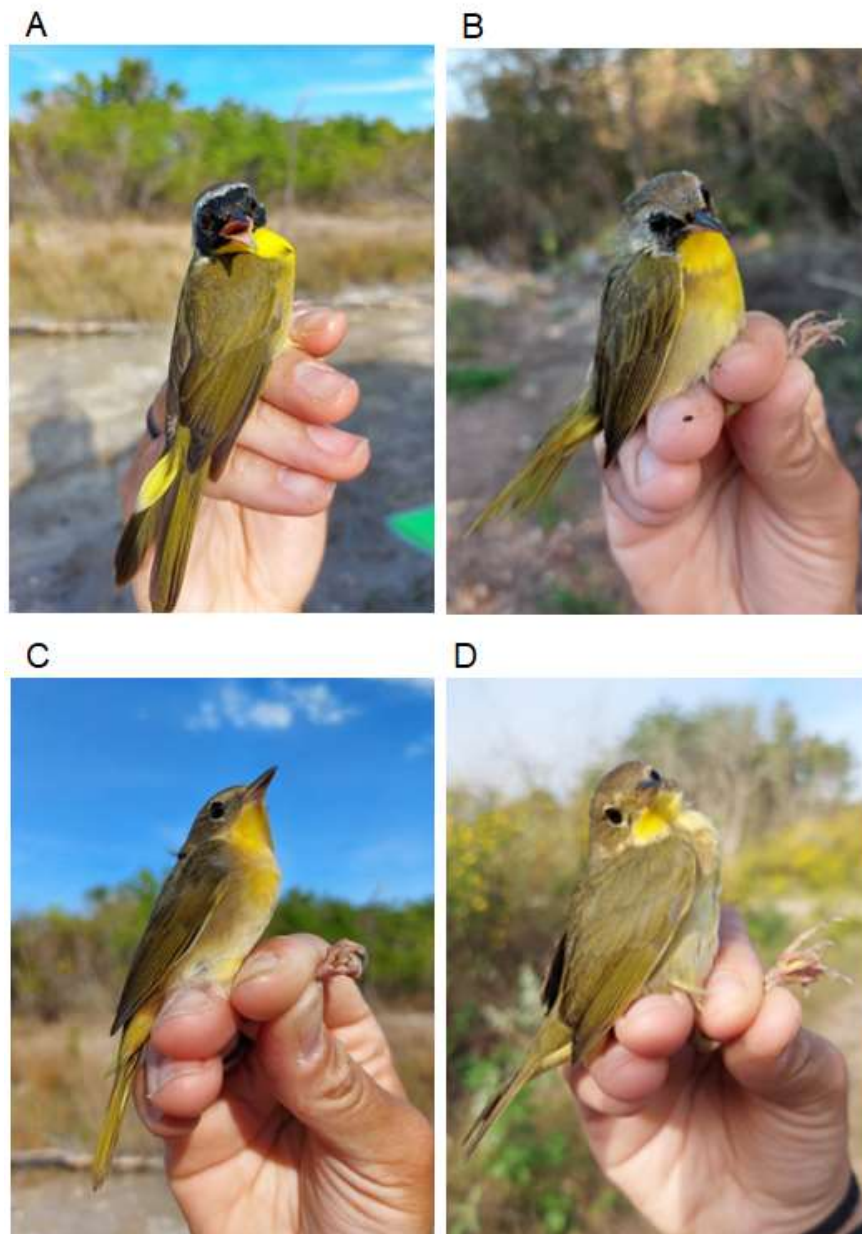


Figura 2.3. Variaciones morfológicas de *Geothlypis trichas*. (A) Macho adulto, (B) Macho joven, (C) Hembra adulta (D) Inmaduro de sexo indeterminado que representa la apariencia de una hembra joven. Fotografías: Ingrid Tello-López.

1.7.3. Hábitat

Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2500 metros de elevación en vegetación contigua a cuerpos de agua dulce o salobre (Howell y Webb, 1995; Van Perlo, 2006) y en zonas urbanas (Dooley, 2008). Usualmente se asocia a sitios con presencia de sauces y typhas (Kelly y Wood, 1996). Aunque puede ocupar territorios que varían en cuanto a la cobertura del dosel, prefiere hábitats con dosel abierto y sotobosque arbustivo denso de baja altura. Suele volar en los estratos bajos entre pastos inundados, hierbas y arbustos debido a que se alimenta y anida cerca del suelo (Bolus, 2014; Dunn y Alderfer, 2011; Sibley, 2014). Se estima que el ámbito hogareño de *G. trichas* oscila entre 0.1 y 2.9 hectáreas y se ha documentado comportamiento altamente territorial en los hábitat que ocupa, incluso durante el invierno (Miller *et al.*, 2011), época en la cual su hábitat también se asocia a humedales y ciénagas (Howell y Webb, 1995).

En las zonas de invernación es considerada una especie moderadamente generalista que puede ocupar zonas de transición bosque–humedales, bosque de galería, sabanas de pino, matorrales (Piakowski *et al.*, 2005) y bosques de vegetación secundaria (Howell y Webb, 1995). También habita en agroecosistemas con sistemas de riego, donde se benefician por la apertura de canales de agua que albergan plantas acuáticas como lirios y tules (Leal, 2013), así como en cultivos como el de caña de azúcar y sus bordes (Miller *et al.*, 2011). La selección de hábitat puede estar sujeta a las preferencias de cada sexo. En un estudio de segregación de hábitat en la Península de Yucatán, se demostró que las hembras tienden a elegir pastizales y campos abiertos, mientras que los machos ocupan matorrales maduros y son más comunes en las sabanas (López-Ornat y Greenberg, 1990).

1.7.4. Reproducción

Después de la migración de primavera, los machos ocupan primero los territorios en las zonas de reproducción. Cuando las hembras llegan seleccionan a un macho basándose en la calidad del territorio que defiende y los rasgos sexuales que presenta. Los principales rasgos de selección son los cantos y los ornamentos, como las plumas negras de la máscara y las plumas amarillas de su barba (Dooley, 2008). La preferencia de las hembras por un ornamento en particular varía entre poblaciones. Algunas prefieren máscaras negras más grandes, barbas más largas o brillosas. Asimismo, las máscaras negras se asocian a la competencia entre machos, puesto que esta característica define al macho dominante (máscara más grande = mayor dominancia) (Dunn *et al.*, 2010, 2008). Son principalmente monógamos durante toda la temporada de apareamiento, sin embargo, pueden ocurrir copulaciones extra-pair (Dooley, 2008). Elaboran nidos en forma de copa con pastos y hojas finas a nivel bajo sobre aglomeraciones de pastos o juncos. Pone de 2 a 5 huevos de color blancuzco manchados con tonalidades marrón, gris y negro (Howell y Webb, 1995)

1.7.5. Alimentación

Son aves insectívoras. Forrajean entre hojas de arbustos, pastos, malezas y árboles (Dooley, 2008) en alturas que van de <1m hasta los 3m. Se alimentan de una gran variedad de insectos acuáticos emergentes, así como de larvas o adultos de artrópodos terrestres, incluyendo aquellos de los órdenes *Arachnida*, *Ephemeroptera*, *Odonata*, *Hemiptera*, *Diptera*, *Lepidoptera*, entre otros (Gray, 1993; Kelly y Wood, 1996). Ocasionalmente, también pueden alimentarse de semillas (Loiselle, 2001). Para el consumo de alimento implementan diferentes maniobras de forrajeo (Tabla 2.3.), aunque la más común es el gleaning. Las maniobras de forrajeo y el uso del hábitat para alimentarse puede variar entre sexos. Por ejemplo, en zonas reproductivas se ha documentado que los machos tienden a forrajear a mayor altura que las hembras a través de maniobras en el aire, mientras que las hembras se mantienen a menor altura forrajeando en gleaning (Kelly y Wood, 1996).

Tabla 2.3. Maniobras de forrajeo de *Geothlypis trichas*. Documentadas por Kelly y Wood (1996) con las descripciones de Remsen *et al.* (1990).

Maniobra de forrajeo	Descripción
Gleaning	Recoge comida de un sustrato cercano, incluido el suelo, que puede ser alcanzado sin extender completamente las piernas o el cuello. No involucra movimientos acrobáticos.
Sally-strike	La maniobra sally consiste en el ataque a presas aéreas o sustratos estacionarios con un movimiento fluido. Para sally-strike el ave se sienta y espera en una percha a la presa. Cuando la presa se aproxima, el ave sale de la percha y ataca a la presa. Finalmente regresa a la misma percha
Sally-hover	Similar a Sally-strike pero diferente al finalizar la maniobra. Después de realizar el movimiento sally, el ave permanece en el sustrato donde atacó a la presa.
Flutter-chase o flushed prey	Levanta o desaloja presas de un sustrato. Las aves acechan a las presas después de haberlas atacado hasta que las capturan.

JUSTIFICACIÓN

En las últimas cuatro décadas la abundancia de aves en Norteamérica ha mostrado una reducción del 29%, es decir, 2.9 billones de individuos (Rosenberg *et al.*, 2019). En consecuencia, se ha identificado gran afectación en poblaciones invernales de aves migratorias y en algunos grupos específicos. Uno de estos grupos es la familia *Parulidae*, que se posiciona como el segundo con mayor declive poblacional (Rosenberg *et al.*, 2019). La disminución de las aves, así como la pérdida de la biodiversidad en general, se atribuyen a las acciones humanas sobre el medio ambiente (Slingenberg *et al.*, 2009). Dado a que en los últimos 150 años ha ocurrido la mayor pérdida de biodiversidad en el planeta (Monroy-Vilchis, 2005), es importante investigar especies focales en temporadas anuales específicas (p. ej. temporada de invernación o reproducción), para así contribuir al mejor entendimiento de los ciclos de vida anuales (Loss *et al.*, 2015).

Las aves son organismos relativamente pequeños que se desplazan a través de grandes áreas, lo que ocasiona que sea un gran reto rastrearlas a través de los hábitats que ocupan durante las diferentes fases de su ciclo de vida anual (reproducción, crecimiento, muda de plumaje, migración e invernación) (Marra *et al.*, 2011). Actualmente, se conocen los rangos de distribución generales de las especies, pero la localización puntual de las zonas de reproducción o invernación de las poblaciones sigue siendo desconocida para la mayoría de los taxones (Marra *et al.*, 2011). No obstante, existe evidencia de que los eventos fuera de las zonas reproductivas tienen efectos demográficos que inciden en el declive de las poblaciones (Rockwell *et al.*, 2016), y de que las migraciones de larga distancia en primavera y verano representan un alto riesgo de mortalidad para las especies (Klassen *et al.*, 2014). Estos hechos puntualizan la necesidad de considerar la vinculación de poblaciones reproductivas, migratorias e invernales para lograr la conservación efectiva de las aves. Una manera de abordarlo es a través de la estimación de la conectividad migratoria (Marra *et al.*, 2011).

La evaluación de la conectividad migratoria se ha alcanzado mediante diversos enfoques (ver sección 1.4). Métodos como el de marcaje-recaptura han resultado muy informativos, pero ineficientes por las bajas tasas de recaptura. Otros como el rastreo con GPS, son

económicamente inviables y los dispositivos son difíciles de recuperar una vez que se colocan en los individuos (Ryder *et al.*, 2011). En los últimos años la conectividad migratoria se ha estimado desde el enfoque genético y genómico, que consiste en el uso de marcadores moleculares para identificar los genotipos de las poblaciones reproductivas y después asignarlos a los individuos que componen las poblaciones invernales (Milá *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005). La precisión de las asignaciones recae en el nivel de diferenciación genética entre las poblaciones reproductivas y requiere el conocimiento de la estructura genética de las especies, así como de su distribución en el espacio. Gracias al auge de la secuenciación de nueva generación es posible contar con marcadores de alta resolución que facilitan la diferenciación genética de las poblaciones, aun cuando esta diferenciación es débil (Veen, 2013).

En términos de conservación, distinguir la estructura poblacional de las especies a una escala fina dentro de sus rangos de distribución, constituye una herramienta muy útil para la detección de poblaciones vulnerables a un declive poblacional. Por ejemplo, es posible identificar si una población es pequeña o si se distribuye ampliamente, así como las amenazas locales que pueden conducir a la pérdida de una población determinada (Ruegg *et al.* 2014). Por otro lado, el grado de conectividad migratoria entre las poblaciones también puede fungir como un indicador de vulnerabilidad. Los individuos de una población con un alto grado de conectividad tienden a congregarse en un área de invernación en particular; consecuentemente, las perturbaciones en esa área pueden comprometer la sobrevivencia de la población que la ocupa (Kramer, 2018; Larkin *et al.*, 2017; Hobson *et al.*, 2016; Jones *et al.*, 2008). No obstante, los patrones de conectividad migratoria pueden variar ampliamente entre especies, por lo que es importante generar información de taxones específicos (Culp *et al.*, 2017).

Este estudio pretende abonar al entendimiento del sistema migratorio Neotropical, a partir del análisis de la conectividad migratoria del ave *Geothlypis trichas* (Familia: *Parulidae*). Con la implementación de marcadores SNPs, se busca identificar la composición de las poblaciones invernales a una escala más fina que la descrita en estudios previos. Para ello se emplearán las poblaciones reproductivas de las especie definidas previamente (Ruegg *et al.*, 2020). Es decir, las poblaciones reproductivas se usarán como referencia para determinar los orígenes reproductivos de las poblaciones invernales y con ello, se

determinará si las poblaciones reproductivas se mezclan durante el invierno (conectividad débil) o no (conectividad fuerte). De esta manera se probará si el grado de conectividad fuerte definido por modelos de optimización de energía (Somveille *et al.*, 2021) se mantiene entre las poblaciones que conforman todo el rango de distribución de *Geothlypis trichas*. También se confirmará si las grandes poblaciones definidas por los haplotipos Este y Oeste (Escalante *et al.*, 2009; Lovette *et al.*, 2010) se conforman de subpoblaciones y si éstas subpoblaciones muestran grados de conectividad migratoria variables.

Geothlypis trichas constituye un modelo de estudio ideal para esta investigación debido a que permitirá conocer mejor uno de los grupos de aves más amenazado por influencia de las acciones antropogénicas (Rosenberg *et al.*, 2019). A pesar de que corresponde a una especie con amplio rango de distribución (Sibley, 2014), que no se cataloga como amenazada (BirdLife International, 2022), su persistencia puede verse afectada debido a la asociación que presenta a los hábitats de humedales. Los humedales son biomas altamente susceptibles a los efectos del cambio climático global (Hughes, 2004; Rush *et al.*, 2009), que ocasiona cambios importantes en la estructura y funcionamiento del ecosistema, así como en la composición de las comunidades bióticas (Gardali *et al.*, 2012; Hughes, 2004). Dado a que las aves migratorias pasan la mayor parte del año en las zonas de invernación (Studds *et al.*, 2021), los resultados de este estudio serán relevantes para su consideración dentro de los programas locales y nacionales enfocados al manejo y preservación de las especies fuera de las zonas reproductivas. Asimismo, será un aporte a la creciente área de investigación enfocada a la detección de zonas específicas de invernación de aves (Faaborg *et al.*, 2010b).

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Es fuerte a escala continental la conectividad migratoria de *Geothlypis trichas*?

Se espera que a escala continental se identifiquen las poblaciones Este y Oeste, y que la segregación de estas dos poblaciones se mantenga en las zonas de invernación, lo que dará como resultado conectividad migratoria fuerte.

¿Es baja a escala regional la conectividad migratoria de *Geothlypis trichas*?

Se espera que las poblaciones continentales del Este y el Oeste se compongan de varias subpoblaciones diferenciadas genéticamente y que ocurra mezcla de estas subpoblaciones en las zonas de invernación, dando como resultado conectividad débil.

OBJETIVO

Analizar la conectividad migratoria de la especie de ave neotropical *Geothlypis trichas* mediante la implementación de herramientas genómicas de última generación.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar la conectividad migratoria de *Geothlypis trichas* a través de la identificación de los orígenes reproductivos de las poblaciones invernales.
2. Estimar la segregación o mezcla de las poblaciones con diferente origen reproductivo que *Geothlypis trichas* presenta en las zonas de invernación.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El material genético de *Geothlypis trichas* es procedente de muestras biológicas colectadas en diferentes sitios de Estados Unidos, México y Belice, Puerto Rico y Jamaica (Tabla 2.4). Particularmente, en México, las muestras de los estados de Tabasco, Quintana Roo y Yucatán, se colectaron por la autora mediante la implementación de métodos de captura específicos (ver sección 2.3.1). El resto de las muestras corresponden a donaciones de material biológico por parte de instituciones, colaboradores y anilladores de Norteamérica y el Caribe hacia el proyecto Bird Genoscape (Bird Genoscape Project, 2022b) (Figura 2.4).

Las muestras del estado de Tabasco se obtuvieron de la estación DACB, perteneciente al programa de Monitoreo de Supervivencia Invernal (MoSI) (The Institute for Bird Populations, 2022), instalada en la División de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, que se localiza a los 8 msnm en las coordenadas 17.992° (latitud) y -92.976° (longitud) (Figura 2.4). La estación se encuentra en la periferia de la ciudad de Villahermosa en una zona de popal perturbado, principalmente por la implementación de infraestructura contra inundaciones. El sitio se compone de manchones de acahual, matorrales dispersos, pastizales con árboles aislados y una población pequeña de Palo de Tinto (*Haematoxylum campechianum*). El sitio se inunda parcialmente (10-15 cm) durante el temporal de lluvias y eventos de Norte, entre los meses de septiembre a marzo.

A diferencia de Tabasco, las muestras provenientes de los estados de Yucatán y Quintana Roo no pertenecen a una sola estación, sino que se colectaron en varias estaciones de captura que se establecieron para encontrar especies de interés. Estas estaciones se denominaron de *Redeo Objetivo (REO)* y se localizaron en sitios con características del hábitat afines a las especies prioritarias del proyecto Bird Genoscape

CAPÍTULO II

(Bird Genoscape Project, 2022c), en las que se incluye a *Geothlypis trichas*. La selección de sitios potenciales para la operación de estaciones REO se realizó a través la consulta de observaciones de las especies en el portal eBird, posteriormente se realizó una verificación de los sitios en campo y se eligieron aquellos cercanos a cuerpo de agua.

Entre los tipos de vegetación donde se establecieron las estaciones REO se encuentran selva baja caducifolia, selva baja espinosa, ciénaga, duna costera, borde de selva mediana, acahual, matorral y pastizal. Dentro de los diferentes hábitats se eligieron sitios con estructura vertical de la vegetación menor a 5 m de altura, con presencia de arbustos bajos y densos. En total se obtuvieron muestras de cuatro sitios (entre un total de siete sitios potenciales), que corresponde a Reserva de la Biosfera Ría Celestún y Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, en Yucatán; además de la Reserva Natural Estatal Xcacel-Xcacelito y Lagunas Ocom, en Quintana Roo (Figura 2.4).

Tabla 2.4. Número de muestras biológicas de *Geothlypis trichas* colectadas por población.
 PE = Parque ecológico, RB = Reserva de la biosfera, RNE = Reserva natural estatal.

País y Estado	Población	Latitud	Longitud	N° de muestras	Tipo de colecta
Estados Unidos					
Alabama	Phoenix	32.371	-85.042	14	Donación
Arizona	Cíbola	33.366	-114.679	4	Donación
California	Arcata	40.860	-124.080	1	Donación
California	Blythe	33.650	-114.720	2	Donación
California	Los Ángeles	34.049	-118.812	25	Donación
California	Marin	38.048	-122.870	1	Donación
Carolina del Norte	Hoke	35.108	-79.347	4	Donación
Florida	Daytona Beach	29.223	-81.060	4	Donación
Florida	Corkscrew	26.441	-81.523	3	Donación
Montana	Columbia Falls	48.020	-113.790	1	Donación
Nueva Jersey	Harmony	40.757	-75.126	2	Donación
Oregon	Blachly	44.203	-123.569	3	Donación
Texas	Dallas	33.152	-96.600	1	Donación
Washington	Pierce	47.056	-122.488	1	Donación
México					
Baja California Sur	Playa Buenos Aires	23.050	-109.700	6	Donación
Baja California Sur	Santiago	23.480	-109.710	1	Donación
Ciudad de México	PE Experimental	19.317	-99.173	2	Donación
Morelos	Tlaquiltenango	18.476	-98.982	3	Donación
Oaxaca	El Tequío	17.000	-96.720	7	Donación
Quintana Roo	Lagunas Ocom	19.476	-88.054	9	Protocolo REO
Quintana Roo	RNE Xcacel	20.337	-87.349	2	Protocolo REO
Tamaulipas	San Leonardo	24.267	-98.836	3	Donación
Veracruz	RNE Arroyo Moreno	19.111	-96.117	3	Donación
Veracruz	Actopan	19.567	-96.383	1	Donación
Villahermosa	Teapa	17.701	-92.950	8	Donación
Villahermosa	DACB - UJAT	17.992	-92.976	33	Protocolo MoSI
Yucatán	RB Ría Lagartos	21.500	-87.667	18	Protocolo REO
Yucatán	RB Ría Celestún	20.849	-90.394	4	Protocolo REO
Belice					
San Ignacio	San Ignacio	17.154	-89.079	8	Donación
Jamaica					
Windsor	Windsor	18.356	-77.647	33	Donación
Puerto Rico					
Isabela	Jobos	18.490	-67.060	2	Donación

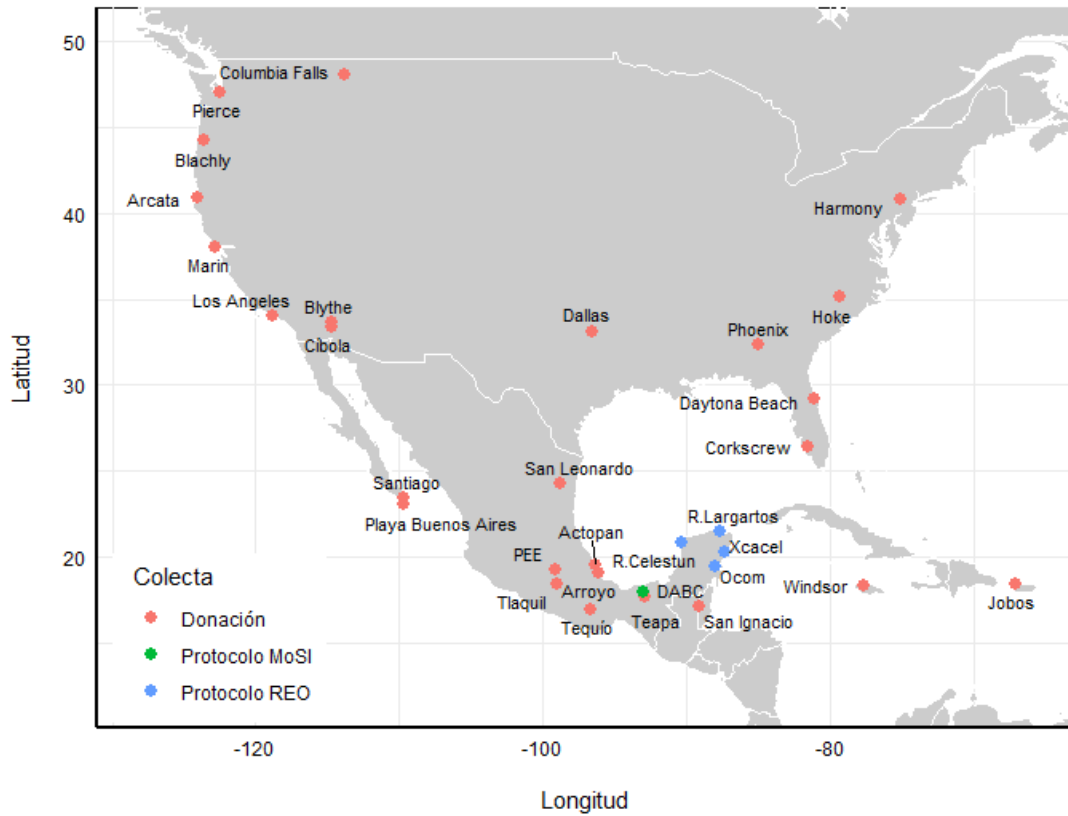


Figura 2.4. Localización de sitios de colecta para la obtención de muestras biológicas de *Geothlypis trichas*. Los puntos en color naranja señalan los sitios en donde se obtuvieron las muestras donadas por colaboradores hacia el proyecto Bird Genoscape, el punto de color verde corresponde a la estación de colecta que operó bajo el protocolo de Monitoreo de Supervivencia Invernal (MoSI), los puntos de color azul son las estaciones de colecta que operaron bajo el protocolo de Redeo de Especies Objetivo (REO). PEE = Parque Ecológico Experimental, Tlaquil = Tlaquiltenango, Tequío = El Tequío, Arroyo = Reserva Natural Estatal Arroyo Moreno, DACB = DACB-UJAT, R. Lagartos = Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, R. Celestún = Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Xcachel = Reserva Natural Estatal Xcachel, Ocom = Lagunas Ocom.

2.3. MÉTODOS

2.3.1. Recolección de muestras biológicas

Las muestras de ADN se obtuvieron de sangre y plumas de individuos de *Geothlypis trichas* colectados durante temporadas invernales ocurridas entre los meses de septiembre a mayo, de los años 1996 a 2020. Las muestras corresponden a donaciones de material biológico para el proyecto Bird Genoscape (Bird Genoscape Project, 2022b) y se proporcionaron por diversas instituciones, colaboradores y anilladores de Norteamérica. Los ejemplares de los que se extrajeron las muestras donadas forman parte de museos y colecciones biológicas; asimismo, corresponden a ejemplares capturados en campo mediante colectas científicas para proyectos de conservación, así como en estaciones de monitoreo de migración y estaciones de MoSI. Las muestras de Tabasco, Yucatán y Quintana Roo en los inviernos de 2019 y 2020 se colectaron por la autora.

Las muestras procedentes de Tabasco en los inviernos de 2019 y 2020 se obtuvieron mediante la operación de la estación permanente DACB – UJAT, bajo el protocolo de estaciones MoSI (The Institute for Bird Populations, 2022). Se emplearon doce redes de niebla, con luz de malla de 32 mm y dimensiones de 12 m de largo por 3 m de alto. Las redes se ubicaron en zonas donde se detectó más tránsito de aves migratorias y se operaron desde el mes de noviembre hasta el mes de marzo del año consecutivo. Las actividades de colecta en la estación MoSI se ejecutaron desde el amanecer hasta las cuatro horas posteriores, en este período se obtuvieron las capturas resultantes del desplazamiento natural de las aves en el sitio. Es decir, no se implementaron mecanismos para atraer individuos (p. ej. colocación de señuelos o reproducción de sonidos de aves).

Para la colecta de las muestras procedentes de Yucatán y Quintana Roo, en el invierno de 2020, se empleó el protocolo de estaciones REO. Este protocolo se ejecutó todos los días consecutivos de los meses de enero, febrero y marzo, en diferentes sitios de ambos estados; los sitios variaron diariamente con el objetivo de incrementar la superficie muestreada y maximizar el número de capturas. En cada sitio se estableció una estación en la que se emplearon redes de niebla con las mismas medidas y luz de malla que las

empleadas en las estaciones MoSI. En cada estación se operaron de una a seis redes de niebla, el número de redes instaladas dependió de la superficie disponible para la instalación de la estación y de la abundancia de individuos detectados visual o auditivamente. Para maximizar la productividad de las estaciones, las aves se atrajeron mediante la reproducción de pistas con mezcla de audios que incluyeron: llamados de depredadores (búhos), llamados de alerta de parvadas migratorias, chipeos y cantos de la especie *Setophaga petechia*. Las pistas se reprodujeron con una bocina a control remoto Fox Inc., modelo TX433, y se colocaron figuras de Chipies como señuelos (Figura 2.5A). La bocina y el señuelo se colocaron entre la vegetación contigua a la red, a una distancia aproximada de un metro respecto a la red (Figura 2.5B). Asimismo, la bocina se controló por una persona escondida entre la vegetación, a una distancia entre 10 y 50 m a partir la red o el conjunto de redes.

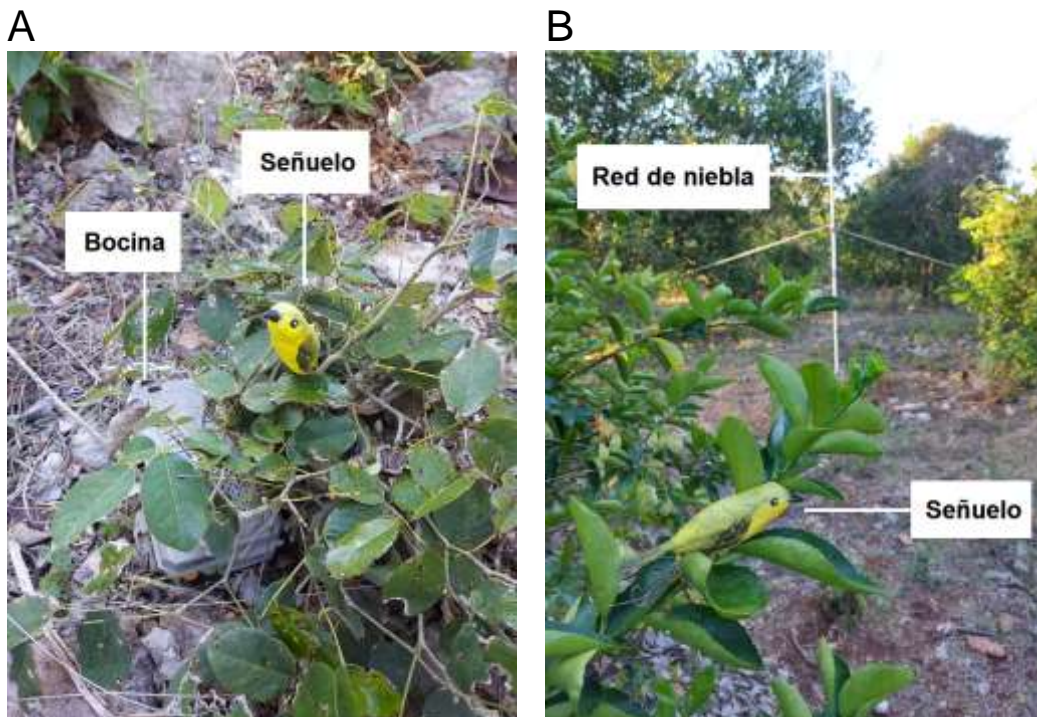


Figura 2.5. Instalación de bocinas y señuelos para la atracción de Chipies. (A) Camuflaje de señuelo y bocina entre la vegetación contigua a la red de niebla. (B) Señuelo colocado a un metro de distancia de la red de niebla. Fotografías: Ingrid Tello-López.

Todas las aves capturadas mediante los protocolos de estaciones MoSI y REO se marcaron con un anillo de aluminio de número único colocado en uno de los tarsos (Figura 2.6A). Este marcaje permite identificar a los individuos que caen por segunda vez en una red (recaptura), ya sea en el mismo período de muestreo, en las temporadas invernales siguientes o en las zonas de reproducción (Ralph *et al.*, 1996). Para cada individuo se determinó la edad y el sexo, y se estimaron parámetros morfométricos que incluyeron: cuerda alar, tarso, cola, pico, masa, grasa. Los datos anteriores no se analizaron en el presente estudio, pero se registraron de manera protocolaria para contribuir a la generación de información demográfica y morfológica de *Geothlypis trichas* y el resto de las especies neotropicales. La operación de las estaciones de monitoreo se realizó de acuerdo con lo sugerido por el Consejo Norteamericano de Anillado (North American Banding Council, 2003; Pyle, 1997; Ralph *et al.*, 1996).

Para la colecta de plumas se extrajeron simultáneamente la rectriz derecha más externa y la rectriz izquierda más interna (Figura 2.6B) (Bay *et al.*, 2018; Ruegg *et al.*, 2014). Ambas plumas se almacenaron a temperatura ambiente dentro de sobres de papel rotulados hasta que se emplearon en el procedimiento de extracción de material genético. Las muestras de plumas y sangre se enviaron al laboratorio de conservación genómica de la Dra. Kristen Ruegg en Colorado State University, Fort Collins, EE. UU., donde se realizaron los procedimientos de: extracción de ADN, secuenciación de genoma, descubrimiento de SNPs y determinación de unidades de conservación. Los métodos aplicados en el Proyecto Bird Genoscape se detallarán en las secciones siguientes (2.3.3 a 2.3.3.4) de acuerdo con lo descrito por Ruegg *et al.* (2020).

2.3.2. Esfuerzo de muestreo de la colecta de muestras biológicas.

Para calcular el esfuerzo de muestreo de las estaciones de monitoreo se contaron las horas/red. Una hora/red equivale a una hora en la que permanece abierta una red de 12 metros de longitud (Ralph *et al.*, 1996). El esfuerzo de muestreo resultante de la operación de la estación MoSI en Tabasco fue de 400 horas/red con un total de 32 capturas de *G. trichas*. Para las estaciones REO en Yucatán y Quintana Roo se acumularon 531 horas/red, en las que se colectaron 29 individuos de la especie. En cuanto a las donaciones de sangre y plumas, por parte de los colaboradores hacia el

proyecto Bird Genoscape, se obtuvieron las muestras de 259 individuos. La suma total de muestras biológicas obtenidas fue de 320. De este total se descartaron las pertenecientes a individuos capturados en los meses de septiembre, octubre, abril y mayo, que corresponden a las aves transeúntes durante las migraciones de otoño y primavera. Lo anterior dio como resultado una selección de 209 individuos (Tabla 2.4) para la realización de los análisis genómicos.

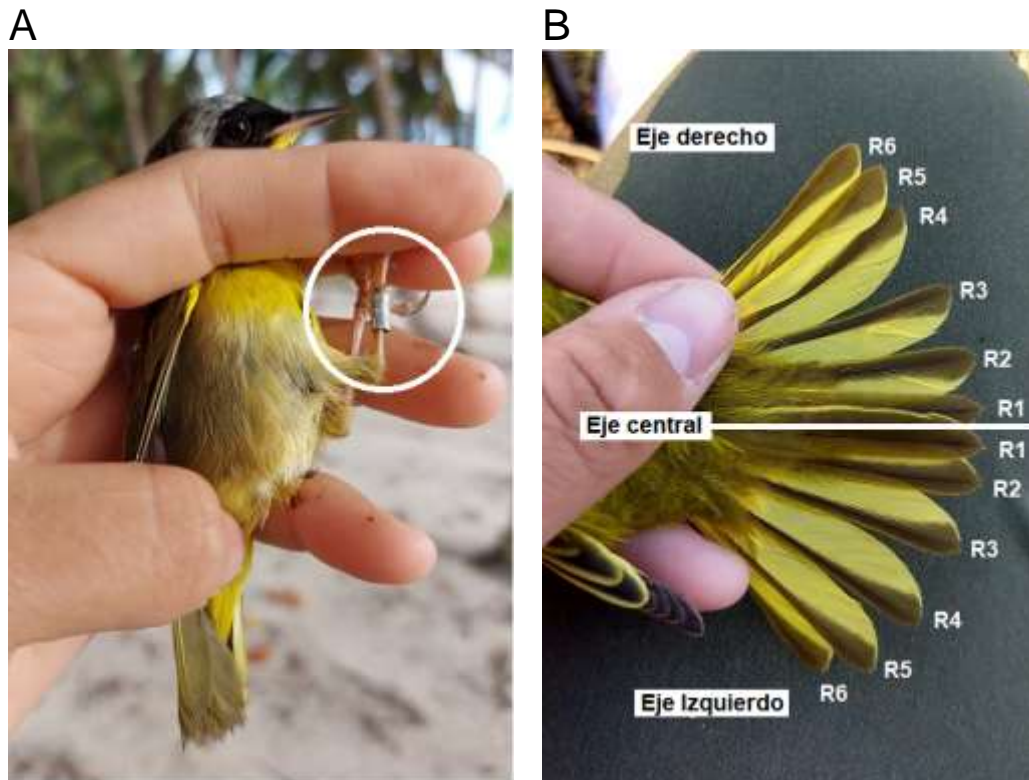


Figura 2.6. Manipulación de ave capturada. (A) Recaptura de *Geothlypis trichas* (adulto, macho). El círculo blanco señala el anillo de identificación colocado en uno de los tarsos. (B) Plumas rectrices de Chipe. Cada individuo cuenta con 12 plumas rectrices distribuidas simétricamente respecto al eje central de la cola, las plumas extraídas para la obtención de ADN corresponden a la rectriz número seis del eje derecho (R6) y rectriz número uno del eje izquierdo (R1). Fotografías: Ingrid Tello-López.

2.3.3. Procedimientos de Laboratorio ejecutados en el Proyecto Bird Genoscape

2.3.3.1. Extracción de ADN

Se implementó el *Protocolo de Extracción de ADN de Plumas en placas microtituladoras de 96 pocillos del Proyecto Bird Genoscape*, basado en el protocolo Qiagen Dneasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, 2020) con modificaciones. Para la extracción de ADN de las muestras de sangre se combinaron 20µL de sangre suspendida en buffer de lisis Queens con 20µL de Proteinasa K. Para la extracción de ADN de las muestras de plumas, se cortó un fragmento del cálamo (Figura 2.7) de una pluma rectriz de cada individuo, utilizando una navaja esterilizada. Los cálamos se incubaron durante una noche en 200 µL de buffer de lisis para tejidos (ATL) y 20 µL de enzima digestiva (Proteinasa K), además se agregaron 10 µL de Ditiotreitolo (DTT) a la mezcla de lisis para romper las estructuras de queratina de las plumas. Pasada la noche de incubación se eluyeron las muestras siguiendo el protocolo de extracción, con lo que se produjo una elución final de 120 µL de solución de ADN por muestra.

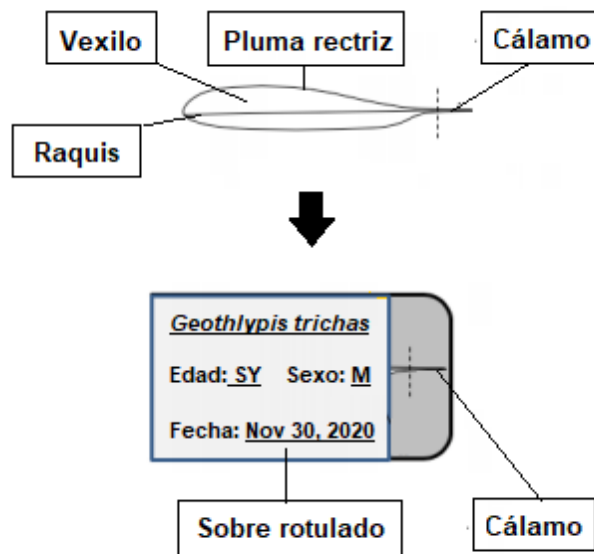


Figura 2.7. Corte de cálamo de pluma rectriz del ave. El cálamo es la parte de la pluma que se inserta en el cuerpo del ave y contiene el ADN del individuo. El resto de la pluma (vexilos y raquis) se mantienen dentro del sobre que los contiene para almacenarse. Cada sobre se rotula con los datos del ave a la que pertenece la pluma.

2.3.3.2 Secuenciación de genoma completo de baja cobertura.

Se implementó un nuevo protocolo de secuenciación de baja cobertura modificado de *Illumina's Nextera Protocol*, debido a que a través de este método es posible generar más marcadores genéticos para la especie, que puede ser empleados en análisis subsecuentes. El primer paso en la preparación de librerías consistió en la reacción de tagmentación, en la que se fragmentó el ADN y se marcó con secuencias adaptadoras en un solo paso. La librería se amplificó usando un programa de PCR de ciclo limitado, seguido de una PCR de reacondicionamiento y una limpieza con perlas AMPure XP que selecciona el tamaño de los fragmentos de la biblioteca. Además, el ADN obtenido se cuantificó con un fluorómetro y se normalizó la cantidad de bibliotecas para agruparlas. Las librerías finales tuvieron un volumen de al menos 20 μ L y una concentración de al menos 2 ng/ μ L. Posteriormente, se secuenciaron en un *Illumina HiSeq4000*.

Se secuenciaron 150 muestras de sangre de individuos residentes y migratorios de *G. trichas*, a una cobertura de $\sim 1.0\times$ agrupando 75 individuos multiplexados por carril. Después de procesar los reads de la secuenciación (eliminación de duplicados de PCR y recorte de fragmentos y adaptadores de baja calidad), los reads se mapearon al genoma de la especie *Setophaga petechia* usando *hisat2* (Kim *et al.*, 2015). Dado a que los calls del genotipado resultantes de la secuenciación de genoma completo de baja cobertura no son fiables, debido a múltiples fuentes de incertidumbre (p. ej. errores en la secuenciación y en el mapeo), se calcularon probabilidades de genotipado con el programa ANGSD (Korneliussen *et al.*, 2014). Este programa incorpora incertidumbre estadística respecto a los genotipos, para este caso los parámetros filtrados fueron: profundidad máxima de reads >500 , calidad de mapeo mínima de 20, nivel de calidad de Phred mínimo de 30, frecuencia del alelo menor de 0.05, descarte de indels y de SNPs no bialélicos.

2.3.3.3 Descubrimiento de SNPs

Para identificar las variantes altamente divergentes se realizó un análisis de componentes principales con los que se detectaron cinco agrupaciones genéticas de *Geothlypis trichas* denominadas: California, Oeste, Sur Oeste, Medio Oeste y Atlántico. Posteriormente se estimaron las medidas de diferenciación genética entre los grupos para elegir los outliers

específicos para cada grupo. A través de SNPS2ASSAYS (Anderson, 2015) se evaluaron los SNPs apropiados para definir las unidades de conservación. Entre los parámetros considerados para elegir las variantes se encuentran: contenido de GC menor a 0.65, no existencia de indels dentro de 30bp y no variables adicionales dentro de los fragmentos objetivo con 20 bp. Además, se filtraron los SNPs que se asignaban a múltiples locaciones. A partir de los sets de SNPs resultantes se desarrolló un SNPtype assay para emplearse en la asignación de orígenes reproductivos en poblaciones invernales o migratorias.

2.3.3.4 Genotipado de poblaciones invernales

Para el genotipado se empleó el sistema EP1™ de Fluidigm Corporation en el que se examinaron 96 loci de SNPs, empleando 94 individuos y 2 individuos-control por corrida. Los resultados se capturaron en un EP1 Array Reader y los alelos se llamaron por medio de programa Fluidigm SNP Genotyping Analysis con un umbral de confianza del 80%. Este programa detecta los espectros fluorescentes de los chips a través de emisiones FAM (excitación a 495 nm y emisión a 520 nm) y VIC (excitación a 538 nm y emisión a 554 nm). Después permite visualizar las emisiones de cada muestra en una gráfica de dispersión, donde el eje X corresponde a la intensidad relativa FAM y el eje Y a la intensidad relativa VIC (Wang *et al.*, 2009). Se empleó el algoritmo *k-means clustering*, basado en la clasificación del centroide más cercano, con el que Fluidigm asignó automáticamente las muestras en uno de los tres grupos de genotipo (homocigotos, heterocigoto). Cada SNP call asignado se inspeccionó visualmente con el objetivo de remover cualquier individuo que no se agrupara claramente en alguno de los tres genotipos (Figura 2.8).

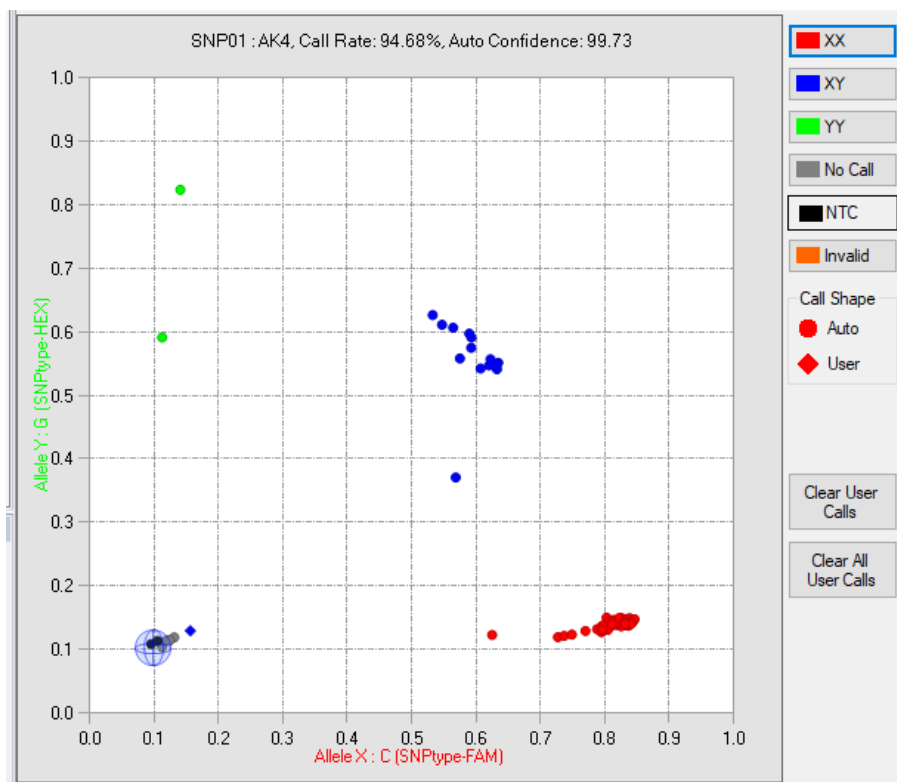


Figura 2.8. Gráfico de dispersión de genotipos asignados por Fluidigm SNP Genotyping Analysis. Cada punto dentro del plano corresponde a un individuo al cual el programa Fluidigm automáticamente le asigna un genotipo. Posteriormente, las asignaciones se revisan y de modo manual se remueven los individuos que no se agrupan en ningún genotipo.

2.3.4. Análisis de asignación

2.3.4.1 Análisis de estructura genética de la población de origen.

Se analizó la estructura de las poblaciones de origen mediante una prueba de asignación de individuos ejecutada en el programa Structure (Pritchard *et al.*, 2000). Este programa opera bajo un enfoque Bayesiano de agrupamiento en el que se asume un modelo en el que hay K poblaciones (aunque K también puede ser desconocida) y cada una es caracterizada por un set de frecuencias alélicas en cada locus. De este modo, Structure asigna los individuos a una población basándose en sus genotipos, mientras que simultáneamente estima las frecuencias alélicas de las poblaciones (Pritchard *et al.*, 2000).

Para este procedimiento se empleó un set de datos donado por los colaboradores del proyecto Bird Genoscape. Los datos corresponden a 281 individuos colectados en las zonas de reproducción. Se ejecutaron 10 corridas ($K = 1 - 9$) bajo el modelo de *admixture* con frecuencias alélicas independientes y se aplicó la función *locprior*, usando las unidades de conservación asignadas a cada individuo como referencia con la función *popinfo*. El periodo de burn-in fue de 50,000 iteraciones con una longitud de corrida de 150,000 (Ruegg *et al.*, 2014). Los resultados se ingresaron a Structure Harvester (Earl y VonHoldt, 2012) para estimar el número de grupos genéticos (clusters) más probable de acuerdo con la prueba de Evanno (Evanno *et al.*, 2005). Posteriormente se promediaron las repeticiones con el programa Clumpp (Jakobsson y Rosenberg, 2007), bajo el método *greedy* a 1000 repeticiones.

2.3.4.2. Análisis de identificación de stock genético.

Se realizó una asignación de orígenes reproductivos a los individuos colectados en las zonas de invernación. Cada sitio donde se colectó una o más muestra de material biológico de *Geothlypis trichas* durante la temporada de invernación (período de noviembre a marzo), se consideró como una población invernal. Estos sitios corresponden a lugares dentro de localidades pertenecientes a diferentes estados o condados. En los estados donde se encontraron más de dos poblaciones invernales cada una se consideró como una población independiente. Para asignar el origen reproductivo de cada individuo que conformó cada población invernal, se empleó un modelo de identificación de stock genético (GSI) mediante la ejecución de la función *infer_mix*, de la paquetería Rubias (Moran y Anderson, 2019), desarrollada para el programa informático R (R Core Team, 2020).

Rubias emplea una estimación de identificación genética jerárquica bayesiana, que tiene en cuenta la estructura genética de la población y las diferencias entre las poblaciones existentes de determinada especie. Por medio de la ejecución de Rubias se agrupan las poblaciones en *unidades de conservación*, que se definen como poblaciones genéticamente diferenciadas (Ruegg *et al.*, 2020). Para este análisis en las poblaciones invernales de *Geothlypis trichas*, se emplearon como referencia las unidades de

CAPÍTULO II

conservación de las poblaciones reproductivas definidas por el proyecto Bird Genoscape. Estas unidades se denominaron son California, Oeste, Sur Oeste, Medio Oeste y Atlántico, y en este trabajo se emplearon para referir a los orígenes reproductivos de los individuos que conforman cada población invernada.

Para cada ave se calculó la probabilidad de asignación para una unidad específica de conservación. Se definieron como asignaciones significativas las que mostraron >0.8 de probabilidad posterior de asignación, mientras que los individuos asignados con una probabilidad posterior <0.8 se definieron como inciertos y se descartaron. Para la visualización de las asignaciones se generó un mapa tipo genoscape. En el mapa se ilustraron las unidades de conservación reproductivas, llamadas también orígenes reproductivos, mediante el sombreado de la porción geográfica donde se distribuyen. En el mismo mapa se localizaron los puntos donde se localiza cada población invernada, cada punto se representa con gráficos de pasteles que muestran la proporción de orígenes reproductivos que conforman cada población invernada.



CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1. CAPTURAS DE *Geothlypis trichas*

De los esfuerzos de muestreo para la de captura de *Geothlypis trichas*, en total se obtuvieron 32 individuos en la estación MoSI DACBIol, en Tabasco. De estos individuos, 21 se determinaron jóvenes, 10 adultos y 1 de edad indeterminada. En cuanto al sexo se registraron 12 hembras, 16 machos y 4 de sexo indeterminado. Dentro de la misma temporada de muestreo se registraron dos recapturas pertenecientes a individuos capturados por primera vez en la misma estación MoSI DACBIol, dos meses atrás de ser recapturados.

En las estaciones REO de Yucatán y Quintana Roo se capturaron 29 individuos, de los cuales 23 fueron aves jóvenes y 6 adultas, mientras que la proporción de sexos correspondió a 6 hembras y 23 machos. Del total de aves colectadas, 28 individuos correspondieron a aves capturadas por primera vez y un individuo fue un ave recapturada. Esta ave se capturó por primera vez dos años atrás en otra estación MoSI alemana al sitio de El Cuyo, en la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, Yucatán. Se trató de un macho con edad de al menos tres años. Sobre los individuos obtenidos mediante las donaciones de material biológico al proyecto Bird Genoscape, no se obtuvieron datos demográficos.

3.1. ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA

Para la población reproductiva de *Geothlypis trichas*, conformada por 281 individuos, la prueba de Evanno en el análisis de asignación genética Structure mostró un valor de 2. Delta K presentó su valor máximo (Delta K = 1000) cuando $k = 2$ y disminuyó a cero a partir de $K = 3$, hasta $K = 8$ (Figura 2.9A). Por lo tanto, la población reproductiva de la especie se constituyó de dos grupos genéticos.

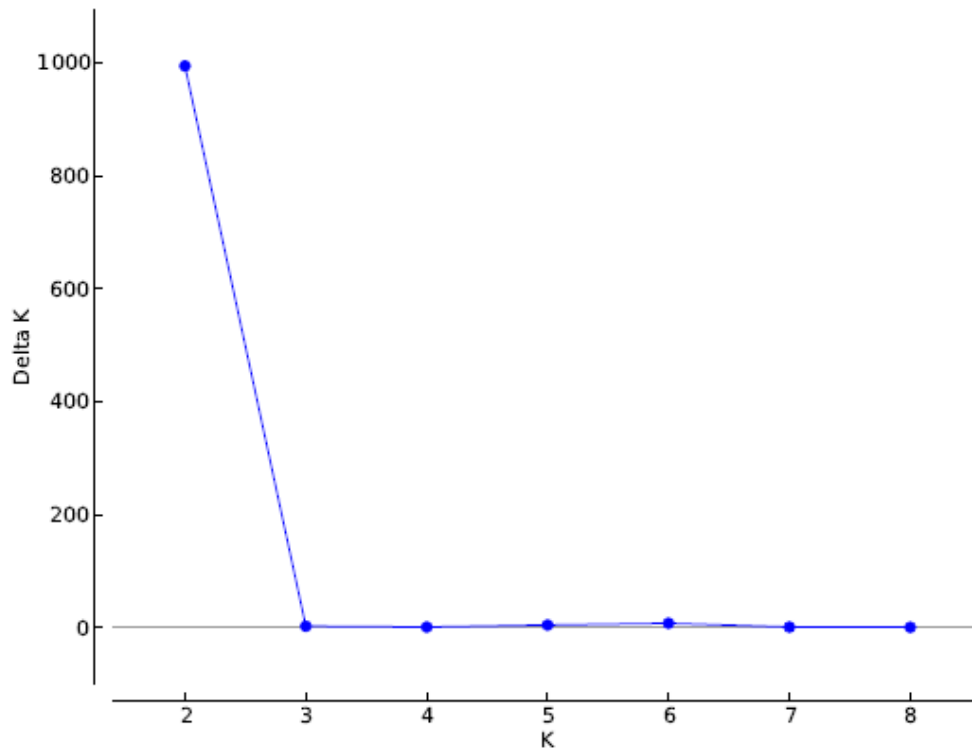


Figura 2.9. Prueba de Evanno. Resultado de la prueba de Evanno donde el valor óptimo para la estimación de grupos genéticos probables es $K = 2$.

Respecto a las unidades de conservación (también denominadas orígenes reproductivos) que conforman los dos grupos genéticos, se encontró que el primer grupo (color verde, Figura 2.10) está compuesto por los orígenes reproductivos de California, Medio Oeste y Sur Oeste, ubicados en la fracción oeste de Norteamérica. Sin embargo, algunos individuos, principalmente del Sur Oeste, muestran una mezcla en su ancestría con el segundo grupo genético (color morado, Figura 2.10), lo que puede sugerir eventos de flujo génico entre las poblaciones. En el caso de los orígenes Atlántico y Medio Oeste, localizados hacia el este de Norteamérica, casi la totalidad de los individuos presentan ancestría del segundo grupo genético (Figura 2.10).

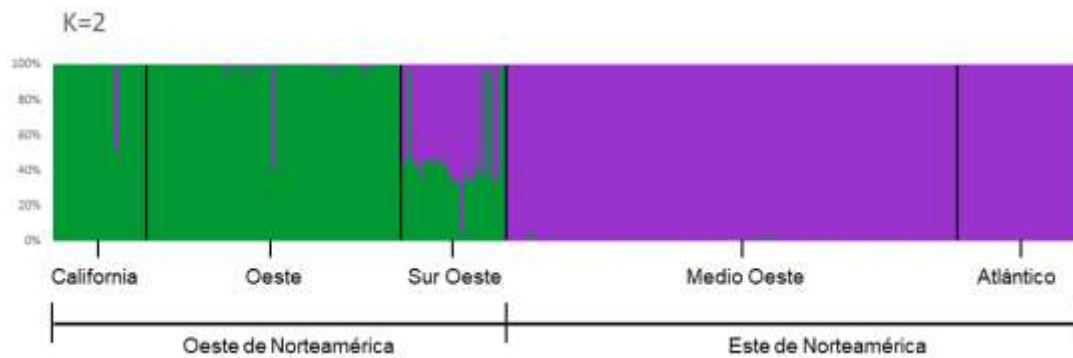


Figura 2.10. Análisis de asignación de las poblaciones reproductivas de *Geothlypis trichas*. Estructura de la población reproductiva de *Geothlypis trichas* conformada por dos grupos genéticos representados por los colores verde y morado. Las unidades de conservación se indican debajo de cada bloque dividido por las líneas negras dentro del gráfico de estructura. K = número de grupos genéticos (clusters)

3.2. COMPOSICIÓN DE LAS POBLACIONES INVERNALES

De acuerdo con el análisis de asignación de orígenes reproductivos a las poblaciones invernales hecho con Rubias, se identificó que los cinco orígenes (California, Oeste, Sur Oeste, Medio Oeste y Atlántico) tienen presencia en las zonas de invernación consideradas para este estudio (Figura 2.11). De manera general, el origen reproductivo con mayor representatividad en las zonas de invernación es Medio Oeste; por el contrario, el origen Sur Oeste se encuentra en bajas proporciones (Tabla 2.5). A escala nacional, en Estados Unidos y México invernan individuos de todos los orígenes reproductivos. El origen Atlántico corresponde al más abundante para Estados Unidos y el origen Medio Oeste es el más abundante para México. Jamaica presentó dos orígenes reproductivos con mayor proporción de origen Atlántico, mientras que Belice y Puerto Rico sólo albergaron individuos de Medio Oeste en sus poblaciones invernales. No obstante, es importante señalar que ambos países son los que cuentan con el menor número de muestras biológicas colectadas, lo que puede influir en que no sea posible detectar otros orígenes reproductivos (Tabla 2.5).

CAPÍTULO III

Tabla 2.5. Proporción de orígenes reproductivos en las poblaciones invernales de *Geothlypis trichas* por nación. Las unidades corresponden a la estimación de las proporciones en porcentaje (%). n= número de individuos por nación.

Origen reproductivo	Estados Unidos (n=66)	México (n=100)	Belice (n=8)	Jamaica (n=33)	Puerto Rico (n=2)
California	30.30	2	0	0	0
Oeste	24.24	10	0	0	0
Suroeste	4.55	2	0	0	0
Medio Oeste	4.55	82	100	24.24	100
Atlántico	36.36	4	0	75.76	0

A escala regional se consideró como una población independiente cada sitio muestreado. En total, se encontraron 31 poblaciones invernales que pueden constituirse con uno o hasta tres orígenes reproductivos. De este total, hubo 17 poblaciones invernales sin mezcla de orígenes reproductivos. 7 poblaciones se trataron de sitios donde la colecta fue de un solo individuo y 10 poblaciones correspondieron a sitios con más de dos individuos. En cuanto a las poblaciones mixtas, se identificaron 10 compuestas con dos orígenes reproductivos y el mínimo de individuos conformando estas poblaciones fue de 3. Hubo 4 poblaciones compuestas de tres orígenes reproductivos, cuyo número mínimo de individuos integrándolas fue de 7 (Tabla 2.6).

Tabla 2.6. Composición de las poblaciones invernales de *Geothlypis trichas*. CA = California, MO = Medio Oeste, AT = Atlántico, O = Oeste, SU = Suroeste, % = porcentaje.

País / Estado	Población	N° de individuos	Orígenes reproductivos					Origen reproductivo de mayor abundancia	
			CA	MO	AT	O	SU	Origen	Abundancia relativa (%)
Estados Unidos									
Alabama	Phoenix	14		1	13			Atlántico	92.9
Arizona	Cibola	4				4		Oeste	100
California	Arcata	1				1		Oeste	100
California	Blythe	2				2		Oeste	100
California	Los Angeles	25	16			6	3	California	64
California	Marin	1	1					California	100
Carolina del Norte	Hoke	4		2	2			Medio Oeste y Atlántico	100
Florida	Daytona Beach	4			4			Atlántico	100
Florida	Corkscrew	3			3			Atlántico	100
Montana	Columbia Falls	1	1					California	100
Nueva Jersey	Harmony	2			2			Atlántico	100
Oregon	Blachly	3	1			2		Oeste	66.7
Texas	Dallas	1				1		Oeste	100
Washington	Pierce	1	1					California	100
México									
Baja California Sur	Playa Buenos Aires	6	1			5		Oeste	83.3
Baja California Sur	Santiago	1	1					California	100
Ciudad de México	PE Experimental	2		2				Medio Oeste	100
Morelos	Tiaquiltengo	3		2		1		Medio Oeste	66.7
Oaxaca	El Tequío	7		5		1	1	Medio Oeste	71.4
Quintana Roo	Lagunas Ocom	9		8	1			Medio Oeste	88.9
Quintana Roo	RNE Xcacel	2		2				Medio Oeste	100
Tamaulipas	San Leonardo	3		2		1		Medio Oeste	66.7
Veracruz	RNE Arroyo Moreno	3		2		1		Medio Oeste	66.7
Veracruz	Actopan	1		1				Medio Oeste	100
Villahermosa	Teapa	8		8				Medio Oeste	100
Villahermosa	DACB - UJAT	33		31	1		1	Medio Oeste	93.9
Yucatán	RB Ría Lagartos	18		16	1	1		Medio Oeste	88.9
Yucatán	RB Ría Celestún	4		3	1			Medio Oeste	75.0
Belice									
San Ignacio	San Ignacio	8		8				Medio Oeste	100
Jamaica									
Windsor	Windsor	33		8	25			Atlántico	75.8
Puerto Rico									
Isabela	Jobos	2		2				Medio Oeste	100

3.3. CONECTIVIDAD MIGRATORIA DE *Geothlypis trichas*

A escala regional, *Geothlypis trichas* presenta un grado de conectividad migratoria variable: se encontraron algunas poblaciones invernales compuestas de dos o más poblaciones reproductivas y a su vez, hay algunas poblaciones invernales compuestas de una población reproductiva. Sin embargo, las poblaciones mixtas muestran una población reproductiva dominante. En todos los casos donde hay mezcla de dos y tres orígenes reproductivos, existen individuos de un origen reproductivo dominante que alcanza una abundancia relativa entre el 64% y 93.1%. Asimismo, en la mayoría de los casos, los orígenes que no son dominantes presentan abundancias de 1 a 2 individuos. Excepciones a este patrón se observan en la población de Los Ángeles, cuyos orígenes no dominantes presentan 3 y 6 individuos de 25 en total; y la población de Windsor con 8 individuos no dominantes de un total de 33 (Tabla 2.6).

Respecto a la conectividad migratoria de las poblaciones invernales a escala continental y regional, se observa que las poblaciones continentales presentan conectividad migratoria fuerte debido a que mantienen las segregaciones longitudinales este y oeste. Esto es, que las poblaciones reproductivas Oeste, California y Sur Oeste invernan en la fracción oeste del continente (Figura 2.11) y las poblaciones reproductivas Medio Oeste y Atlántico invernan en la fracción este del continente, incluyendo el Caribe (Figura 2.11). No obstante, esta segregación es más evidente en los extremos este-oeste y se disocia en la zona de convergencia hacia el centro y sur de México (Figura 2.11). Lo anterior sugiere la existencia de un posible sistema migratorio paralelo.

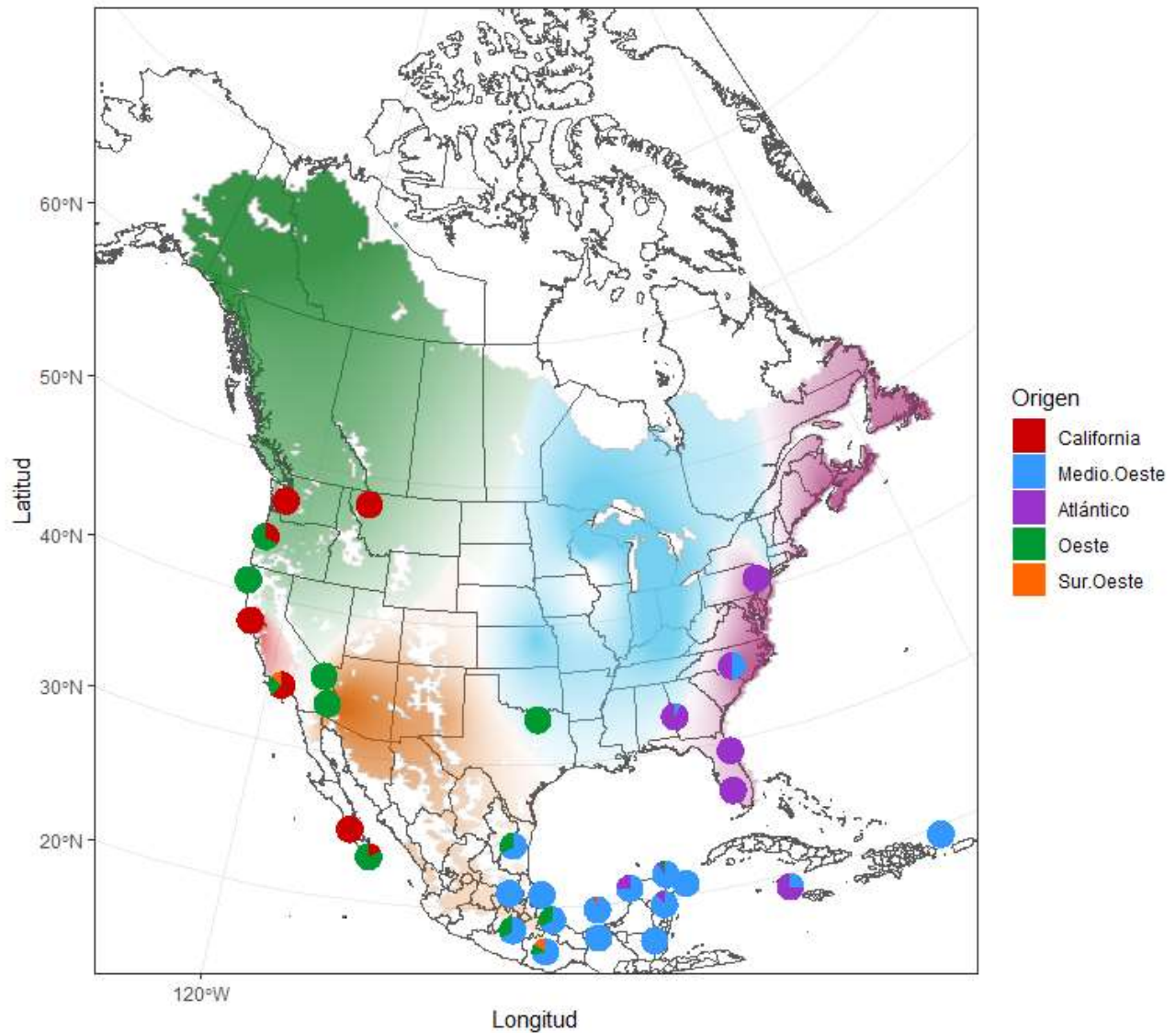


Figura 2.11. Análisis de asignación de orígenes reproductivos a las poblaciones invernales de *Geothlypis trichas*. Localización de las poblaciones reproductivas e invernales de *G. trichas*. Los colores sombreados corresponden a la distribución de las poblaciones reproductivas, también denominadas *unidades de conservación*. Las gráficas de pastel representan las poblaciones invernales, los colores dentro de las gráficas de pastel corresponden a la proporción de las poblaciones reproductivas que componen cada una de las poblaciones invernales.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

4.1. CONECTIVIDAD MIGRATORIA CONTINENTAL DE *Geothlypis trichas*.

Los resultados obtenidos confirman que la conectividad migratoria de *Geothlypis trichas* es fuerte a escala continental. Las poblaciones invernales mostraron segregación este-oeste más acentuada hacia los extremos, y esta segregación es semejante a la estructura observada de las poblaciones reproductivas. Lo anterior confirma lo esperado en el planteamiento de este estudio, así como lo sugerido por Lovette *et al.* (2004) y Milá *et al.* (2005), quienes distinguieron haplotipos del este y oeste agrupados en las poblaciones invernales de *G. trichas* de Belice y Baja California Sur, respectivamente. La segregación longitudinal de las poblaciones se ha observado en otras especies (Ambrosini *et al.*, 2009; Clegg *et al.*, 2003; Cormier *et al.*, 2016; Delmore *et al.*, 2012) y una de las razones a las que se atribuye este fenómeno es la interferencia de barreras biogeográficas que pueden impedir el desplazamiento longitudinal de las poblaciones.

En cuanto a *G. trichas*, se puede hipotetizar que la altitud máxima de las Montañas Rocallosas y de los Montes Apalaches generaron las condiciones que incidieron en el aislamiento de las poblaciones y la adaptación a los nichos que actualmente ocupan (Delmore *et al.*, 2012). Un estudio sobre el género *Geothlypis* señala que la explotación de nichos desocupados en el sotobosque de áreas abiertas (pantanos, áreas húmedas y vegetación secundaria) pudo significar un cambio importante para la radiación específica del género (Escalante *et al.*, 2009). Estos hábitats suelen ser parches distribuidos en el paisaje que, a su vez, son pequeños y temporales. Tales características pudieron favorecer selectivamente a las poblaciones con alta capacidad de dispersión que llevó al establecimiento de poblaciones sedentarias en nuevos hábitats disponibles para explotar. Consecuentemente, esta capacidad de dispersión pudo representar un evento crítico en la evolución de la migración de larga distancia. Por ende, el desplazamiento hacia hábitats favorables ubicados a distancias extremas pudo generar el aislamiento de las poblaciones, así como la diferenciación entre los linajes (Escalante *et al.* 2009).

CAPÍTULO IV

En los trabajos de Lovette *et al.*, (2004) y Milá *et al.*, (2005), también se identificó una tercera población invernal de *G. trichas*, localizada en Oaxaca, que muestra mezcla de los haplotipos del este y el oeste. La composición de la población de Oaxaca en tales estudios coincide parcialmente con lo observado en las asignaciones de origen reproductivo del presente estudio, en el que Oaxaca se compone de tres orígenes reproductivos: Oeste (1 individuo.), Sur Oeste (1 individuo) y Medio Oeste (5 individuos). Otras investigaciones (Bulus, 2014; Escalante *et al.*, 2009b) distinguen un tercer haplotipo, el suroeste (Figura 2.2), que corresponde a la subespecie *G.t. chryseola*. Esta subespecie se distribuye del sureste de Arizona al suroeste de Texas, donde se reproduce e inverna (eBird, 2021; Clements, 2007; Pyle, 1997). Sin embargo, las asignaciones generadas aquí indicaron la presencia de individuos con origen reproductivo Sur Oeste en las poblaciones invernales de Los Ángeles, California (3 individuos); El Tequío, Oaxaca (1 individuo) y Teapa, Tabasco (1 individuo), lo que puede indicar que no se trata de una subespecie exclusivamente sedentaria.

Un escenario semejante se presenta con *G.t. sinuosa*, que corresponde a una subespecie endémica a la Bahía de San Francisco (Clements, 2007, Schussler, 1918, Grinnell 1901); y *G.t. sciripicola* que se distribuye entre el sur de California a Nevada, suroeste de Utah, norte de Baja California y extremo noroeste de Sonora (eBird, 2021; Clements, 2021). El rango de distribución de ambas subespecies constituye la misma región donde se encuentra el origen reproductivo California, del cual se encontraron individuos en las poblaciones invernales de Montana, Oregón y Washington, así como al extremo sur de Baja California Sur. La presencia de los individuos con origen de California fuera del rango que se supone como sedentario puede sugerir que las subespecies tengan un rango de distribución más amplio de lo que se estimó hasta la actualidad y que mantengan poblaciones sedentarias fuera del rango documentado históricamente; o bien, puede indicar que estas subespecies pueden realizar movimientos migratorios.

Marshall y Dedrick (1994) han descrito a *G.t. sinuosa* como una subespecie endémica que en parte es migratoria, más no detallan la magnitud ni dirección de los desplazamientos que realizan los individuos. Asimismo, los movimientos migratorios de la subespecie no se reconocen en las clasificaciones actuales. Si los individuos de la población California encontrados fuera de su distribución corresponden al grupo migratorio de *G.t. sinuosa*, entonces se puede estimar que la migración descrita por Marshall y Dedrick (1994) lleva a la subespecie a desplazarse fuera de su zona reproductiva, aproximadamente, 1457 km

hacia el norte (Columbia Falls, EEUU) y 1786 km hacia el sur (Baja California Sur, MX), de acuerdo con los límites máximos en los que se encontraron a los individuos. En cuanto al traslape del resto de los orígenes reproductivos con las subespecies migratorias reconocidas para *Geothlypis trichas*, se puede decir que el origen Oeste abarca el territorio descrito para las subespecies *G.t. campicola*, *G.t. arizela* y *G.t. occidentalis*; el origen Medio Oeste se transpone al rango de *G.t. trichas* y el origen Atlántico al de *G.t. typhicola*.

4.2. CONECTIVIDAD MIGRATORIA REGIONAL DE *Geothlypis trichas*

Respecto a la conectividad migratoria a escala regional, la variación de la conectividad migratoria en las poblaciones invernales respalda parcialmente la predicción de conectividad débil esperada en las poblaciones regionales. Por un lado, las poblaciones con al menos 2 individuos que presentan un solo origen reproductivo se conforman en su mayoría de 2, 3, 4 y 8 individuos. Estas abundancias pueden no ser lo suficientemente altas para poder definir si se trata de una población de conectividad fuerte (sin mezcla de más orígenes reproductivos), ya que puede ocurrir que al aumentar el tamaño de muestra se encuentren individuos de orígenes diferentes. Asimismo, las poblaciones invernales que presentan dos y tres orígenes reproductivos cuentan con un origen que domina sobre los demás (>64%). Con esto, pueden ocurrir dos escenarios: el primero, que se interprete como una población de conectividad migratoria fuerte, si solo se consideran los individuos del origen dominante. El segundo, que se interprete como una población de conectividad migratoria débil por el hecho de componerse de varios orígenes reproductivos, sin importar las proporciones de origen que presenten los individuos.

El modelo predictivo de migración propuesto por Somveille *et al.*, (2021), se basa en la eficiencia energética de la migración y asume que las aves emigran a través de una línea recta entre las zonas reproductivas y las zonas de invernación. Con este modelo, se sugiere que la conectividad migratoria de *Geothlypis trichas* es fuerte. Sin embargo, no es claro si este grado de conectividad corresponde a escala continental o regional. Si se considera la migración de *G. trichas* a escala continental, entonces el modelo coincide con los resultados de este estudio, en el que continentalmente la conectividad migratoria es fuerte. Pero, a escala regional la conectividad migratoria variable estimada en este estudio no coincide con lo predicho en el modelo. La discrepancia entre la realidad y el modelo,

así como en la variabilidad de los grados de conectividad de las poblaciones invernales, puede deberse a la complejidad de las rutas migratorias que las aves usan para llegar a su destino de invernación. Estas rutas involucran paradas de descanso, competencia interespecífica e intraespecífica, y condiciones ambientales adversas. Estos factores pueden afectar el costo de la migración y, por ende, incidir en la precisión del modelo (Somveille *et al.*, 2021).

La conectividad migratoria débil a escala regional corresponde a lo encontrado en otras especies de aves como el Zorzal Canelo (Heckscher *et al.*, 2011), el Chipe Alas Azules (Kramer *et al.*, 2018) y el Chipe Amarillo (Boulet *et al.*, 2006). El grado de conectividad bajo a escala regional se atribuye a factores como la superficie terrestre disponible para ocupar en el invierno y las barreras biogeográficas que ejercen un efecto de cuello de botella, tal como ocurre en el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca. En el caso de las poblaciones encontradas en el Caribe puede pensarse que la superficie de las Islas de Puerto Rico y Jamaica tienen influencia sobre el grado de conectividad migratoria. En el caso de Puerto Rico, donde se colectaron 2 muestras en una localidad (Población Jobos), posiblemente sea difícil estimar un patrón de conectividad. Sin embargo, en Jamaica (Población Windsor), donde se colectaron 33 individuos con asignaciones de 2 orígenes reproductivos, puede decirse que corresponde a una población invernal de conectividad débil. Este hallazgo contradice lo planteado por Jones *et al.*, (2008), que asocia el grado de conectividad migratoria fuerte a poblaciones con disponibilidad de hábitat restringido.

4.3. LA CONECTIVIDAD MIGRATORIA EN EL MARCO DE LA GENÓMICA DE LA CONSERVACIÓN

La conectividad migratoria se posiciona como un aspecto importante para el diseño de estrategias de conservación eficientes. El crecimiento de la investigación en esta área se sustenta en la implementación de los avances tecnológicos más recientes. En el caso de los marcadores moleculares, las principales limitaciones para la determinación de la conectividad migratoria de una especie incluyen el grado de diferenciación genética de las poblaciones y la resolución de los marcadores para detectar un grado de diferenciación muy bajo entre las poblaciones (Marra *et al.*, 2011). En este trabajo se estimó la conectividad migratoria a través del uso de SNPs, que constituyen marcadores moleculares de alta resolución y amplia cobertura del genoma. Con esto se comprobó que a través de la selección de SNPs altamente divergentes (96 SNPs) es posible proveer

información detallada sobre la variación genética entre las poblaciones, así como de su distribución en las zonas de invernación (Ruegg *et al.*, 2014). Asimismo, pudo evidenciarse su aplicabilidad para analizar la conectividad migratoria en una escala espacial más fina, en comparación con otros marcadores que tienen una resolución limitada, como el ADN mitocondrial (Lovette *et al.*, 2014) o los microsatélites (Clegg *et al.*, 2003).

La implementación de las tecnologías de secuenciación de nueva generación requiere que también se implementen análisis de asignación que tengan el poder de señalar con precisión el origen reproductivo a un individuo de determinada población (Moran y Anderson, 2019). Con los resultados aquí obtenidos se puede evidenciar la utilidad de los modelos Rubias para su aplicación en análisis de identificación de stock genético (GSI), mediante los cuales ahora es posible conocer las unidades de conservación de *Geothlypis trichas* a escala regional, tanto en las zonas de reproducción como en las invernales. Lo anterior, sirve como base para la aplicación de planes de manejo y conservación desde el enfoque de ciclos de vida completo de las aves. Con la identificación de la composición de las poblaciones invernales es más sencillo reconocer cuáles son las unidades de conservación o poblaciones regionales que se enfrentan a ciertas amenazas locales (Larison *et al.*, 2021; Ruegg *et al.*, 2020, 2018, 2014b).

La obtención de ADN a partir de una pluma, un tejido o una muestra de sangre resulta muy atractivo dado a la vasta información que se puede generar a partir del contenido genético de la muestra. No obstante, es importante recordar que muchas de las muestras obtenidas para trabajos como el presente provienen de esfuerzos de muestreo dentro de programas de monitoreo que aportan otro tipo de información relevante. Por ejemplo, las estaciones MoSI o MAPS (Monitoring of Avian Productivity and Survivorship) (The Institute for Bird Populations, s.f.), además de proveer muestras para el uso de marcadores moleculares proveen de material biológico para análisis basados en isótopos estables. Al mismo tiempo, la captura de individuos en las estaciones de monitoreo permite la colocación de dispositivos como geolocalizadores o teletransmisores en los individuos, y gracias a esta tecnología se pueden identificar rutas migratorias detalladas. También, las estaciones de monitoreo de largo plazo aportan información morfométrica y demográfica de las poblaciones que puede emplearse para la estimación de tendencias poblacionales de la especie (Larison *et al.*, 2021), o diferenciación de subespecies a partir de rasgos morfométricos (Smith *et al.*, 2005)

La implementación de métodos de captura para la obtención de muestras biológicas de la especie permitió comparar la eficiencia de los métodos moleculares contra el de captura-recaptura. Durante el período de muestreo en los estados de Yucatán y Quintana Roo bajo el método REO en la temporada de invierno 2021, se obtuvo la recaptura de un individuo de 227 capturados la temporada invernal anterior, en 2020. Este individuo representa el 0.4% de éxito de recaptura. La recaptura ocurrió en el mismo sitio donde se encontró por primera vez (RNE Xcacel, Tulum), lo que permite suponer cierto grado de fidelidad de sitio de la especie (Somershoe *et al.*, 2009). No obstante, una recaptura en un período de un año es poco informativa sobre el grado de conectividad y tendencias poblacionales. Esto comprueba que los análisis de conectividad basados en marcaje-recaptura implican esfuerzos de ejecución a largo plazo para poder generar una tasa de recaptura útil. Asimismo, acentúa la necesidad de combinar diferentes métodos de muestreo que se complementen entre sí para generar información más robusta (Rushing *et al.*, 2014; Ryder *et al.*, 2011; Boulet *et al.*, 2006).

4.4. USO DE HÁBITAT DE *Geothlypis trichas* EN EL CONTEXTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO.

Si bien los alcances de esta investigación no ahondan cuantitativamente en la respuesta de *G.trichas* hacia las amenazas del cambio climático, si representan un aporte importante para indagar en los eventos potenciales que puedan poner en riesgo a la especie. Durante los muestreos de campo a partir de los métodos de estaciones MoSI y REO, pudieron reconocerse ciertas particularidades de los hábitats donde se encontraron los individuos. Sitios parcialmente perturbados con esquemas de manejo y conservación (UJAT, en Tabasco; RB Ría Lagartos y RB Ría Celestún, en Yucatán; RN Xcacel, en Tulum) fueron muy productivos para la captura de la especie, en comparación con el resto de los sitios que eran principalmente hábitats de pastizal y vegetación secundaria. Estas localidades se caracterizaron por la presencia de grandes cuerpos de agua, como pantanos (en Tabasco) y manglares (en Yucatán y Quintana Roo). Las capturas de *G.trichas* se destacaron por encima de las capturas de otras aves y en su mayoría se dieron de manera espontánea. Es decir, sin la implementación de señuelos o vocalizaciones para atraerlas.

Encontrar con facilidad más individuos de la especie en sitios cercanos al agua, confirma lo descrito en la literatura respecto al uso de hábitat de *G. trichas* y puntualiza la

importancia de conservar zonas inundables para asegurar la sobrevivencia de la especie durante el invierno. A pesar de que el panorama descrito corresponde solo a ciertas poblaciones en el sureste de México, puede servir como ejemplo para el resto de las poblaciones invernales en Norteamérica y Centroamérica. En el caso particular del crecimiento poblacional y urbano en la Península de Yucatán, este fenómeno trae consigo el cambio de uso de suelo para diversas obras de desarrollo (p. ej.: apertura de caminos, instalación de parques eólicos, construcción de casas y hoteles). Lo anterior compromete la cobertura vegetal de la que depende la especie, incentiva los cambios en la composición y estructura del paisaje, contribuye al desecamiento de los cuerpos de agua, compromete la disponibilidad de alimento e incrementa el riesgo de mortalidad de las aves durante las migraciones. Todo en conjunto, aunado a otras amenazas globales, aceleran los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad (Parmesan, 2006).

Las consecuencias de los cambios en el ambiente sobre la sobrevivencia de las aves migratorias abordan fenómenos como la transición de hábitos sedentarios hacia hábitos migratorios, en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales (Bertold y Helbig, 1992). Otras consecuencias son la disminución de las distancias recorridas hacia las zonas de invernación (Visser *et al.*, 2009) y la reducción en la abundancia de las poblaciones de varias especies, incluyendo las que son comunes (Julliard *et al.*, 2004). Gracias a la distinción de grupos genéticamente diferenciados, en casos de estudio con otros taxones, se ha podido identificar la asociación que cada población presenta a las diversas condiciones climáticas del hábitat que ocupa y que esta asociación incide en el grado de vulnerabilidad hacia los cambios en el ambiente presentes y futuros (Bay *et al.*, 2018; Ruegg *et al.*, 2018). La identificación de la composición de las poblaciones invernales de *G. trichas* hecha en este estudio representa una oportunidad para desarrollar trabajos como los citados previamente. Si esta información se combina con datos demográficos o tendencias poblacionales, será posible direccionar obras de conservación enfocadas a las necesidades específicas de cada una de las poblaciones regionales reconocidas (Larison *et al.*, 2021; Ruegg, *et al.*, 2020).

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1. CONCLUSIONES

Geothlypis trichas es una especie migratoria neotropical que presenta poblaciones reproductivas en Norteamérica conformadas por dos grupos genéticos que, a su vez, se componen de cinco unidades de conservación (orígenes reproductivos). Ambos grupos genéticos muestran segregación longitudinal, esto es que la ancestría de un grupo genético muestra mayor representatividad en las unidades de conservación correspondientes a la fracción oeste de Norteamérica (orígenes California, Oeste y Sur Oeste), mientras que la ancestría del segundo grupo genético es más representativa en las unidades de conservación de la fracción este de Norteamérica (orígenes Medio Oeste y Atlántico) (Figura 2.10).

Las poblaciones invernales de *G. trichas* consideradas en este estudio se encuentran desde Columbia Falls en Estados Unidos (Latitud 48.020, Longitud -133.790) hasta San Ignacio en Belice (Latitud 17.154, Longitud -89.079), y su conectividad migratoria puede abordarse a partir de dos escalas espaciales: continental y regional. La escala continental es fuerte, debido a que las poblaciones invernales mantienen la segregación oeste-este que presentan las poblaciones reproductivas en las zonas de anidación. Lo anterior sugiere que la mayoría de los individuos realizan desplazamientos en dirección norte-sur y viceversa de forma paralela.

La conectividad migratoria de la especie a escala regional es mixta, debido que las poblaciones invernales muestran variación en el grado de conectividad. Es decir, existen poblaciones invernales de la especie que se componen de un solo origen reproductivo (conectividad fuerte), mientras que hay otras poblaciones que se componen de dos o tres orígenes reproductivos (conectividad débil). Lo anterior se determinó por la asignación de los orígenes reproductivos en los individuos que conforman cada una de las 31 poblaciones que invernan en Norteamérica y el Caribe.

Los resultados de esta investigación contribuyen al entendimiento del sistema migratorio neotropical a escalas espaciales recientemente exploradas para la avifauna. Estas escalas comprenden la alta resolución de los marcadores moleculares, no aplicada previamente en esta especie, así como la afinación geográfica con la que fue posible describir la conectividad migratoria. El uso de la *Geothlypis trichas* para este análisis genómico de conectividad migratoria destaca la importancia de la generación de genomas de referencia para especies no-modelo.

5.2. PERSPECTIVAS

Aunque las poblaciones invernales analizadas fueron altamente informativas respecto al sistema migratorio de *Geothlypis trichas*, se reconoce que existen muchos factores que pueden mejorar los resultados y ampliar la información aquí generada. Un aspecto importante es que los esfuerzos de muestreo intensivos realizados en la región sureste de México, pudieron generar un sesgo respecto al resto de las regiones que abarca la distribución invernal del ave. En el mapa tipo genoscape (Figura 2.11) se pueden apreciar que existen regiones donde no hay poblaciones invernales de la especie, tales como el medio-oeste y suroeste de Estados Unidos, oeste y noroeste de México, Centroamérica y el resto de las islas en el Caribe. Sin embargo, se desconoce si la ausencia de *G. trichas* en estas regiones indica que no son parte de sus zonas de invernación, o si esta ausencia es observada debido a que no se cuenta con las muestras biológicas suficientes para saberlo.

Una manera de descubrir qué ocurre con otras poblaciones potenciales de *G. trichas* es a través del incremento de esfuerzo de muestreo para aumentar el número de muestras biológicas recolectadas. Asimismo, es posible implementar análisis a partir de datos de ciencia ciudadana provenientes de bases de datos electrónicas, como la plataforma eBird. Esto último va aunado a promover el uso de las plataformas electrónicas entre la ciudadanía, para que así se acumulen más observaciones de la especie modelo y de otras aves. Entre otros ejes de investigación que pueden aportar al entendimiento del ciclo de vida de *G. trichas* y otros Parulidos, se encuentra la inclusión de las paradas de descanso en los análisis de asignación y conectividad migratoria, así como la combinación con datos de las tendencias poblaciones generadas a partir de los programas de monitoreo permanente (p. ej. estaciones MoSI o MAPS).

Esta investigación constituye el resultado de la suma de esfuerzos para la conservación de las aves migratorias a través de las fronteras. Gracias a la cooperación internacional ocurrida entre la sociedad civil y las instituciones, fue posible generar información para comprender mejor la ecología de las aves migratorias. Entre las colaboraciones de los diversos actores involucrados se incluye: el trabajo de operadores de estaciones de monitoreo, curadores de museos y colecciones biológicas, técnicos de campo y laboratorio, investigadores, estudiantes, propietarios de terrenos y guardaparques. Con esto, se invita a la comunidad ornitológica a seguir ampliando las redes de colaboración con el objetivo de aportar en conjunto a la preservación de las especies de aves y sus hábitats.

Finalmente, se debe señalar la relevancia de incluir a gestores de recursos naturales y tomadores de decisiones entre los actores hacia los que se dirigen los proyectos como el desarrollado en esta investigación. Lo anterior se puede lograr mediante el acercamiento hacia organismos gubernamentales y de la sociedad civil, con el objetivo de divulgar los resultados obtenidos en los medios de comunicación pertinentes. Asimismo, la belleza de la Mascarita Común, así como las particularidades sobre su ciclo de vida, pueden transformarse en una herramienta útil para implementar en programas de divulgación ambiental que busquen sensibilizar sobre la importancia de preservar la biodiversidad.

BIBLIOGRAFÍA

Akresh, M. E., King, D. I., Marra, P. P. (2019). Examining carry-over effects of winter habitat on breeding phenology and reproductive success in prairie warblers *Setophaga discolor*. *Journal of Avian Biology*, 50(4), 1–13.

Albert, S., Wolfe, J. D., Kellerman, J., Sherry, T., Stutchbury, B. J. M., Bayly, N. J., Ruiz-Sánchez, A. (2020). Habitat ecology of nearctic-neotropical migratory landbirds on the nonbreeding grounds. *The Condor*, 122(4), 1–18.

Alerstam, T. (1991). Bird flight and optimal migration. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(7), 210–215.

Alerstam, T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology*, 152(1).

Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A., Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Review Genetics*, 11(10), 697–709.

Al-Samarai, F. R., Al-Kazaz, A. A. (2015). Molecular Markers: an introduction and applications. *European Journal of Molecular Biotechnology*, 9(3), 118-130.

Alvarado, A. H., Fuller, T. L., Smith, T. B. (2014). Integrative tracking methods elucidate the evolutionary dynamics of a migratory divide. *Ecology and Evolution*, 4(17), 3456–3469.

Ambrosini, R., Møller, A. P., Saino, N. (2009). A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257(2), 203–211.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, E. C. (2015). ANPS2ASSAYS: Prepare SNP Assay Orders from ddRAD or RAD Loci. <https://github.com/erigande/snps2assays> [Acceso 30 enero 2022].
- Bay, R. A., Harrigan, R. J., Underwood, V. Le, Gibbs, H. L., Smith, T. B., Ruegg, K. (2018). Genomic signals of selection predict climate-driven population declines in a migratory bird. *Science* 359(6371), 83–86.
- Behle, W. H. (1950). Clines in the Yellow-Throats of western North America. *The Condor*, 52(5), 193–219.
- 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). Categorías de residencia, en: *Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes 2015*, pp.17-18.
- Bertold, P., Helbig, A. J. (1992). The genetics of bird migration: stimulus, timing, and direction. *Ibis*, 134(1), 35–40.
- Bird Genoscape Project (2022a). How to make a genoscape <https://www.birdgenoscape.org/making-genoscapes/> [Acceso 3 marzo 2022].
- Bird Genoscape Project. (2022b). Get Involved. <https://www.birdgenoscape.org/how-to-help/get-involved/> [Acceso 28 febrero 2022].
- Bird Genoscape Project. (2022c). Highlighted Species. <https://www.birdgenoscape.org/highlighted-species/> [Acceso 28 febrero 2022].
- BirdLife International. (2022). Species factsheet: *Geothlypis trichas*. <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/22721836> [Acceso 14 febrero 2022].

-
- Blake, E. R., Greenway Jr., J. C., Howell, T. R., Lowery Jr. G. H., Mayr, E., Monroe Jr., B. L., Paynter Jr., R. A., Rand, A. L., Traylor, M. A. (1968). *Geothlypis trichas*, en: Check-list of birds of the world Volume XIV, Paynter, Jr. (Ed.). Museum of Comparative Zoology, Massachusetts, pp. 38–42
- Boere, G. C., Stroud, D. A. (2006). The flyway concept: what s and what it isn't, en: *Waterbirds Around the World*, Boere G.C., Galbraith, C. A., Stroud, D. A. (Ed.). The Stationary Office, Edinburgh, pp. 40–47.
- Bolus, R. T. (2014). Geographic variation in songs of the Common Yellowthroat. *The Auk: Ornithological Advances*, 131(2), 175–185.
- Borjes, F. J. A., Ribeiro, B. R., Lopez, L. E., & Loyola, R. (2019). Bird vulnerability to climate and land use changes in the Brazilian Cerrado. *Biological Conservation*, 236, 347–355. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.055>
- Boulet, M., Gibbs, H. L., Hobson, K. A. (2006). Integrated analysis of genetic, stable isotope, and banding data reveal migratory connectivity and flyways in the northern Yellow Warbler (*Dendroica petechia*; *aestiva* group). *Ornithological Monographs*, 61, 29–78.
- Broughton, R. K., Hill, R. A., Freeman, S. N., Bellamy, P. E., Hinsley, S. A. (2012). Describing habitat occupation by woodland birds with territory mapping and remotely sensed data: an example using the Marsh Tit (*Poecile palustris*). *The Condor*, 114(4), 812–822.
- Buchan, C., Gilroy, J. J., Catry, I., Bustamante, J., Marca, A. D., Atkinson, P. W., González, J. M., Franco, A. M. A. (2021). Carryover effects of long-distance avian migration are weaker than effects of breeding environment in a partially migratory bird. *Scientific Reports*, 11(1), 935

BIBLIOGRAFÍA

- Buhnerkempe, M. G., Webb, C. T., Merton, A. A., Buhnerkempe, J. E., Givens, G. H., Miller, R. S., Hoeting, J. A. (2016). Identification of migratory bird flyways in North America using community detection on biological networks. *Ecological Applications*, 26(3), 740–751.
- Cabrera-Cruz, S. A., Cohen, E. B., Smolinsky, J. A., & Buler, J. J. (2020). Artificial light at night is related to broad-scale stopover distributions of nocturnally migrating landbirds along the Yucatan Peninsula, Mexico. *Remote Sensing*, 12(3), 395.
- Clegg, S. M., Kelly, J. F., Kimura, M., Smith, T. B. (2003). Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a neotropical migrant, Wilson's Warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology*, 12(4), 819–830.
- Clements, J. F. (2007). *The Clements Checklist of the World*. Cornell University Press, Nueva York.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Billerman, S. M., Fredericks, T. A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Sullivan, B. L., Wood, C. L. (2021). The eBird/Clements checklist of birds of the world: V2021 <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/> [Acceso 15 febrero 2022].
- Cohen, E. B., Hostetler, J. A., Hallworth, M. T., Rushing, C. S., Sillett, T. S., Marra, P. P. (2018). Quantifying the strength of migratory connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), 513–524.
- Coiffat, L., redfern, C. P., Bevan, R. M., Newton, J., Wolff, K. (2009). The use of intrinsic markers to study bird migration. *Ringing and Migration*, 24(3), 169-174.

- Contina, A., Alcantara, J. L., Bridge, E. S., Ross, J. D., Oakley, W. F., Kelly, J. F., Ruegg, K. C. (2019). Genetic structure of the Painted Bunting and its implications for conservation of migratory populations. *Ibis*, 161(2), 372–386.
- Cooper, N. W., Marra, P. P. (2020). Hidden Long-Distance Movements by a Migratory Bird. *Current Biology*, 30(20), 4056-4062.
- Cormier, R. L., Humple, D. L., Gardali, T., Seavy, N. E. (2013). Light-level geolocators reveal strong migratory connectivity and within-winter movements for a coastal California Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) population. *The Auk*, 130(2), 283–290.
- Cormier, R. L., Humple, D. L., Gardali, T., Seavy, N. E. (2016). Migratory connectivity of Golden-Crowned Sparrows from two wintering regions in California. *Animal Migration*, 3(1), 48–56.
- Crewe, T. L., Deakin, J. E., Beauchamp, A. T., Morbey, Y. E. (2019). Detection range of songbirds using a stopover site by automated radio-telemetry. *Journal of Field Ornithology*. 90(2), 176-189.
- Crick, H. Q. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146, 48–56.
- Culp, L. A., Cohen, E. B., Scarpignato, A. L., Thogmartin, W. E., Marra, P. P. (2017). Full annual cycle climate change vulnerability assessment for migratory birds. *Ecosphere*, 8(3), e01565.
- De Vries, M. A (2014). The effect of telemetric devices on the flight and swimming performance of birds. Tesis de Maestría. Utrecht University, Netherlands. pp. 5.

BIBLIOGRAFÍA

- Della Togna, G. (2008). Variabilidad genética y caracterización espermática de las poblaciones en cautiverio del Tapir Centroamericano (*Tapirus bairdii*) en Panamá. Tesis de Maestría. Universidad de Panamá, Panamá. pp. 57-62.
- Delmore, K. E., Fox, J. W., Inwin, D. E. (2012). Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1747), 4582–4589.
- Deppe, J. L., Ward, M. P., Bolus, R. T., Diehl, R. H., Celis-murillo, A., Zenzal, T. J., Moore, F. R., Benson, T. J., Smolinsky, J. A., Schofield, L. N., Enstrom, D. A., Paxton, E. H., Bohrer, G., Beveroth, T. A., Raim, A., Obringer, R. L., Delaney, D., Cochran, W. W. (2015). Fat, weather, and date affect migratory songbirds' departure decisions, routes, and time it takes to cross the Gulf of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(46), E6331–E6338.
- Dooley, E. (2008). The effects of anthropogenic ambient noise and habitat vegetation on Common Yellowthroat song. *Syracuse University Honors Program Capstone Projects*, 532, 1-32
- Doyle, J. M., Katzner, T. E., Roemer, G. W., Cain, J. W., Millsap, B. A., McIntyre, C. L., Sonsthagen, S. A., Fernandez, N. B., Wheeler, M., Bulut, Z., Bloom, P. H., Dewoody, J. A. (2016). Genetic structure and viability selection in the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), a vagile raptor with a Holarctic distribution. *Conservation Genetics*, 17(6), 1307-1322.
- Drake, A., Rock, C., Quinlan, S. P., Green, D. J. (2013). Carry-over effects of winter habitat vary with age and sex in Yellow Warblers *Setophaga petechia*. *Journal of Avian Biology*, 44(4), 321–330.

-
- Dunn, J. L., Alderfer, J. (2011). Common Yellowthroat, en: National Geographic Field Guide to the Birds of North America Sixth Edition. National Geographic Society, Washington, pp. 452–453
- Dunn, J. L., Garrett, K. (1997). Geographical Variation, en: A field guide to Warblers of North America. Houghton Mifflin Company, Nueva York, pp. 11–12.
- Dunn, P. O., Garvin, J. C., Whittingham, L. A., Freeman-Gallant, C. R., Hasselquist, D. (2010). Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the Common Yellowthroat. *Functional Ecology*, 24(1), 149–158.
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A., Freeman-Gallant, C. R., DeCoste, J. (2008). Geographic variation in the function of ornaments in the Common Yellowthroat *Geothlypis trichas*. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 66–72.
- Earl, D. A., VonHoldt B.M. (2012). Structure Harvester: a website and program for visualizing Structure output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361.
- eBird. (2021a). 2021 eBird taxonomy update - complete. https://ebird.org/news/2021-ebird-taxonomy-update?_hstc=65717809.450bfdb7c9c294d7034941404ef8478b.1644393059995.1645506396167.1645512333403.5&_hssc=65717809.1.1645512333403&_hsfp=3624878759&_gl=1*5mhr10*_ga*MjQ2Njk3NzgzLjE2NDQzOTMwNTk.*_ga_QR4NVXZ8BM*MTY0NTUxMjMzMi41LjAuMTY0NTUxMjMzMi42MA..#_ga=2.6624306.1258961168.1645506395-246697793.1644393059 [Acceso 19 febrero 2022].
- eBird. (2021b). Clements Checklist Introduction. <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/> [Acceso 19 febrero 2022].
-

BIBLIOGRAFÍA

- eBird. (2021c). The eBird Taxonomy. <https://ebird.org/science/use-ebird-data/the-ebird-taxonomy> [Acceso 19 febrero 2022].
- Escalante, P., Márquez-Valdelamar, L., De La Torre, P., Laclette, J. P., Klicka, J. (2009). Evolutionary history of a prominent North American warbler clade: The *Oporornis-Geothlypis* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 668–678.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software S: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620.
- Faaborg, J., Holmes, R. T., Anders, A. D., Bildstein, K. L., Dugger, K. M., Gauthreaux, Jr, S. A., Heglund, P., Hobson, K. A., Jahn, A. E., Johnson, D. H., Latta, S. C., Levey, D. J., Marra, P. P., Merkord, C. L., Nol, E., Rothstein, S. I., Sherry, T. W., Sillett, T. S., Thompson III, F. R., Warnock, N. (2010a). Recent advances in understanding migration systems of New World land birds. *Ecological Monographs*, 80(1), 3–48.
- Faaborg, J., Holmes, R. T., Anders, A. D., Bildstein, K. L., Dugger, K. M., Gauthreaux, S. A., Heglund, P., Hobson, K. A., Jahn, A. E., Johnson, D. H., Latta, S. C., Levey, D. J., Marra, P. P., Merkord, C. L., Nol, E., Rothstein, S. I., Sherry, T. W., Sillett, T. S., Thompson III, F. R., Warnock, N. (2010b). Conserving migratory land birds in the New World: do we know enough?. *Ecological Applications*, 20(2), 398–418.
- FAO (2010). Marcadores moleculares: una herramienta para explorar la diversidad genética <https://www.fao.org/3/a1250s/a1250s17.pdf> [Acceso 10 febrero 2022].
- Fayet, A. L. (2020). Exploration and refinement of migratory routes in long-lived birds. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 16–19.

- Finch, T., Butcher, S. J., Franco, A. M. A., Cresswell, W. (2017). Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 662–673.
- Foden, W. B., Young, B. E., Akçakaya, H. R., Garcia, R. A., Hoffmann, A. A., Stein, B. A., Thomas, C. D., Wheatley, C. J., Bickford, D., Carr, J. A., Hole, D. G., Martin, T. G., Pacifici, M., Pearce-Higgins, J. W., Platts, P. J., Visconti, P., Watson, J. E. M., Huntley, B. (2018). Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary reviews: climate change*, 10(1), e551.
- Ford, M. J., Teel, D., Van Doornik, D. M., Kuligowski, D., Lawson, P. W. (2004). Genetic population structure of central Oregon Coast Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Conservation Genetics*, 5(6), 797–812.
- Frankham, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29(1), 305–327.
- Frankham, R. (2003). Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus Biologies*, 326(1), 22–29.
- Frankham, R. (2010). Where are we in conservation genetics and where do we need to go? *Conservation Genetics*, 11(2), 661–663.
- Gardali, T., Seavy, N. E., DiGaudio, R. T., Comrack, L. A. (2012). A climate change vulnerability assessment of California's at-risk birds. *PLoS ONE*, 7(3), e29057.
- Garvin, M. R., Saitoh, K., Gharrett, A. J. (2010). Application of single nucleotide polymorphisms to non-model species: a technical review. *Molecular Ecology Resources*, 10(6), 915–934.

BIBLIOGRAFÍA

- Gill-Langarica, H. R., Mayek-Pérez, N. (2008). Los marcadores moleculares en el mejoramiento genético de la resistencia a enfermedades del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): aplicaciones y perspectivas. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 26(2), 164–176.
- Gray, L. J. (1993). Response of insectivorous birds to emerging aquatic insects in riparian habitats of a tallgrass prairie stream. *American Midland Naturalist*, 129, 288–300.
- Gunnarsson, T. G., Gill, J. A., Newton, J., Potts, P. M., Sutherland, W. J. (2005). Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1578), 2319–2323.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R., Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 4–18.
- Heckscher, C. M., Taylor, S. M., Fox, J. W., Afanasyev, V. (2011). Veery (*Catharus fuscescens*) wintering locations, migratory connectivity, and a revision of its winter range using geolocator technology. *The Auk*, 128(3), 531–542.
- Heglund, P. J., Skagen, S. K. (2005). Ecology and physiology of en route nearctic-neotropical migratory birds: a call for collaboration. *The Condor*, 107(2), 193–196.
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3), 314–326.
- Hobson, K. A. (2003). Making migratory connections with stable isotopes, en: *Avian Migration*, Berthold, P., Gwinner E., Sonnenschein, E. (Ed.). Springer, Nueva York, pp. 379-391.

- Hobson, K. A. (2007). Isotopic tracking of migrant wildlife, en: *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Michener R., Lajtha K. (Ed.), Blackwell Publishing, Massachusetts, pp. 155–175
- Hobson, K. A., Van Wilgenburg, S. L., Faaborg, J., Toms, J. D., Rengifo, C., Sosa Llanes, A., Aubry, Y., Brito Aguilar, R. (2014). Connecting breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopes: a call for an isotopic atlas of migratory connectivity. *Journal of Field Ornithology*, 85(3), 237–257.
- Hobson, K. A., Van Wilgenburg, S. L., Roth, A. M., Bennet, R. E., Bayly, N. J., Chavarría-Duriaux, L., Colorada, G. J., Elizondo, P., Rengifo, C. G., Ritterson, J. D. (2016). Golden-Winged Warbler migratory connectivity derived from stable isotopes. *Studies in Avian Biology*, 49, 193-203.
- Howell, S. N., Webb, S. (1995). Genus *Geothlypis*, en: *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, California, pp. 549–652.
- Hughes, R. G. (2004). Climate change and loss of saltmarshes: consequences for birds. *Ibis*, 146, 21–28.
- Imlay, T. L., Hobson, K. A., Roberto-Charron, A., Leonard, M. L. (2018). Wintering areas, migratory connectivity, and habitat fidelity of three declining nearctic-neotropical migrant swallows. *Animal Migration*, 5(1), 1–16.
- Jakobsson, M., Rosenberg, N. A. (2007). Clump: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14), 1801–1806.

BIBLIOGRAFÍA

- Jones, J. (2001). Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk*, 118(2), 557–562.
- Jones, J., Norris, D. R., Girvan, M. K., Barg, J. J., Kyser, T. K., Robertson, R. J. (2008). Migratory connectivity and rate of population decline in a vulnerable songbird. *The Condor*, 110(3), 538–544.
- Jones, N., Ougham, H., Thomas, H. (1997). Markers and mapping: we are all geneticists now. *The New Phytologist*, 137(1), 165–177.
- Kelly, J. F., Hutto, R. L. (2005). An east-west comparison of migration in North American wood warblers. *The Condor*, 107(2), 197–211.
- Kelly, J. P., Wood, C. (1996). Diurnal, intraseasonal, and intersexual variation in foraging behavior of the Common Yellowthroat. *The Condor*, 98(3), 491–500.
- Khlestkina, E. K. (2014). Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 4(3), 236–244.
- Kim, D., Langmead, B., Salzberg, S. L. (2015). HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements. *Nature Methods*, 12(4), 357–360.
- Klassen, R. H., Hake, M., Strandberg, R., Koks, B. J., Trierweiler, C., Exo, K.-M., Bairlein, F., Alerstam, T. (2014). When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 176–184.
- Klicka, B. L., Kus, B. E., Title, O. P., Burns, K. J. (2016). Conservation genomics reveals multiple evolutionary units within Bell's Vireo (*Vireo bellii*). *Conservation Genetics*, 17, 455–471.

-
- Korneliusson, T. S., Albrechtsen, A., Nielsen, R. (2014). ANGSD: Analysis of next generation sequencing data. *BMC Bioinformatics*, 15(1), 1–13.
- Kramer, G. R., Andersen, D. E., Buehler, D. A., Wood, P. B., Peterson, S. M., Lehman, J. A., Aldinger, K. R., Bulluck, L. P., Harding, S., Jones, J. A., Loegering, J. P., Smalling, C., Vallender, R., Streby, H. M. (2018). Population trends in *Vermivora* warblers are linked to strong migratory connectivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(14), E3192–E3200.
- Kraus, R.H., Kerstens, H., Hooft, O. V., Crooijams, R., Van Der Poel, J. J., Elmberg, J., Vignal, A., Huang, Y., Li, N., Prins, H., Groenen, M. (2011). *BMC Genomics*, 12(150), 1-11.
- Krebs, C. J. (2009). Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance, Wilbur B. (ed.). Pearson Benjamin Cummings, California, pp. 5.
- La Sorte, F. A., Fink, D., Hochachka, W. M., DeLong, J. P., Keeling S. (2013). Population-level scaling of avian migration speed with body size and migration distance for powered fliers. *Ecology*, 94(8), 1839–1847.
- La Sorte, F. A., Fink, D., Hochachka, W. M., Farnsworth, A., Rodewald, A. D., Rosenberg, K. V., Sullivan, B. L., Winkler, D. W., Wood, C., Kelling, S. (2014). The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography*, 41(9), 1685-1696.
- Lam, T. T.Y., Ip, H. S., Ghedin, E., Wentworth, D. E., Halpin, R. A., Stockwell, T. B., Spiro, D. J., Dusek, R. J., Borner, J. B., Hoskins, J., Bales, B. D., Yparraguirre, D. R., Holmes, E. C. (2012). Migratory flyway and geographical distance are barriers to the gene flow of influenza virus among North American birds. *Ecology Letters*, 15(1), 24–33.

BIBLIOGRAFÍA

- Larison, B., Lindsay, A. R., Bossu, C., Sorenson, M. D., Kaplan, J. D., Evers, D. C., Paruk, J., Dacosta, J. M., Smith, T. B., Ruegg, K. (2021). Leveraging genomics to understand threats to migratory birds. *Evolutionary Applications*, 14(6), 1646–1658.
- Larkin, J. L., Raybuck, D., Roth, A., Chavarría-Duriaux, L., Duriaux, G., Siles, M., Smalling, C. (2017). *Journal of Field Ornithology*, 88(3), 288-298.
- La Sorte, F. A. Fink, D., Hochachka, W. M., Farnsworth, A., Rodewald, A. D., Rosenberg, K. V., Sullivan, B. L., Winkler, D. W., Wood, C., Kelling, S. (2014). The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography*, 41(9), 1685-1696.
- Leal, A. (2013). Abundancia relativa y uso de hábitat de *Geothlypis speciosa* y *Geothlypis trichas* en el Lago Cuitzeo, Michoacán. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. pp. 29-30.
- Lisovski, S., Bauer, S., Briedis, M., Davidson, S. C., Dhanjal-Adams, K. L., Hallworth, M. T., Karagicheva, J., Meier, C. M., Merkel, B., Ouwehand, J., Pedersen, L., Rakhimberdiev, E., Roberto-Charron, A., Seavy, N. E., Summer, M. D., Taylor, C. M., Wotherspoon, S. J., Bridge, E. S. (2019). Light-level geolocator analyses: A user 's guide. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 221–236.
- Lisovski, S., Hewson, C., Klaassen, R., Korner-Nievergelt, F., Kristensen, M.W., Hahn, S. (2012). Geolocation by light: accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 603–612.
- Loiselle, C. (2001). *Geothlypis Trichas*, Common Yellowthroat https://animaldiversity.org/accounts/Geothlypis_trichas/ [Acceso 11 febrero 2022].

-
- López Ornat, A., Greenberg, R. (1990). Sexual segregation by habitat in migratory warblers in Quintana Roo, México. *The Auk*, 107(3), 539–543.
- Loss, S. R., Will, T., Marra, P. P. (2015). Direct mortality of birds from anthropogenic causes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 99–120.
- Lott, C. A., Meehan, T. D., Heath, J. A. (2003). Estimating the latitudinal origins of migratory birds using hydrogen and sulfur stable isotopes in feathers: influence of marine prey base. *Oecología*. 134(4), 505–510.
- Lovette, I. J., Clegg, S. M., Smith, T. B. (2004). Limited Utility of mtDNA Markers for determining connectivity among breeding and overwintering locations in three neotropical migrant birds. *Conservation Biology*, 18(1), 156–166.
- Lovette, I. J., Pérez-Emán, J. L., Sullivan, J. P., Banks, R. C., Fiorentino, I., Córdoba-Córdoba, S., Echeverry-Galvis, M., Barker, F. K., Burns, K. J., Klicka, J., Lanyon, S. M., Bermingham, E. (2010). A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(2), 753–770.
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598.
- MacArthur, R., Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 51(6), 1207–1210.
- Marra, P. P., Hunter, D., Perrault, A. M. (2011). Migratory connectivity and the conservation of migratory animals. *Environmental Law*, 41(2), 317–354.

BIBLIOGRAFÍA

- Marra, P. P., Cohen, E. B., Loss, S. R., Rutter, J. E., Tonra, C. M. (2015). A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology Letters*, 11(8), 20150552.
- Marra, P. P., Cohen, E., Harrison, A. L., Studds, C. E., Webster, M. (2018). Migratory connectivity, en: *Encyclopedia of Animal Behavior*, Chun, J. (Ed.). Academic Press, pp. 643–654
- Marra, P. P., Hobson, K. A., Holmes, R. T. (1998). Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282(5395), 1884–1886.
- Mazerolle, D. F., Hobson, K. A., Wassenaar, L. I. (2005). Stable isotope and band-encounter analyses delineate migratory patterns and catchment areas of white-throated sparrows at a migration monitoring station. *Oecología*, 144(4), 541–549.
- McKinnon, E. A., Fraser, K. C., Stutchbury, B. J. (2013). New discoveries in landbird migration using geolocators, and a flight plan for the future. *The Auk*, 130(2), 211–222.
- McKinnon, E. A., Love, O. P. (2018). Ten years tracking the migrations of small landbirds: lessons learned in the golden age of bio-logging. *The Auk: Ornithological Advances*, 135(4), 834–856
- McKinnon, E. A., Stanley, C. Q., Stutchbury, B. J. (2015). Carry-over effects of nonbreeding habitat on start-to-finish spring migration performance of a songbird. *PLoS ONE*, 10(11), e0141580.
- McMahon, B. J., Teeling, E. C., Hoglund, J. (2014). How and why should we implement genomics into conservation. *Evolutionary Applications*, 7(9), 999–1007.

-
- McNamara, J. M., Welham, R. K., Houston, A. I. (1998). The Timing of migration within the context of an annual routine. *Journal of Avian Biology*, 29(4), 416.
- McWilliams, S. R., Karasov, W. H. (1998). Test of a digestion optimization model: effects of costs of feeding on digestive parameters. *Physiological Zoology*, 71(2), 168–178.
- 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 and Integrative Physiology*, 128(3), 579–593.
- McWilliams, S. R., Karasov, W. H. (2014). Spare capacity and phenotypic flexibility in the digestive system of a migratory bird: defining the limits of animal design. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1783), 20140308.
- Mehlman, D. W., Mabey, S. E., Ewert, D. N., Duncan, C., Abel, B., Cimprich, D., Sutter, R. D., Woodrey, M. (2005). Conserving stopover sites for forest-dwelling migratory landbirds. *The Auk*, 122(4), 1281–1290.
- Milá, B., Clegg, S. M., Kimura, M., Ruegg, K., Lovette, I., Smith, T. B. (2005). Linking breeding and overwintering areas of five nearctic-neotropical migratory passerines using molecular genetic markers. *USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-19*, 191, 889–892.
- Miller, M. W., Pearlstine, E. V., Dorazio, R. M., Mazzotti, F. J. (2011). Occupancy and abundance of wintering birds in a dynamic agricultural landscape. *The Journal of Wildlife Management*, 75(4), 836–847.

BIBLIOGRAFÍA

- Monroy-Vilchis, O. (2005). Causas de pérdida de diversidad biológica. *Cuadernos de Biodiversidad*, 17, 9.
- Moore, F. R. (2000). Stopover ecology of nearctic-neotropical landbird migrants: habitat relations and conservation implications. *Studies in Avian Biology*, Kansas, pp. 1-3.
- Moran, B. M., Anderson, E. C. (2019). Bayesian inference from the conditional genetic stock identification model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(4), 551–560.
- Nardelli, M., Túnez, J. I. (2017). Aportes de la genética de la conservación al estudio de los mamíferos neotropicales: revisión y análisis crítico. *Ecología Austral*, 27(3), 421–436.
- National Audubon Society (s.f.). Flyways of the Americas <https://www.audubon.org/birds/flyways> [Acceso 11 febrero 2022].
- Newton, I. (2007). Population Limitation in birds: the last 100 years. *British Birds*, 100(9), 518–539.
- Newton, I. (2008). The migration ecology of birds. Academic Press, California, pp. 777-780.
- Ng, E. Y., Garg, K. M., Low, G. W., Chattopadhyay, B., Oh, R. R., Lee, J. G., Rheindt, F. E. (2017). Conservation genomics identifies impact of trade in a threatened songbird. *Biological Conservation*, 214, 101–108.
- Norris, D. R. (2005). Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, 109(1), 178–186.

- Norris, D. R., Marra, P. P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 109, 535–547.
- Norris, D. R., Marra, P. P., Bowen, G. J., Ratcliffe, L. M., Royle, J. A., Kyser, T. K. (2006). Migratory connectivity of a widely distributed songbird, the American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Ornithological Monographs*, 61, 14–28.
- North American Banding Council (2003). Manual para anillar paseriformes y cuasipaseriformes del anillador de Norteamérica (excluyendo colibríes y búhos) <https://nabanding.net/wp-content/uploads/2021/07/Paseriformes-y-Cuasipaseriformes-2001.pdf> [Acceso 30 noviembre 2020].
- Ocampo-Peñuela, N. (2010). El fenómeno de la migración en aves: una mirada desde la Orinoquia. *Orinoquia*, 14(2), 188–200.
- Ouborg, N. J., Pertoldi, C., Loeschcke, V., Bijlsma, R. K., Hedrick, P. W. (2010). Conservation genetics in transition to conservation genomics. *Trends in Genetics*, 26(4), 177–187.
- Paxton, K. L., Moore, F. R. (2015). Carry-over effects of winter habitat quality on en route timing and condition of a migratory passerine during spring migration. *Journal of Avian Biology*, 46(5), 495–506.
- Petit, D. R. (1989). Weather-dependent use of habitat patches by wintering woodland birds. *Journal of Field Ornithology*, 60(2), 241–247.
- Piakowski, V. D., Teul, M., Cal, R. N., Williams, K. M. (2005). Habitat associations of neotropical migrants in Belize, Central America, during the non-breeding season. *The Passenger Pigeon*, 67(1), 61–76.

BIBLIOGRAFÍA

- Primmer, C. R. (2009). From conservation genetics to conservation genomics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1), 357–368.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959.
- Pulido, F. (2007). The genetics and evolution of avian migration. *BioScience*, 57(2), 165–174.
- Pyle, P. (1997). Common Yellowthroat, en: Identification guide to North American birds, part I. State Creek Press, California, pp. 510–513.
- R Core Team (2020). R: a language and environment for statistical computing <http://www.r-project.org>.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., Milá, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. *USDA Forest Service General Technical Report, PSW-GTR-159*, 1–46.
- Rappole, J. H., Tipton, A. R. (1991). New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. *Journal of Field Ornithologist*, 32(3), 335-337.
- Rempel, R. S., Hornseth, M. L. (2017). Binational climate change vulnerability assessment of migratory birds in the Great Lakes Basins: tools and impediments. *PLoS ONE*, 12(2), e0172668.
- Reudink, M. W., Marra, P. P., Kyser, T. K., Boag, P. T., Langin, K. M., Ratcliffe, L. M. (2009). Non-breeding season events influence sexual selection in a long-distance migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1662), 1619–1626.

-
- Robinson, W.D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shaumoun-Baranes, J., Thorup, K., diehl, R. H., Kunz, T. H., Mabey, S., Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(7), 354-361.
- Rockwell, S. M., Wunderle Jr., J. M., Sillett, T. S., Bocetti, C. I., Ewert, D. N., Currie, D., White, J. D., Marra, P. P. (2016). Seasonal survival estimation for a long- distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia*, 183(3), 715–726.
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., & Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120–124.
- Roy, C. L., Butler, C. J., Haynie, M. L. (2013). Brownsville Common Yellowthroats maintain genetic diversity in a fragmented landscape. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125(2), 402–406.
- Ruegg, K., Bay, R. A., Anderson, E. C., Saracco, J. F., Harrigan, R. J., Whitfield, M., Paxton, E. H., Smith, T. B. (2018). Ecological genomics predicts climate vulnerability in an endangered southwestern songbird. *Ecology Letters*, 21(7), 1085–1096.
- Ruegg, K. C., Anderson, E. C., Paxton, K. L., Apkenas, V., Lao, S., Siegel, R. B., Desante, D. F., Moore, F., Smith, T. B. (2014). Mapping migration in a songbird using high-resolution genetic markers. *Molecular Ecology*, 23(23), 5726–5739.
- Ruegg, K. C., Bossu, C. M., Rajbhandary, J., Fuller, T., Harrigan, R., Smith, T. (2020). A genoscape framework for assessing the population-level impacts of renewable energy development on migratory bird species in California. *California Energy Commission*, CEC-500-2020-036, B1-B3.

BIBLIOGRAFÍA

- Ruegg, K. C., Harrigan, R. J., Saracco, J. F., Smith, T. B., Taylor, C. M. (2020). A genoscape-network model for conservation prioritization in a migratory bird. *Conservation Biology*, 34(6), 1482–1491.
- Runge, M. C., Marra, P. P. (2005). Modeling seasonal interactions in the population dynamics of migratory birds, en: *Birds of Two Worlds - The Ecology and Evolution of Migration*, Greenberg R., Marra, P. P. (Ed.). The Johns Hopking University Press, Baltimore, pp. 375-389.
- Rush, S. A., Soehren, E. C., Woodrey, M. S., Graydon, C. L., Cooper, R. J. (2009). Occupancy of select marsh birds within northern Gulf of Mexico tidal marsh: Current estimates and projected change. *Wetlands*, 29(3), 798–808.
- Rushing, C. S., Ryder, T. B., Saracco, J., Marra, P. P. (2014). Assessing migratory connectivity for a long-distance migratory bird using multiple intrinsic markers. *Ecological Applications*, 24(3), 445-456.
- Russello, M., Amato, G., DeSalle, R., Knapp, M. (2020). Conservation genetics and genomics. *Genes*, 11(3), 318.
- Ryder, T. B., Fox, J. W., Marra, P. P. (2011). Estimating migratory connectivity of Gray Catbirds (*Dumetella carolinensis*) using geolocator and mark-recapture data. *The Auk*, 128(3), 448–453.
- Salomonsen, F. (1955). The evolutionary significance of bird-migration. In *Biologiske Meddelelser* (Vol. 22, Issue 6). <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1936.tb03204.x>
- Şekercioğlu, Ç. H., Primack, R. B., Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, 148 (1), 1–18.

-
- Shafer, A. B., Wolf, J. B., Alves, P. C., Bergstro, Bruford, M. W., Brannstrom, I., Colling, G., Dalén, L., De Meester, L., Ekblom, R., Fawcett, K. D., Fior, S., Hajibabaei, M., Hill, J. A., Hoebel, A. R., Hoglund, J., Jensen, Johannes, K., Kristenser, T.N., Krutzen, M., McKay, J.K., Norman, A.J., Ogden, R., Osterling, E. M., Ouborg, N. J., Poccolo, J., Popovic, D., Primmer, C. R., Reed, F. A., Roumet, M., Salmons, J., Schenekar, T., Schwartz, M. K., Segelbacher, G., Senn, H., Thaulow, J., Valtonen, M., Veale, A., Vergeer, P., Vijay, N., Vilá, C., Weissenteiner, M., Wennerstrom, L., Wheat, C. W., Zielinski, P. (2015). Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(2), 78-87.
- Shaklee, J. B., Beacham, T. D., Seeb, L., White, B. A. (1999). Managing fisheries using genetic data: case studies from four species of Pacific Salmon. *Fisheries Research*, 43, 45–78.
- Sherry, T. W., Holmes, R. T. (1996). Winter habitat quality, population limitation, and conservation of neotropical-nearctic migrant birds. *Ecology*, 77(1), 36–48.
- Sibley, D. A. (2014). Common Yellowthroat. In *The Sibley Guide to Birds* (2nd ed., p. 480). Knopf.
- Slingenberg, A., Braat, L., Windt, H., Rademaekers, K., Eichler, L., Turner, K. (2009). Study on understanding the causes of biodiversity loss and the policy assessment framework. *European Commission Directorate-General for Environment*, 13-16.
- Smith, T. B., Clegg, S. M., Kimura, M., Ruegg, K. C., Mila, B., Lovette, J. I. (2005). Molecular genetic approaches to linking breeding and overwintering areas in five neotropical migrant passerines, en: *Birds of Two Worlds - The Ecology and Evolution of Migration*, Greenberg R., Marra, P. P. (Ed.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 222–234.

BIBLIOGRAFÍA

- Smolinsky, J. A., Diehl, R. H., Radzio, T. A., Delaney, D. K., Moore, F. R. (2013). Factors influencing the movement biology of migrant songbirds confronted with an ecological barrier. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 2041–2051.
- Sokolov, L. V. (2011). Modern Telemetry : New possibilities in ornithology. *Biology Bulletin*, 38(9), 885–904.
- Solórzano, S., Baker, A. J., Oyama, K. (2004). Conservation priorities for Resplendent Quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control-region sequences. *The Condor*, 106(3), 449–456.
- Solórzano, S., García-Juárez, M., Oyama, K. (2009). Genetic diversity and conservation of the Resplendent Quetzal *Pharomachrus mocinno* in Mesoamerica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(1), 241–248.
- Somershoe, S. G., Brown, C. R., Poole, R. T. (2009). Winter site fidelity and over-winter site persistence of passerines in Florida. *Wilson Ornithological Society*, 121(1), 119–125.
- Somveille, M., Rodrigues, A.S., Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 664-674.
- Somveille, M. (2016). The global ecology of bird migration: patterns and processes. *Frontiers of Biogeography*, 8(3), e32694,.
- Somveille, M., Rodrigues, A. S., Manica, A. (2018). Energy efficiency drives the global seasonal distribution of birds. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 962–969.
- Somveille, M., Bay, R. A., Smith, T. B., Marra, P. P., Ruegg, K. C. (2021). A general theory of avian migratory connectivity. *Ecology Letters*, 24(9), 1848–1858.

- Soulé, M. E. (1985). What is conservation biology? *Bioscience*, 35(11), 727–734.
- Studds, C. E., Wunderle Jr., J. M., Marra, P. P. (2021). Strong differences in migratory connectivity patterns among species of neotropical-nearctic migratory birds revealed by combining stable isotopes and abundance in a Bayesian assignment analysis. *Journal of Biogeography*, 48(7), 1746–1757.
- Stutchbury, B. J., Tarof, S. A., Done, T., Gow, E., Kramer, P. M., Tautin, J., Fox, J. W., Afanasyev, V. (2009). Tracking long-distance songbird migration by using geolocators. *Science*, 323(5916), 896.
- The Institute for Bird Populations. (s.f.). MAPS: Monitoring Avian Productivity and Survivorship <https://www.birdpop.org/pages/maps.php> [Acceso 25 abril 2022].
- The Institute for Bird Populations. (2022). MoSI: El monitoreo de sobrevivencia invernal <https://www.birdpop.org/pages/mosiSpanish.php> [Acceso 14 marzo 2022].
- Thorup, K., Korner-Nievergelt, F., Cohen, E. B., Baillie, S. R. (2014). Large-scale spatial analysis of ringing and re-encounter data to infer movement patterns: a review including methodological perspectives. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(12), 1337–1350.
- Tonra, C. M., Hallworth, M. T., Boves, T. J., Reese, J., Bulluck, L. P., Johnson, M., Viverette, C., Percy, K., Ames, E. M., Matthews, A., Slevin, M. C., Wilson, R. R., Johnson, E. I. (2019). Concentration of a widespread breeding population in a few critically important nonbreeding areas: migratory connectivity in the Prothonotary Warbler. *The Condor*, 121(2), 1–15.

BIBLIOGRAFÍA

- Torres-Dowdall, J., Farmer, A., Bucher, E. H. (2006). Uso de isótopos estables para determinar conectividad migratoria en aves: alcances y limitaciones. *El Hornero*, 21(2), 73–84.
- US Forest Service Northern Research Station (2014). Full-life-cycle bird conservation requires full-life-cycle research. *Research Review*, 23, 1-6.
- Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Osváth, G., Erritzøe, J., Møller, A. P. (2016). Morphological adaptations to migration in Birds. *Evolutionary Biology*, 43(1), 48–59.
- Valdez-Juárez, S. O., Drake, A., Kardynal, K. J., Hobson, K. A., Krebs, E. A., Green, D. J. (2018). Use of natural and anthropogenic land cover by wintering Yellow Warblers: the influence of sex and breeding origin. *The Condor: Ornithological Applications*, 120(2), 427–438.
- Van Perlo, B. (2006). *Gephlypis trichas*, en: *Birds of México and Central America*. Princeton University Press, Nueva Jersey, pp. 84.
- Veen, T. (2013). Unravelling migratory connections: the next level. *Molecular Ecology*, 22(16), 4144–4146.
- Vignal, A., Milan, D., SanCristobal, M., Eggen, A. (2002). A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetic Selection Evolution*, 34(3), 275–305.
- Waller, E. K., Crimmins, T. M., Walker, J. J., Posthumus, E. E., Weltzin, J. F. (2018). Differential changes in the onset of spring across US National Wildlife Refuges and North American migratory bird flyways. *PLoS ONE*, 13(9), e0208348.

-
- Wang, J., Lin, M., Crenshaw, A., Hutchinson, A., Hicks, B., Yeager, M., Berndt, S., Huang, W., Hayes, R. B., Chanock, S. J., Jones, R. C., Ramakrishnan, R. (2009). High-throughput single nucleotide polymorphism genotyping using nanofuidic Dinamic Arrays. *BMC Genomics*, 10(1), 1–13.
- Warnock, N., Takekawa, J. Y. (2003). Use of radio telemetry in studies of shorebirds: past contributions and future directions. *Wader Study Group Bulletin*, 100, 1-14.
- Waser, P. M., Strobeck, C. (1998). Genetic signatures of interpopulation dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(2), 43–44.
- Wassenaar, L. I., Hobson, K. A. (2001). A stable-isotope approach to delineate geographical catchment areas of avian migration monitoring stations in North America. *Environmental Science and Technology*, 35(9), 1845–1850.
- Webster, M. S., Marra, P. P. (2005). The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions, en: *Birds of Two Worlds - The Ecology and Evolution of Migration*, Greenberg R., Marra, P. P. (Ed.). The Johns Hopking University Press, Baltimore, pp. 199–209.
- Webster, M. S., Marra, P. P., Haig, S. M., Bensch, S., Holmes, R. T. (2002). Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(2), 76–83.
- Whitney, K. (2021). Bird banding and the environmental humanities: institutions, intersubjectivities, and the phenomenological method of Margaret Morse Nice. *Environmental Humanities*, 13(1), 113–135.
- Wink, M. (2006). Use of DNA markers to study bird migration. *Journal of Ornithology*, 147(2), 234–244.

BIBLIOGRAFÍA

Witynski, M. L., Bonter, D. N. (2018). Crosswise migration by Yellow Warblers, nearctic-neotropical passerine migrants. *Journal of Field Ornithology*, 89(1), 37–46.

Woodrey, M. S. (2000). Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants. *Studies in Avian Biology*, 20, 43–52.

Zenzal Jr., T. J., Diehl, R. H., Moore, F. R. (2014). The impact of radio-tags on Ruby-Throated Hummingbirds (*Archilochus colubris*). *The Condor Ornithological Applications*, 116(4), 518–526.