



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Patrones temporales de comunidades de aves migratorias asociados con la productividad de diferentes hábitats en la península de Yucatán**

Tesis que presenta

Aldo Iván Echeverría Caro

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2019



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 del Licenciado en Biología **Aldo Iván Echeverría Caro** titulado **“Patrones temporales de comunidades de aves migratorias asociados con la productividad de diferentes hábitats en la península de Yucatán”** que fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, línea de investigación: Cambio Global en Ecosistemas Neo-Tropicales, del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección 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. Clélia De la Peña Seaman  
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 02 de septiembre de 2019



Mérida, Yucatán, México, a 02 de Septiembre de 2019

### **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación 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 registrarán 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.



---

Aldo Iván Echeverría Caro



ESTE TRABAJO SE LLEVÓ A CABO EN LA UNIDAD DE RECURSOS NATURALES DEL CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, BAJO LA DIRECCIÓN DEL DR. RICHARD EVAN FELDMAN.





## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director de tesis, el Dr. Richard Feldman, por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. José Luis Hernández Estefanoni, y el Dr. Carlos Yáñez Arenas, por todos los comentarios que ayudaron a mejorar el trabajo, así como un agradecimiento al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, por sus comentarios y correcciones.

Al Consejo Nacional De Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca núm. 619222, la cual me permitió realizar mis estudios de posgrado.

A mi familia, por todo el apoyo y paciencia que han tenido conmigo.

A mi novia Vanessa, que siempre me ha apoyado y motivado en todo lo que hago y esta no es la excepción.

A mis amigos y compañeros del grupo de trabajo, Gerardo Linares, Zeydi Miam, Emely Matú, Beatriz Morales, Alejandro Medina, Davira Palma, por su apoyo y sus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al técnico Alfredo Dorantes, por sus comentarios hacia este trabajo, y por compartir su conocimiento en aves conmigo.

A mis amigos y compañero del CICY quienes me brindaron su amistad, apoyo y comentarios hacia este trabajo, en especial a Iván Tamayo, Elia Ku, Julio Salas, Pedro Ruiz, Christian Tun, Dinosca Rondon, Claudia Ramirez, Eduardo Chavez, Irving Saenz, Gerardo Carrillo, Astrid Huechacona, Stephanie George, Hernán Morffi, Gabriela Palomeque, y a todos los compañeros de recursos naturales que me feto mencionar.

Por ultimo, un especial agradecimiento a toda la gente que utiliza las plataformas de ciencia ciudadana y sube datos, sin ellos no hubiera sido posible la realización de este trabajo. Asi como hacer una invitación a promover la utilización de estas plataformas.



## **DEDICATORIA**

A las personas que siempre me han apoyado y motivado en la vida, a mi familia.

A mi novia por ser paciente y apoyarme siempre



**ÍNDICE**

**INTRODUCCIÓN..... 1**

**CAPÍTULO I ..... 3**

**ANTECEDENTES ..... 3**

**1.1. GRANDES BASES DE DATOS ..... 3**

**1.2.FORMAS DE MEDIR LA DIVERSIDAD ALFA ..... 4**

**1.3. USO DE LOS HABITATS DE LA PENINSULA DE YUCATÁN ..... 8**

**1.4.LA MIGRACION Y SU REALACIÓN CON LOS RECURSOS ..... 12**

**1.5. COMO MEDIR LA PRODUCCTIVIDAD ..... 15**

**JUSTIFICACIÓN. .... 19**

**PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN..... 22**

**HIPÓTESIS ..... 22**

**PREDICCIONES ..... 22**

**OBJETIVO GENERAL. .... 23**

**OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... 23**

**CAPÍTULO II ..... 25**

**MATERIALES Y MÉTODOS..... 25**

**2.1. DATOS DE AVES: PROGRAMA DE EBIRD..... 25**

**2.2.CLASIFICACIÓN DEL HÁBITAT ..... 29**

**2.3. DISTANCIA A LA COSTA ..... 32**

<b>2.4. PRODUCTIVIDAD PROMARIA DEL HABITAT .....</b>	<b>32</b>
<b>2.5. ANALISIS DE DATOS .....</b>	<b>33</b>
<b>CAPITULO III .....</b>	<b>37</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>37</b>
<b>CAPITULO IV.....</b>	<b>43</b>
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>43</b>
<b>CAPÍTULO V .....</b>	<b>51</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS .....</b>	<b>51</b>
<b>5.1. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>51</b>
<b>5.2. PERSPECTIVAS .....</b>	<b>53</b>
<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>55</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>75</b>

**ÍNDICE DE FIGURAS**

Figura 1 .....	31
Figura 2 .....	40
Figura 3 .....	41
Figura 4 .....	42
Figura 5 .....	77
Figura 6 .....	79
Figura 7 .....	80
Figura 8 .....	80
Figura 9 .....	81
Figura 10 .....	83
Figura 11 .....	84
Figura 12 .....	85
Figura 13 .....	86

---

---



**INDICE DE TABLAS**

Tabla 1 .....	82
Tabla 2.....	87
Tabla 3.....	88
Tabla 4.....	89
Tabla 5.....	91

---

---

**RESUMEN**

Uno de los desafíos más grandes de la ecología es descifrar qué factores determinan los patrones generales de la riqueza de especies. Durante la migración de las aves, esto se complica debido a que la riqueza de especies está sujeta a los cambios temporales en el ambiente. Así, durante la migración de otoño la riqueza de especies de aves aumenta en los sitios donde pasan el invierno. Por otro lado, en primavera cuando las especies migratorias regresan al norte a reproducirse se espera una reducción en la riqueza de especies en estos mismos sitios. Sin embargo, la tasa de pérdida o ganancia de especies puede variar según los recursos disponibles y la distancia a la costa de cada hábitat. En este estudio, utilizamos datos de eBird para la Península de Yucatán y datos de NDVI derivados de imágenes MODIS entre los años 2009 a 2016 para conocer si el cambio en la riqueza de especies durante la migración: 1) difiere entre hábitats de diferentes tipos, con diferente productividad primaria (NDVI) y distancia a la costa y 2) si además difiere entre las épocas de migración de primavera y otoño. Estudiar los patrones resultantes de la migración en la península aporta información a los trabajos ya realizados para climas templados, y amplía la perspectiva macroecológica del proceso de migración en el trópico. Los resultados muestran que el modelo para evaluar la distancia a la costa estimó un mayor número de especies y con menor error para los sitios cercanos a la costa en comparación con el modelo para evaluar el NDVI y el modelo para evaluar el Hábitat, al inicio de la migración de otoño y al final de la migración de primavera. No obstante, al final de la temporada de otoño y principio de la primavera; los tres modelos tuvieron estimaciones parecidas. Esto parece mostrar que las especies migratorias hacen escala en los hábitats de manglar cuando llegan a la península y antes de regresar a los sitios de reproducción en Estados Unidos y Canadá aun presentando menos recursos que los tipos de selva de la Península de Yucatán. En general, los resultados de este trabajo muestran una relación positiva entre el NDVI y la riqueza de especies en ambas temporadas de migración (otoño y primavera); mientras que la distancia a la costa presentó una relación negativa al inicio del otoño y al final de la primavera. Finalmente, este es el primer trabajo a escala macro durante la migración de aves en la península y puede servir para complementar otros estudios acerca de aves migratorias; y aportar información que ayude a la toma de decisiones en relación a la creación y conservación de áreas naturales importantes para las aves.



---

---



**ABSTRACT**

One of the biggest challenges in ecology is to decipher the main factors that predict the general patterns of species richness. For birds during migration this is further complicated because species richness is subject to temporary changes in the environment. During autumn migration, bird species richness increases in places where they spend the winter. On the other hand, in spring when the migratory species return to the north to breed; a reduction in species richness is expected in these same sites. However, the rate of species loss or gain may vary depending on available resources and distance to the coast of each habitat. In this study, we used eBird data from the Yucatan Peninsula and MODIS productivity data between 2009 to 2016 to study if the change in species richness during migration 1) differs between different types of habitats with different productivities and distances to the coast and 2) if it also differs between the spring and autumn migration seasons. Studying the patterns resulting from migration in the Yucatán Peninsula would provide additional information to the work already done for temperate climates, and broadens the macroecological perspective of the migration process in the tropics. The results show that the model to evaluate the distance to the coast estimated a greater number of species and with less error for the sites near the coast compared to the model to evaluate the NDVI and the model to evaluate the Habitat, at the beginning of the autumn migration and at the end of the spring migration. However, at the end of the fall season and at the beginning of spring; all three models had similar estimates. This seems to show that migratory species make a stopover in mangrove habitats when they arrive on the Yucatán Peninsula and before returning to the breeding sites in the United States and Canada even though those habitats have fewer resources than the Yucatán Peninsula forest types. In general, the results of this work show a positive relationship between the NDVI and the species richness in both migration seasons (spring and autumn); while the distance to the coast presented a negative relationship at the beginning of autumn and at the end of spring. Finally, this is the first work on a macro scale during bird migration in the peninsula and can be used to complement other studies on migratory birds; and provide information that helps to make decisions regarding the creation and conservation of important natural areas for birds.

---

---



## INTRODUCCIÓN

Conocer los factores que tienen influencia en la riqueza de especies es uno de los temas más importantes en la ecología. Uno de estos factores es la productividad primaria que se ha visto está estrechamente relacionada con la riqueza de aves (Hurlbert & Haskell 2003; Seto *et al*, 2004, Hurlbert, 2004; Zhang *et al*, 2013; Kelly *et al*, 2016 (A); Kelly *et al*, 2016 (B)). Sin embargo, esta relación sólo se ha demostrado de manera estática, es decir en una sola temporada o un rango de tiempo corto (Hurlbert, 2004). Entonces ¿la productividad puede predecir la riqueza de aves de manera dinámica? un modelo de estudio que nos da la oportunidad de contestar esta pregunta son las aves migratorias, ya que cada año miles de aves migratorias viajan cientos o miles de kilómetros de sus zonas de reproducción en latitudes templadas a sitios donde pasan el invierno en el trópico (Keast & Morton, 1980; Rappole & Ramos, 1994; Newton, 2010). Así, debido a su plasticidad fisiológica y su capacidad de almacenar energía aumentando el tamaño de sus órganos, las aves migratorias pueden realizar estos vuelos largos; estas características además les permiten a las especies migratorias aprovechar diferentes hábitats durante este viaje (Ramenofsky & Wingfield, 2007).

Por otro lado, los recursos disponibles cuantificados a través de la productividad vegetal, tienen influencia en la selección de hábitats durante la migración. Una manera de entender la relación entre los recursos y la riqueza de especies es a través de la hipótesis de ola verde; la cual consiste en que los movimientos a gran escala de las especies migratorias deben rastrear o seguir las oleadas de recursos que se propagan a través del paisaje y del tiempo (Drent *et al*, 1978). Este comportamiento se ha observado en aves como la Barnacla Cariblanca (*Branta leucopsis*), que parece seguir estas ondas de recursos u olas verdes a través de un gradiente latitudinal durante la migración (Van de Graaf *et al*, 2006; Shariatinajafabadi *et al*, 2014). Así, la hipótesis de ola verde nos da un nuevo panorama de los procesos que influyen en los movimientos de un hábitat a otro durante la migración; ya que conocer la relación de las especies con los recursos en el tiempo nos puede dar la pauta de cuáles hábitats podrían usar las aves migratorias como escala para reabastecer su energía durante su viaje (Strong & Sherry, 2000; Johnson *et al*, 2006; La Sorte *et al*, 2014 (A)). Sin embargo, la hipótesis de ola verde solo se ha

estudiado en climas templados, y tampoco se sabe si el seguimiento de los recursos es afectado por el cruce de una barrera geográfica.

Aún no se conoce cómo es el seguimiento de los recursos en el trópico durante la migración, si además le sumamos otro factor como el cruce de una barrera geográfica como lo es el Golfo de México que implica un gran desgaste energético y fisiológico para las aves migratorias (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Asimismo, durante el ciclo migratorio los lugares de reabastecimiento de alimento o lugares de escala inmediatos antes y después del cruce del Golfo de México, juegan un papel importante para estas especies. De manera que los hábitats de escala brindan los recursos necesarios para recabar y almacenar la energía que se usará antes del vuelo, y también para recuperar la energía invertida durante el vuelo. Por lo tanto, la disponibilidad de recursos alimenticios es un determinante de la condición corporal de las aves migratorias; lo cuál tiene una influencia directa en su supervivencia y reproducción (Parrish & Sherry, 1994; Strong y Sherry, 2000; Johnson *et al*, 2006; La Sorte *et al*, 2014 (A)). Aproximadamente la mitad de las 332 especies de aves migratorias que se reproducen en las zonas templadas de América e invernán en los trópicos (desde la cuenca del Caribe, Centro hasta el Sur de América) son afectadas durante su vuelo migratorio por el obstáculo que representa el Golfo de México (Keast & Morton, 1980; Rappole & Ramos, 1994). Por lo tanto, el cruce de barreras geográficas durante la migración nos da la oportunidad de estudiar la relación de la posición geográfica y la productividad de los hábitats, en los cambios de la riqueza de especies durante toda la migración.

## CAPÍTULO I

### ANTECEDENTES

#### 1.1. Grandes bases de datos

En la actualidad, las nuevas técnicas analíticas y las grandes cantidades de datos ofrecen la posibilidad de explorar la ecología de las aves migratorias. Un ejemplo de esto son los datos de ciencia ciudadana; específicamente en el portal de eBird (<http://www.ebird.org>) los usuarios pueden subir listas con las especies de aves y la abundancia de estas. Las observaciones se pueden hacer con una variedad de metodologías, como: recuentos por desplazamiento, recuentos estacionarios, recuentos de área, protocolo histórico y observación incidental (eBird, 2017). En cada lista de verificación el observador puede proporcionar información como: la fecha, el sitio, el momento de la observación y la distancia recorrida (si la observación se realizó utilizando el recuento por desplazamiento). Estos datos han sido muy útiles para estudiar los patrones de movimiento durante la migración (Kelly *et al*, 2016 (B); La Sorte *et al*, 2014 (A); La Sorte *et al*, 2014 (B); La Sorte *et al*, 2016; La Sorte & Fink, 2016; Zuckerberg *et al*, 2016). Generalmente, en este tipo de trabajos se ha utilizado la riqueza de especies como variable dependiente en los análisis; esto debido a la configuración de los datos que hacen difícil el uso o cálculo de otro tipo de índices de diversidad; debido a que los datos de abundancia contenidos en eBird pueden ser poco confiables por tres razones: 1) la experiencia de cada observador de aves, ya que muchas veces es fácil registrar la especie pero no su abundancia, 2) en los datos de eBird generalmente la abundancia no está separada en registros visuales y por sonido, lo que puede conllevar a una sobrestimación de la abundancia, 3) existe gran variación en los métodos de registro de los datos, como el tamaño de los transectos o el tiempo de realización de los recorridos de observación de aves. Como se ha mencionado, existen otros índices y formas de estimar diversidad, cada uno ligado al tipo de información de las especies presentes en una comunidad (Alvarez *et al*, 2006). La mayoría de estos índices están enfocados a la medición de la diversidad alfa, definida como la riqueza de especies la cuál es simplemente el número de especies presentes en cada comunidad (Magurran, 2004;

Magurran & McGill 2011; Gotelli & Colwell 2001; Gotelli & Colwell, 2011; Colwell *et al*, 2012).

### **1.2. Formas de medir la diversidad alfa**

Como se mencionó anteriormente, los índices de diversidad alfa son estimados a partir de la información disponible de una comunidad. Por lo general, en la mayoría de los casos se cuenta con una lista de especies y su abundancia (número de individuos) para cada sitio de estudio. Uno de los problemas que esto representa es que el número de especies registradas dependerá del número de muestras que se ha tomado, del tamaño del hábitat que se ha explorado y de la cantidad de ambientes distintos que se incluyeron en la muestra (Magurran 2004; Colwell *et al*, 2012).

Otra manera de estimar y comparar la riqueza de especies, en datos de este tipo es a través de la rarefacción. Este es un método de interpolación estadística, el cuál adelgaza o diluye una muestra de referencia mediante la selección de subconjuntos aleatorios de individuos (o muestras); esto con el fin de estandarizar la comparación de la diversidad sobre la base de un número común de individuos o muestras (Gotelli & Chao, 2013). De esta manera, se puede graficar el número de especies observado en relación a alguna medida del esfuerzo de muestreo. Este método tiene la desventaja de que al hacer una interpolación desaprovecha información; ya que toma como medida general para todas las muestras el tamaño de la muestra más pequeña, dejando a un lado los datos con mayor esfuerzo de muestreo (Ludwig & Reynolds, 1988; Magurran, 2004; Colwell *et al*, 2012). Por otro lado, el límite máximo de extrapolación por rarefacción es determinado por el tamaño de la muestra más grande, es decir la muestra que cuenta con más individuos o muestras (Gotelli & Chao, 2013). Aún cuando este método es muy utilizado, hay que tomar en cuenta que cuando la muestra proviene de una comunidad con distribución agregada puede ocurrir un problema serio de sobrestimación, por lo cuál se recomienda usar muestras grandes y ampliamente dispersas a través de la comunidad (Baev & Penev, 1995; Gotelli & Chao, 2013). El método de rarefacción es sumamente útil cuando se tienen datos de abundancia y se quiere comparar la riqueza de especies de diferentes hábitats pero existe mucha variación en el esfuerzo de muestreo.

Por otra parte, existen otros índices usados para cuantificar la diversidad específica; uno de ellos es el índice de Shannon ( $H'$ ), también conocido como Shannon-Weaver (Shannon & Weaver, 1949). Dicho índice se basa en la teoría de información para medir la entropía en un sistema, y refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: 1) el número de especies presentes, y 2) su abundancia relativa (Ulanowicz, 2001). El índice de Shannon ( $H'$ ), mide el grado promedio de incertidumbre en la predicción de cual es la especie a la que pertenece un individuo seleccionado al azar en la comunidad (Moreno, 2001). Esto es, si en una comunidad de “N” especies existe una especie claramente dominante y las restantes especies son raras; el grado de incertidumbre será más bajo que si todas las “N” especies fueran igualmente abundantes (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Así, al tomar al azar un individuo este tendrá una mayor probabilidad (cercana a 1) de que pertenezca a la especie dominante; posteriormente si tomamos al azar un segundo individuo la probabilidad será la misma para cualquier especie (dominante o rara) (Moreno, 2001). Sin embargo, por décadas se ha generalizado el uso de este índice sin un adecuado entendimiento de su significado, debido a que en realidad mide la entropía de la comunidad, es decir, muestra la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra, y no necesariamente la diversidad o riqueza de especies de la comunidad (Jost, 2006). Adicionalmente, se ha visto que este índice es sensible a tamaños de muestra pequeños, y su interpretación puede ser difícil; por lo que se recomienda una buena justificación para su uso (Magurran, 2004).

En contraste, el índice de Simpson ( $D$ ) ha demostrado ser capaz de proveer buenas estimaciones de la diversidad en tamaños de muestra relativamente pequeños (Magurran, 2004); dicho índice, se traduce como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a la misma especie (Moreno, 2001; Magurran, 2004). La manera de interpretar el índice de Simpson es que cuando el valor sea cercano a uno habrá mayor dominancia de una especie; por el contrario si el valor del índice es cercano a cero la diversidad será mayor (Magurran, 2004). Por otra parte, una manera menos confusa de interpretar el índice de Simpson ( $D$ ) es a partir del índice inverso de Simpson ( $1/D$ ). Este último consiste en dividir uno entre el valor resultante del índice de Simpson ( $D$ ), para obtener el valor real de la diversidad de la comunidad; teniendo como base uno cuando existe una sola especie presente, pero el valor puede aumentar hasta alcanzar el valor

máximo de especies presentes. (Magurran, 2004). Finalmente aunque el índice de Simpson (D) y el inverso de Simpson (1/D) se han utilizado ampliamente, se ha visto que su estimación de la diversidad no es tan exacta pues no es sensible al número de especies de la comunidad sino a su abundancia. Por lo que más bien explica el grado de homogeneidad existente en la abundancia relativa de las especies conocido como equitatividad o regularidad (evenness) (Gotelli & Colwell 2001; Moreno, 2001; Magurran, 2004).

Como se menciona anteriormente, una comunidad generalmente está integrada por un gran número de especies con abundancias relativamente bajas. Sin embargo, algunas especies raras de la comunidad muchas veces no están representadas en la muestra. Este es un caso común en trabajos de ecología de comunidades, ya que el esfuerzo de muestreo suele tener restricciones logísticas y puede ser insuficiente para registrar a todas las especies de un sitio (Gotelli & Chao, 2013). El resultado de un bajo muestreo es que la diversidad observada en la muestra es menor que la diversidad que se espera encontrar en la comunidad (Gotelli & Colwell 2001; Magurran, 2004; Gotelli & Chao, 2013). Para tratar de minimizar este problema, se han generado modelos matemáticos que permiten estimar la diversidad total de la comunidad. Algunos ejemplos de tales modelos son: los estimadores de Chao 1, Chao 2, Jackknife, ACE (estimador de cobertura basado en la abundancia), ICE (estimador de cobertura basado en la incidencia), bootstrap y números de Hill (Chao, 1984; Chao, 1987; Moreno, 2001; Espinosa–Escalante, 2003; Chao *et al*, 2009; Beck & Schwanghart, 2010), los cuales se han vuelto de uso común para estimar la riqueza y diversidad de especies.

Primeramente, encontramos los índices basados en abundancia; esto quiere decir que los datos que se requieren para su cálculo son la abundancia de individuos que pertenecen a una especie dentro de una muestra. Dichos estimadores basados en abundancia son el Chao 1 y el ACE (Estimador de cobertura basado en la abundancia); en primer lugar el estimador Chao 1 calcula el límite inferior de la riqueza de especies utilizando las abundancias de las especies únicas (singletons) y las especies repetidas (doubletons) (Chao, 1984; Chao, 1987). Por otro lado, el estimador ACE se basa en el concepto de "cobertura de muestra"; dicha cobertura de muestra se interpreta como la proporción del número total de individuos en un conjunto que pertenece a la especie

representada dentro de la muestra (Good, 1953; Good & Toulmin, 1956; Good, 2000; Chao & Chiu, 2014), así el estimador ACE calcula la riqueza de especies aplicando la cobertura de muestra a la proporción de especies únicas (singletons) dentro de la muestra (Good, 1953; Good & Toulmin, 1956; Esty, 1986; Chao & Lee, 1992; Chao & Jost, 2012).

En segundo lugar, están los estimadores basados en la incidencia que necesitan datos de presencia-ausencia de una especie en una muestra (Villareal *et al*, 2006). Entre los estimadores de incidencia podemos encontrar el Chao 2, el cual estima el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies únicas (singletons) y el número de especies repetidas (doubletons) (Moreno, 2002; Villareal *et al*, 2006); para calcular Chao 2, necesitamos saber cuántas especies están en cada cuadrante (cada unidad muestral) por separado y cuántas especies están presentes en todos cuadrantes (muestra completa). El segundo estimador de incidencia es el ICE (estimador de cobertura basado en la incidencia), al igual que el estimador ACE, se basa en el concepto de "cobertura de muestra"; este estimador se basa en el número de especies raras, las cuales están presentes en menos de 10 unidades de muestreo (Gotelli & Colwell 2001; Ochoa & Flores, 2006; Villarreal, 2007) y presenta la ventaja de ser insensible al tamaño de muestra; sin embargo, un problema es que tanto el estimador ICE como el ACE, tienden a sobreestimar los valores de riqueza cuando la distribución de los registros o especies es altamente variable (Chazdon *et al*. 1998).

Por otro lado, existen otros estimadores que son basados en el remuestreo de los datos, tales como el Jackknife y el Bootstrap. La técnica Jackknife se desarrolló como un método general para reducir el error de un estimador sesgado; el cual es igual al número de especies observadas en la muestra. La idea básica detrás del método Jackknife, es considerar los subdatos eliminando sucesivamente "j" individuos de los datos (Cormack, 1989; Magurran, 2004). Por otro lado el Bootstrap, es un método no paramétrico que estima la riqueza de especies a partir de la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie (Villarreal, 2007). Por otro lado el método bootstrap, utiliza submuestras aleatorias para reemplazar la muestra original al momento que se efectúan las repeticiones del cálculo (Smith & van Belle, 1984; Sarmah, 2017).

Finalmente, los números de Hill, son una familia unificada de índices de diversidad que incorporan la abundancia relativa y la riqueza de especies, se calculan ponderando cada

especie por su abundancia relativa; y a medida que el número de especies aumenta, las especies más raras pierden importancia (Villarreal, 2007; Chao *et al*, 2014). Se ha comprobado que los números de Hill, superan muchas de las deficiencias de los otros índices de diversidad como Simpson y Shannon (Chao *et al*, 2014). Algunas ventajas de los números de Hill, son que todos se expresan en números efectivos de especies o riqueza de especies real (Número de Hill  $q=0$ ) (Chao *et al*, 2014). Adicionalmente, los índices de diversidad como el índice de Shannon (Número de Hill  $q=1$ ) y el índice de Simpson (Número de Hill  $q=2$ ), pueden convertirse a números de Hill mediante simples transformaciones algebraicas. Asimismo, los números de Hill pueden generalizarse para incorporar diversidad taxonómica, filogenética y funcional, y así proporcionar un marco unificado para medir la biodiversidad (Chao *et al*, 2010, Gotelli & Chao 2013). Por otro lado, en la comparación de múltiples ensamblajes, existe una relación entre los números de Hill y la similitud (o diferenciación) de la composición de especies entre ensamblajes (Jost, 2007; Chao *et al*, 2014) Finalmente, los índices mencionados en este apartado ha sido utilizados para comparar diferentes ensamblajes de especies, entre ellos las aves; dichas comparaciones se han realizando entre diferentes hábitats y para diferentes épocas como en la migración (Hurlbert 2004; Bojorges-Baños, 2011(A) ; Bojorges-Baños, 2011 (B); Cortés-Ramírez *et al*, 2012).

### **1.3. Uso de los hábitats de la península de Yucatán**

La península de Yucatán es un sitio importante para las aves migratorias ya que podemos encontrar diferentes hábitats. En primer lugar, tenemos a los bosques de manglar, estos son considerados sistemas con una gran cantidad de recursos para las aves acuáticas, pero cuentan una baja productividad primaria (la cual se puede estimar a través de percepción remota como se describe más adelante en este capítulo) en general, aunque esta productividad primaria puede variar de un lugar a otro lo que puede causar una variación en los recursos disponibles para las aves migratorias terrestres (Herrera-Silveira *et al*, 1998; Zaldivar *et al*, 2011). Algunos de los factores que afectan la estructura y productividad de los manglares son: la hidrología, la topografía, la dinámica de nutrientes, el tipo de sedimentos y la salinidad del suelo (Lugo *et al*, 1988; Pool *et al*, 1975; Twilley *et al*, 1986), debido a estos factores, la biomasa, la altura de los arboles, la producción y la descomposición de hojarasca varían entre los tipos de manglar (manglar



de franja, manglar de cuenca, manglar chaparro y manglar de peten) (Twilley & Day, 1999).

En regiones costeras de clima seco, con poca precipitación y con poca variación de la profundidad entre la marea alta y baja como en la Península de Yucatán, la principal fuente de nutrientes para los manglares son los escurrimientos de agua dulce que vienen del continente. Dichos escurrimientos influyen en el desarrollo de la comunidad vegetal del manglar (Smith, 1992; Twilley, 1998). Esto se debe a que la península de Yucatán está localizada en un sistema semiárido y cárstico, el cual es definido como un relieve formado de rocas compuestas por minerales solubles en agua (como la roca caliza), lo cual propicia que las condiciones de la vegetación terrestre circundante (estructura y función) afecten el desarrollo de los manglares; debido a que como se ha mencionado anteriormente la principal fuente de obtención de nutrientes para el manglar es a través de los escurrimientos de agua que vienen del interior de la península, lo que causa una baja estructura vertical y producción de hojarasca en el manglar, que a su vez se relaciona con una baja productividad primaria (Cintrón *et al*, 1978; Twilley, 1998). Todas las características antes mencionadas hacen que los manglares cuenten con poca productividad primaria como se ha referido anteriormente; que a su vez puede asociarse con pocos recursos disponibles que las aves pueden aprovechar durante la migración, como los artrópodos y frutos; mientras que la baja estructura vertical puede proveer menos estratos que las especies pueden aprovechar para buscar alimentos (Lefebvre *et al*, 1994; Lefebvre & Poulin 1996; Acevedo & Aide, 2008; Smith *et al*, 2010). Adicionalmente, aunque cuentan con pocos recursos, son sitios de gran importancia debido a su cercanía a la costa, y por consiguiente son los primeros que las aves pueden aprovechar después o antes del cruce del golfo de México.

Es importante mencionar que los manglares de la Península de Yucatán se han clasificado en cuatro tipos: 1) manglar de franja: se localiza en la línea de costa y lagunas costeras; recibe influencia de la marea y de los vientos; la especie dominante en este tipo de manglar es el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) (Herrera-Silveira, 1998; Zaldivar *et al*, 2011). 2) manglar de cuenca: se localiza detrás del manglar de franja en depresiones del terreno, se ve afectado en menor medida por las mareas y los vientos; el predominio de una especie en este tipo de manglar depende de la salinidad. Por lo tanto, si la salinidad

es menor a 35 g/kg el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) es predominante; si la salinidad es mayor a 40 g/kg la especie dominante será mangle negro (*Avicennia germinans*) (Herrera-Silveira, 1998; Zaldivar *et al*, 2011). 3) Manglar chaparro: se encuentra en partes poco inundadas, donde existe una alta concentración de sales y pocos nutrientes; la altura promedio de los arboles es entre 1.5 a 2.5 m (Herrera-Silveira, 1998; Zaldivar *et al*, 2011). 4) Manglar de peten: este tipo de manglar esta asociado a cuerpos de agua dulce, conocidos como manantiales u ojos de agua; cuenta con suelos con alta cantidad de nutrientes y baja salinidad; sus arboles alcanzan hasta 15 m de altura. Este tipo de manglar, lo componen principalmente las especies mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y mangle rojo (*Rhizophora mangle*) (Herrera-Silveira, 1998; Zaldivar *et al*, 2011).

A medida que nos desplazamos al interior de la península podemos encontrar las selvas caducifolias y las selvas superenifolias. Por un lado las selvas caducifolias están divididas en dos tipos para la península: 1) selva baja caducifolia y 2) selva mediana subcaducifolia. Estas dos comunidades se caracterizan por tener una estructura vertical arbórea de baja a mediana altura; específicamente la selva baja caducifolia presenta árboles que alcanzan entre 8 y 9 m de altura (Duran & Mendez, 2010; Flores *et al*, 2010). En contraste, la selva mediana subcaducifolia cuenta con árboles que alcanzan 15 m de altura (Zamora *et al*, 2008; Flores *et al*, 2010). Ambos tipos de vegetación cuentan con grandes espacios donde sobresalen los afloramientos de roca caliza y en los que sólo pueden establecerse algunas hierbas y pequeños arbustos (Duran & Mendez, 2010). Durante la época de secas, la mayoría de las especies vegetales y arbustos que componen los dos tipos de selvas caducifolias tiran sus hojas, dejando un paisaje sumamente seco (Duran & Mendez, 2010; Flores *et al*, 2010); lo que causa una drástica reducción de la cantidad de artrópodos en la temporada de secas (Marzo-Mayo). A pesar de ello, la estructura de la selva y las especies vegetales de estos hábitats ayudan a mantener algunas especies de artrópodos en baja abundancia durante la época se secas que aun pueden servir como recurso para las aves migratorias (Smith & Robertson, 2008; Holmes & Schultz, 1988). Por otro lado, durante la época de secas, la mayoría de las especies vegetales se reproducen en la península (Quezada *et al*, 2011) lo cual brinda un aumento en la cantidad de recursos como los frutos y el néctar de las flores que las aves pueden aprovechar, debido a esta variación en la cantidad de los diferentes recursos

disponibles, las aves migratorias contarán con menos recursos como artrópodos durante la época de secas (Holmes & Schultz, 1988; Smith & Robertson, 2008) pero tendrán disponibles más frutos y nectar los cuales pueden aprovechar durante alrededor de tres meses de la temporada de migración. En contraste, durante la época de lluvias las selvas caducifolias tienen un aumento en la cantidad de artrópodos que las aves migratorias pueden aprovechar (Murphy & Lugo, 1986; Smith & Robertson, 2008). La variación temporal de los artrópodos disponibles para las aves migratorias puede ser más notable en las selvas caducifolias que en las selvas medianas subperenifolias que tienen condiciones abióticas más homogéneas durante todo el año (Rzedowski & Huerta, 1994; Flores *et al*, 2010; debido a que muchas de las especies de artrópodos tienen una sincronidad entre su reproducción y la época de lluvias (Murphy & Lugo, 1986). Por otro lado, las especies vegetales en las selvas caducifolias tienen una sincronidad entre la producción de hojas y la época de lluvias (Rzedowski & Huerta, 1994; Flores *et al*, 2010); mientras que la producción de flores y frutos se lleva a cabo durante la época de secas. Finalmente, la perturbación antropogénica que ha sufrido toda la península ha propiciado que las selvas caducifolias cuenten con muchas especies vegetales de vida corta que producen frutos durante todo el año (Fleming *et al*. 1993; Barrow *et al*. 2000; González-Iturbe, 2004). En consecuencia, estos hábitats ofrecen diferentes recursos que las aves pueden aprovechar durante toda la migración debido a su dieta flexible.

Por último, en la península de Yucatán podemos encontrar los hábitats de selva mediana subperenifolia; están distribuidos en la parte este y sur de la península. Dichos hábitats, cuentan con condiciones abióticas más homogéneas en comparación de la selva caducifolia como se mencionó anteriormente (Rzedowski & Huerta, 1994). Sin embargo, no todas las especies de plantas que componen estos hábitats son estrictamente perennifolias, pues algunas pierden sus hojas durante una corta temporada en la parte seca del año; la cual coincide con la época de floración al igual que en la selva caducifolia. Otra característica de la selva mediana subperenifolia, es que muchas de las especies vegetales que la componen no pierden sus hojas al mismo tiempo; esto causa que el dosel de este hábitat no quede al descubierto por completo (Rzedowski & Huerta, 1994). Adicionalmente, las especies de árboles de este tipo de vegetación miden como máximo 25 m de altura (Rzedowski & Huerta, 1994). Además, de acuerdo al régimen pluvial, estas zonas de la península son las que reciben una mayor precipitación (16 a

27%) durante la mitad más seca del año. Este factor es en parte responsable de determinar la estructura vertical de la vegetación (Miranda, 1958; Rzedowski & Huerta, 1994). Otro factor que beneficia las características estructurales de este tipo de vegetación, es la relativamente alta humedad atmosférica, al igual que la regularidad y escasa variabilidad de la precipitación cada año. Además, existe la posibilidad de que el rocío y la roca madre caliza suministren agua al suelo en épocas de sequía (Cuanalo 1964; Rzedowski & Huerta, 1994), debido a todas las carecteristicas antes mencionadas, las selvas subperenifolias son los hábitats con mayor productividad en la península.

### **1.4. La migración y su relación con los recursos**

Como es bien sabido, la migración de aves es un proceso que responde a factores climáticos y de fluctuación de recursos a nivel continental. Los cambios en la disponibilidad de recursos pueden hacer que las aves realicen vuelos o movimientos migratorios hacia sitios con mayor cantidad de recursos (Alerstam *et al*, 2003). Asimismo, a escala de paisaje la variación espaciotemporal de los recursos puede propiciar los movimientos de un hábitat a otro durante la migración (Mueller & Fagan, 2008). Así, los gradientes naturales, por ejemplo, la precipitación, crean un incremento de los recursos que pueden propagarse a través del tiempo y espacio, lo que es conocido como “ondas de recursos” (Hodkinson, 2005; Moser *et al*, 2010). La estacionalidad de estas ondas de recursos parece tener un gradiente entre el neotropico y el neartico. En ese sentido, durante la época de otoño, en el norte existen menos recursos debido al descenso de temperaturas, y es cuando las especies migratorias realizan sus vuelos hacia los sitios donde pasan en el invierno en América Central y Sudamérica (Newton, 2010). En contraste, durante la primavera, puede existir un rastreo de recursos inverso a la temporada de otoño es decir de sur a norte, que es cuando las especies regresan a los sitios de reproducción durante el reverdecimiento de primavera en el norte (Hodkinson 2005; Mayor *et al*, 2017).

Por otro lado, la península de Yucatán a nivel regional puede presentar ondas de recursos, ya que la época de las lluvias (Junio-Octubre) ocasiona que las especies de plantas tengan un crecimiento en sus partes vegetativas como las hojas (Valdez-Hernández *et al*, 2010; Quezada *et al*, 2011); el crecimiento vegetativo de las plantas tiene un beneficio como recurso para los artrópodos ya que se ha comprobado que

durante la época de lluvias este grupo de organismos tiene un aumento (Smith & Robertson, 2008). Así, durante la época de lluvias, el crecimiento vegetativo en las plantas y el aumento de artrópodos pueden formar ondas de recursos asociadas al gradiente de precipitación de noreste a sur de la península de Yucatán; dicho aumento en recursos puede ir desde los sitios con menos precipitación en el norte de la península, pasando por sitios con una precipitación media en el centro de la península, para finalmente llegar a los sitios con mayor precipitación en el Sur y Este de la península (Orellana *et al*, 2010). Por otra parte, durante la época de secas (finales de Febrero-Mayo) muchas de las especies vegetales pierden sus hojas y la cantidad de artrópodos disminuye (Smith & Robertson, 2008; Valdez-Hernández *et al*, 2010). No obstante, durante la época de secas la mayoría de las especies vegetales llevan a cabo su reproducción en la península (Quezada *et al*, 2011), de esta manera las ondas de recursos en la época de secas están asociadas a los recursos vegetales (flores y frutos), más que a los artrópodos. Por lo que durante la época de secas, se espera que haya una mayor cantidad de recursos (flores y frutos) primero en los sitios con más agua disponible, los cuales son los sitios al sur y este de la península ya que se ha comprobado que el agua es un factor importante que puede ayudar a la floración y fructificación (Valdez-Hernández *et al*, 2010); seguidamente puede existir un aumento de recursos en los sitios en el centro de la península, para finalmente presentar un aumento de recursos en los sitios más secos en el norte de la península.

Una manera de comprender cómo los movimientos durante la migración están asociados a las ondas de recursos es por medio de la hipótesis de ola verde. De acuerdo con esta hipótesis, los movimientos de organismos migratorios a gran escala deben rastrear o seguir las ondas de recursos que se propagan a través del paisaje (Drent *et al*, 1978). Se ha documentado que las especies migratorias siguen las olas de recursos durante la migración (Van de Graaf *et al*, 2006; Mayor *et al*, 2017); de esta manera, las aves migran entre los sitios siguiendo los picos locales de disponibilidad de recursos alimenticios. Un ejemplo es la barnacla cariblanca (*Branta leucopsis*) que sigue las ondas de recursos a través de un gradiente latitudinal durante la migración (Van de Graaf *et al*, 2006; Shariatinajafabadi *et al*, 2014). Por otro lado, para en el contexto de la Península de Yucatan, la llegada de las especies migratorias en otoño coincide con el final de la temporada de lluvias y principio de nortes; esto tiene un beneficio, ya que durante esta

temporada es cuando existe una mayor cantidad de artrópodos que las aves pueden consumir (Smith & Robertson, 2008). Por otra parte, la primavera que es la temporada cuando las especies migratorias regresan al norte; en la península de Yucatán coincide con la con la transición entre la época de nortes y de secas (Febrero-Mayo), la cual es la época donde la mayoría de las especies vegetales se reproducen en la península (Quezada *et al*, 2011); por lo tanto durante la primavera podría haber más frutos que las aves pueden consumir. Sin embargo, es importante mencionar que las especies migratorias presentan una característica que puede ayudarlas a aprovechar cualquier tipo de recurso disponible, la cual es ser generalistas o tener flexibilidad en su dieta durante la migración (Rotenberry, 1980; Rosenberg *et al*, 1982; Wright *et al*, 2010); debido a esta característica pueden alimentarse de cualquier recurso disponible como los frutos de las plantas o podrían buscar los sitios donde exista mayor cantidad de insectos relacionados a las partes vegetativas de las plantas (Langlois & McWilliams, 2010; Diggs *et al*, 2011). Adicionalmente, otro factor importante que puede determinar la selección de los hábitats de parada es la calidad de los recursos que se encuentren en estos, de esta manera un hábitat de mala calidad desde el punto de vista de los recursos, puede tener consecuencias para la supervivencia durante la migración y durante la reproducción; lo que puede tener un efecto en el tamaño de las poblaciones de aves migratorias (Probst & Hayes, 1987; Porneluzi *et al*, 1993; Holmes *et al*, 1996).

Por otro lado, la ocupación de los hábitats por parte de las especies migratorias, se describe también por la teoría riqueza-energía la cual simplemente predice una relación positiva entre la riqueza de especies y la energía disponible en un área (Wright, 1983; Hurlbert & Haskell, 2002; Hurlbert, 2004; Seto *et al*, 2004; Hurlbert & Jetz, 2010; Morales-Castilla *et al*. 2012). El cumplimiento de la teoría riqueza-energía, implica que debe haber una sincronía entre la disponibilidad de recursos y la llegada de las especies a los sitios donde se reproducen o donde pasan el invierno (Strong & Sherry, 2000; Norris *et al*, 2004; Johnson *et al*, 2006; Newton, 2008; Dunn & Winkler, 2010; Newton, 2010; Winkler *et al*, 2015). Sin embargo, también se ha encontrado que existe un desajuste entre la llegada de las aves a los sitios donde se reproducen y la producción de los recursos (Mayor *et al*, 2017). El desajuste es propiciado por los cambios en las fechas de producción de recursos (ej. la fructificación adelantada de las especies vegetales del neártico asociado al cambio climático), mientras que los tiempos de migración pueden

ajustarse o no a estos desfases en el tiempo de producción de recursos (Winkler & Jørgensen, 2014; Mayor *et al*, 2017); lo que tiene implicaciones en el éxito reproductivo y la condición física de las aves migratorias. Una forma de poder estudiar este rastreo de recursos, puede ser a través de la productividad primaria, ya que este tipo de productividad se ha asociado con los recursos o la energía disponible en los hábitats.

### **1.5. Como medir la productividad**

Los avances tecnológicos, nos permiten obtener datos para evaluar la productividad primaria neta del hábitat y así poder inferir sobre la calidad del hábitat. La productividad primaria neta es la tasa de energía lumínica que es transformada por medio de la fotosíntesis a materia orgánica o biomasa (Smith & Smith, 2007). En ese sentido, la productividad primaria neta es la energía disponible para los organismos heterótrofos del ecosistema, al consumir esta energía los organismos heterótrofos la utilizan para su desarrollo y reproducción; esto se conoce como producción secundaria (Smith & Smith, 2007). Así, mientras más productividad primaria exista en el ecosistema, podría haber un aumento en la cantidad de organismos que la aprovechen (Smith & Smith, 2007). Retomando la productividad primaria neta, una forma de estimarla es con mediciones *in situ* de la vegetación como la estimación del índice de área foliar, sin embargo, los métodos *in situ* implican costos de logística, por lo que es necesario una gran cantidad de recursos para caracterizar la productividad de diferentes hábitats. Por otro lado, otra manera para estimar la productividad primaria es a partir de percepción remota; la cual puede definirse como: la ciencia de obtener información de un objeto mediante algún dispositivo que no está en contacto físico con dicho objeto (Lira, 1987; Mas & Ramírez, 2011). A partir de la percepción remota, se pueden obtener mediciones que corresponden a la reflectancia de la luz a través de diferentes objetos (Lira, 1987; Mas & Ramírez, 2011), de manera que estas mediciones, se guardan en una imagen multiespectral. Esta es simplemente una imagen que almacena los datos tomados por percepción remota en bandas que corresponden a diferentes regiones del espectro electromagnético, entre las que se encuentran: los colores visibles al ojo humano: azul, rojo, verde, así como infrarojos: infrarojo cercano, infrarojo medio, e infrarojo térmico (Mas & Ramírez, 2011). Generalmente, las imágenes multiespectrales de la tierra son tomadas por satélites que están orbitando a diferentes distancias (Lira, 1987; Mas & Ramírez, 2011), las imágenes

multiespectrales, son especialmente adecuadas para caracterizar áreas aisladas y escasamente pobladas, como la mayoría de los habitats donde las aves migratorias pasan el invierno en el trópico; en estos habitats muchas veces es difícil y costoso realizar mediciones *in situ* de la productividad primaria y la estructura de la vegetación (Nieto *et al*, 2015).

A partir de las imágenes multiespectrales se pueden derivar índices de vegetación, los cuales son definidos como: la combinación aritmética de dos o más bandas espectrales relacionadas con las características de la vegetación. Estos índices, han sido ampliamente utilizados para el monitoreo fenológico, la clasificación de vegetación, derivación de los parámetros radiométricos y estructurales de la vegetación y estimación de la productividad primaria neta (Huete *et al*, 1999). Cualquier persona interesada puede obtener datos sobre la cantidad y el vigor de la vegetación en cualquier parte de la superficie terrestre a través de los datos de diferentes satélites y a diferentes resoluciones. Por ejemplo, una de las imágenes multiespectrales más populares para estudiar la relación de la productividad del ecosistema y las aves a gran escala, son las imágenes de la Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio (NASA); específicamente el producto del espectrorradiómetro de imágenes de media resolución (MODIS). Algunas de las ventajas de MODIS, son: 1) obtiene una imagen completa de la tierra cada dos días, 2) cada franja de terreno que registra MODIS mide 2330 km de ancho, 3) además las imágenes pueden descargarse con diferentes resoluciones espaciales desde 250 m hasta 5 km, 4) las imágenes MODIS, pueden registrar hasta 36 bandas espectrales, y 5) las imágenes pueden descargarse de manera gratuita, con diferentes niveles de procesamiento, desde los datos brutos, hasta datos de índices de vegetación ya calculados con sus respectivas correcciones atmosféricas (Mas, 2011). Para este trabajo, se utilizó una resolución de 250 metros por pixel debido a que parece aportar suficiente información para estudios a nivel de región como se ha utilizado en muchos trabajos (Oindo & Skidmore, 2002; Szép *et al*, 2006; Li *et al*, 2010). Otra ventaja de MODIS es la temporalidad de los datos, que puede ser desde cada dos días hasta cada mes, entonces MODIS nos ofrece una buena resolución temporal lo que es importante cuando se quieren analizar los cambios temporales de la productividad primaria. Sin embargo, la resolución espacial de MODIS es baja (250 x 250 m por pixel) si la comparamos con otros satélites como LANSAT (30 x 30 m por pixel), lo que ocasiona



que MODIS tenga la desventaja de aportar menor cantidad de información en un área, lo que a su vez puede afectar la caracterización de la heterogeneidad del hábitat; ya que se ha observado que con mayor cantidad de información se puede obtener una mejor representación de la heterogeneidad de cada hábitat.

Como se ha mencionado anteriormente, a partir de las imágenes multiespectrales se pueden derivar los índices de vegetación; entre los cuales, se puede mencionar el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI); este es un índice que permite estimar el verdor de la vegetación es decir la biomasa relativa, aprovechando el contraste entre las bandas roja y cercano infrarrojo del espectro electromagnético. Por lo tanto el NDVI está relacionado con el nivel de actividad fotosintética de la vegetación, y puede servir para estimar indirectamente la productividad del ecosistema (Nicholson *et al*, 1998). Dicho índice, se calcula a partir de la resta de los valores de reflectancia del infrarrojo cercano menos los valores de reflectancia de la banda roja; el resultado de esta operación es dividido entre la suma de los valores de reflectancia del infrarrojo cercano y los valores de reflectancia de la banda roja. Una ventaja del NDVI, es que puede estimar la productividad primaria, a partir de la biomasa foliar de la vegetación en áreas relativamente grandes sin tener que tomar datos *in situ*; adicionalmente su costo es relativamente bajo. Adicionalmente, cuantificar la productividad primaria, puede a su vez reflejar la abundancia de alimentos en niveles taxonómicos superiores como los artrópodos (Seto *et al*, 2004), los cuales son suministro alimenticio para la mayoría de las aves migratorias. Por lo tanto, valores altos de NDVI se relacionan con hábitats de mayor calidad, desde el punto de vista de los recursos alimenticios (Seto *et al*, 2004); por lo cual, si las especies ocupan hábitats de buena calidad durante la migración, esta puede ser más eficiente; lo que a su vez puede facilitar una llegada más rápida de las especies migratorias a los sitios de reproducción durante la primavera, y a los sitios de invernada durante el otoño (Saino *et al*, 2004 (B); Smith & Moore, 2005; Goymann *et al*, 2010; La Sorte *et al*, 2014 (A)).

Algunos estudios, han demostrado el enorme potencial de los datos obtenidos por percepción remota para evaluar el efecto de la calidad de diferentes hábitats en procesos ecológicos y demográficos como: movimientos migratorios, selección sexual y éxito reproductivo de aves migratorias (Saino *et al*, 2004 (A), (B); Møller 2004, Møller & Merilä

2004, Møller & Szép 2005). También, se encontró que el NDVI puede predecir cuales son los mejores sitios para pasar el invierno, así como los sitios de reproducción (Szép *et al*, 2006). Adicionalmente, se ha comprobado mediante el NDVI, que cuando las especies migratorias ocupan sitios con mayor productividad primaria durante el invierno hacen menos escalas o descansos en el vuelo de regreso a los sitios de reproducción en primavera, lo que aumenta el éxito reproductivo de dichas especies (Both *et al*. 2006). Paralelamente, se ha observado una relación positiva entre el NDVI y la riqueza de especies de mariposas y aves en el oeste de Norteamérica (Seto *et al*, 2004). El NDVI ha sido muy utilizado ya que mejora algunos aspectos de otros índices como: la división entre cero, y el rango amplio de valores asociados a la reflectancia de la banda roja en el índice de vegetación de cociente (RVI); asimismo el NDVI incorpora la variación en la reflectancia causada por la iluminación y las sombras. Adicionalmente, el NDVI es un índice de vegetación operacional y global, ya que puede eliminar una gran proporción del ruido causado por el cambio de los ángulos del sol, la topografía, las nubes o las sombras, y las condiciones atmosféricas (Huete *et al*, 1999). Sin embargo, se ha encontrado que el NDVI tiende a saturarse a altos niveles de clorofila; es decir, después de la saturación si la biomasa foliar de la vegetación sigue creciendo los valores de NDVI no aumentan, llegan a un tope (Gao *et al*, 2000). Además, la forma de calcular el NDVI lo hace susceptible a fuentes de error e incertidumbre como las condiciones variables del suelo (ej, áreas sin vegetación), de la atmósfera (ej, los aerosoles) y del dosel (ej, el índice de área foliar, incremento de cobertura vegetal) (Liu & Huete, 1995; Gao, 1996).

Debido a estas limitaciones del NDVI, se propuso el Índice de Vegetación Mejorado (EVI), dicho índice elimina el error asociado al suelo y de los aerosoles atmosféricos, incorporando la banda azul del espectro electromagnético a la ecuación del NDVI (Huete *et al*, 2002; Liu & Huete, 1995). Adicionalmente, se ha demostrado que el EVI es capaz de mejorar la sensibilidad en áreas con cantidades altas de clorofila, es decir no se satura en las áreas con alta biomasa foliar como el NDVI (Wim *et al*, 2002; Wardlow *et al*, 2007). También, se ha visto que el EVI puede proporcionar un rango dinámico mayor que el NDVI (Huete *et al*, 2002); esto es importante ya que el rango dinámico determina el valor máximo de energía o reflectancia que es capaz de recibir un sensor sin saturarse (Huete *et al*, 2002). Por otro lado, el EVI ofrece una mejor capacidad de monitoreo de la vegetación mediante un desacoplamiento de la señal de fondo del dosel (Huete *et al*,

1999). Sin embargo, se ha visto que el EVI es sensible al efecto topográfico, el cual es definido como la variación en el resplandor que acompaña un cambio en la orientación de una superficie horizontal a una inclinada; esto afecta la respuesta del sensor a un cambio en la posición de la fuente de luz (Holben & Justice, 1981). De hecho, el efecto topográfico es otro factor importante que contribuye al ruido en la calibración del EVI, especialmente en áreas montañosas (Smith *et al*, 1980; Dymond & Shepherd, 1999). A diferencia del NDVI, el EVI es susceptible a efectos topográficos, de estructura de la vegetación y arquitectura del dosel (Huete *et al*, 2002). Finalmente, sería relevante comparar los resultados de la relación entre la riqueza de especies y productividad primaria medida con NDVI y EVI durante la migración, ya que, en general, en los trópicos no existen trabajos que exploren la relación en tiempo y espacio entre la riqueza de especies de aves migratorias y el NDVI y EVI.

## JUSTIFICACIÓN

Es bien conocido que la migración, es un proceso importante que implica el movimiento de especies en grandes distancias (Newton, 2008; Newton 2010). Sin embargo, en México y en la península de Yucatán, es un tema poco estudiado y la mayoría de la literatura disponible se enfoca a describir los cambios en la comunidad de aves en áreas específicas y periodos de tiempo cortos (Smith *et al*, 2001; Deppe & Rotenberry, 2005; Bojorges-Baños & López-Mata, 2006; Bojorges-Baños, 2011; Nova-Muñoz *et al*, 2011; Leyequién *et al*, 2014). Pero existe otra forma de estudiar la migración: el nivel macroecológico. Este tipo de estudios va en aumento y nos pueden dar un panorama del cambio de la diversidad de manera dinámica a nivel temporal y espacial (La Sorte *et al*, 2014 (A); La Sorte & Fink, 2016; La Sorte *et al*, 2016; Kelly *et al*, 2016 (B)). Los estudios de tipo macroecológico son de gran importancia ya que nos permiten explorar los movimientos de una sola especie (Linck *et al*, 2016) o de varias especies en áreas relativamente grandes y durante periodos de tiempo largos. Asimismo, se pueden incluir variables climáticas como las condiciones atmosféricas y tipos de ambientes (La Sorte *et al*, 2014 (B); Zuckenberg *et al*, 2016), aunque en este trabajo no nos enfocaremos a las variables climáticas, si no a variables relacionadas con el hábitat y los recursos.

Desde la perspectiva macroecológica, se ha modelado el tiempo de migración a través de barreras biogeográficas para diferentes rutas migratorias, La Sorte & Fink, (2016),

Encontraron que la distancia de vuelo y el cruce de barreras geográficas pueden propiciar que las aves se desvíen de las rutas migratorias conocidas y utilicen rutas alternas durante la migración. Adicionalmente en este estudio se observó que existe una diferencia en el tiempo de migración asociada con la temporada y al cruce de barreras geográficas. Por otra parte, uno de los temas menos estudiado son los cambios de la diversidad asociados a la productividad vegetal durante la migración (Kelly *et al*, 2016 (A)). En un trabajo realizado por Kelly *et al*, (2016 (B)), se demuestra que existe una relación a macro-escala entre los movimientos migratorios, la fenología vegetal y la estacionalidad de la temperatura. Por otro lado, Mayor *et al*, (2017) comprobaron que la llegada de 48 especies migratorias a los sitios de reproducción durante la primavera no coincide con los picos de recursos durante el reverdecimiento de la vegetación (conocido como “Green-up”) y, entonces, había un “desajuste fenológico”. Con el cambio climático, los desajustes podrían aumentar con el tiempo, lo que tendría graves repercusiones físicas y reproductivas para las especies migratorias (Strong & Sherry, 2000; Johnson & Sherry, 2001; Johnson *et al*, 2006; Dunn & Winkler, 2010; Newton 2010).

Finalmente, estos ejemplos de trabajos a nivel macroecológico dan la pauta de algunos de los procesos que pueden influenciar la migración, así como el potencial que tienen los datos de ciencia ciudadana de eBird junto con datos de percepción remota, para predecir cambios en la migración a gran escala. Sin embargo, es importante destacar que todos los trabajos mencionados anteriormente fueron realizados en climas templados y aún no hay un trabajo que vincule estos procesos en el trópico. Adicionalmente, aunque los trabajos antes mencionados demuestran una relación entre la riqueza de especies y los recursos, ninguno de los trabajos anteriores toma en cuenta el factor geográfico que puede ser importante, debido a que, durante la migración, las aves tienen que enfrentar barreras geográficas que van desde grandes cuerpos de agua hasta desiertos, en donde se cuenta con pocos o ningún recurso (Dingle, 1996; Petit, 2000; Dingle & Drake, 2007; La Sorte *et al*, 2014 (A); Jacobsen *et al*, 2017). En consecuencia, el cruce de una barrera geográfica propicia un gran desgaste energético y fisiológico en las aves migratorias (Ramenofsky & Wingfield, 2007). Por lo tanto, después de enfrentar una barrera geográfica, las especies migratorias presentan una baja condición corporal; lo que propiciaría que ocupen los sitios inmediatos al cruce de la barrera aunque estos cuenten con menos recursos, como es el caso de los manglares.

Se utilizó la península de Yucatán como modelo de estudio, ya que nos proporciona hábitats muy distintos que varían en cuanto a su productividad primaria, formando un gradiente de productividad primaria de norte a sur en la península (ver ANEXOS Fig. 4). Adicionalmente, los hábitats de la península cuentan con una variación geográfica con respecto de la ruta migratoria asociada al cruzamiento de una barrera geográfica como lo es el Golfo de México. Específicamente, los sitios más cercanos a la costa son los manglares que pueden brindar la primera escala después del viaje a través del Golfo de México, pero son hábitats con relativamente pocos recursos disponibles (Cintrón *et al*, 1978; Twilley, 1998). Posteriormente, en el centro de la Península, podemos encontrar las selvas caducifolias que pueden brindar más recursos que el manglar durante la época de lluvias (Murphy & Lugo, 1986), pero en la época de secas la productividad primaria se reduce drásticamente debido a que las especies vegetales que la componen pierden sus hojas (Durán & Méndez, 2010). Por último, al sur y al este de la península podemos encontrar selvas medianas subperenifolias; estos hábitats parecen ser los más productivos ya que su área de distribución presenta la mayor cantidad de precipitación en la península y la mayoría de sus especies vegetales no pierde sus hojas durante la época de secas (Miranda, 1958; Rzedowski & Huerta, 1994). Sin embargo, las selvas medianas subperenifolias son los hábitats más lejanos de la costa, para lo cual llegar a ellos conllevará a las aves migratorias un mayor gasto energético. Finalmente, es importante mencionar que en este trabajo se probarán tres variables *a priori* para predecir la migración en la península de Yucatán, las cuales son el tipo de hábitat, el NDVI, y la distancia a la costa. Asimismo, este trabajo es el primero que explora las relaciones entre la riqueza de especies de aves migratorias, la productividad primaria y el factor geográfico en el trópico de manera dinámica. La información obtenida en este trabajo puede servir para complementar estudios puntuales que se han realizado en la Península y tener más información que pueda servir para la toma de decisiones para la conservación. Asimismo, los resultados de este trabajo se suman a los resultados obtenidos en los climas templados sobre la relación especies-energía, y amplían la perspectiva macroecológica del proceso de migración del cual se tiene poca información en el trópico.

## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

¿Como es el patrón de cambio temporal en la riqueza de especies de aves migratorias en hábitats con diferente posición geográfica y productividad primaria en la Península de Yucatán?

¿Existe una sincronidad entre la productividad primaria y la riqueza de especies de aves durante las temporadas de migración?

## **HIPÓTESIS**

Hipótesis de vuelo directo: Las aves migratorias volarán directamente a los sitios más productivos independientemente de la distancia con respecto a la costa, en lugar de hacer escalas en los sitios más cercanos a la costa.

Hipótesis de escala: Las aves migratorias ocuparán por al menos dos semanas los sitios más cercanos a la costa, independientemente de la productividad de estos, inmediatamente después y antes del cruce del Golfo de México.

## **PREDICCIONES**

Para la hipótesis de vuelo directo: Se espera que en la época de otoño haya un aumento de la riqueza de especies de aves migratorias en la selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y la selva mediana subperenifolia debido a que estos hábitats son los que cuentan con mayor productividad aunque sean los hábitats más lejanos en relación a la costa. Mientras que, para el manglar, se espera que la riqueza de especies mantenga valores relativamente bajos debido a que este hábitat podría tener menor productividad. Finalmente se espera que en la primavera los tres hábitats cuenten con una tasa de pérdida de especies similar.

Para la hipótesis de escala: En otoño esperamos un aumento de la riqueza de especies en el manglar durante las primeras semanas de esta temporada debido a su posición cercana a la costa, aunque este hábitat cuente con pocos recursos en comparación con los ecosistemas de selva. Por otro lado, para la selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperenifolia se espera que el aumento en la riqueza sea

mayor en las últimas semanas del otoño debido a que son los sitios más lejanos a la costa pero con mayor productividad en comparación al manglar. Finalmente, se espera que en la primavera los hábitats de selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperenifolia presenten una disminución más pronunciada en la riqueza de especies en comparación con los manglares.

## **OBJETIVO GENERAL**

Investigar si existe un cambio temporal en la riqueza de aves en los diferentes hábitats de la península de Yucatán tomando en cuenta su productividad y su distancia a la costa en relación al cruce del Golfo de México y si estos cambios se ven afectados por la temporada de migración (otoño y primavera).

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- 1) Analizar si el cambio en la riqueza de especies de aves durante la época migratoria varía entre los hábitats de manglar y selva en la Península de Yucatán.
- 2) Comparar la variación en la riqueza de especies de aves migratorias en relación con la productividad primaria y la posición geográfica de los hábitats.
- 3) Comparar la asociación de la productividad primaria y la distancia a la costa de manera independiente con la riqueza de especies, para evaluar la evidencia relativa a la hipótesis de escala o la de vuelo directo.
- 4) Explorar si la variación en la riqueza de especies en relación al hábitat, la productividad primaria y la posición geográfica es diferente entre la migración de primavera y la de otoño.





## CAPITULO II

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### 2.1. Datos de aves: programa de eBird

Para estudiar el cambio de la riqueza de especies durante la migración, se utilizaron datos de avistamientos de aves. Estos se obtuvieron de la base de datos de eBird (2017), que es una plataforma de ciencia ciudadana desarrollada por el laboratorio de ornitología de la Universidad de Cornell (ver <http://www.ebird.org>). En dicha plataforma, cualquier persona puede subir observaciones de aves que haya hecho en cualquier parte del mundo. Los datos cuentan con registros de las especies y su abundancia para diferentes hábitats, en el caso de este estudio para la Península de Yucatán. Es importante mencionar que los datos de eBird han servido para estudiar diferentes aspectos de la migración a gran escala, como los cambios en las rutas migratorias, la influencia de los factores climáticos en las rutas migratorias, la relación de diferentes hábitats con las especies migratorias y las relaciones entre la fenología y los cambios en la riqueza de especies de aves migratorias durante la primavera (La Sorte *et al*, 2014 (A); La Sorte *et al*, 2014 (B); La Sorte & Fink, 2016; La Sorte *et al*, 2016; Kelly *et al*, 2016 (B)). De esta manera, estos datos tienen potencial para realizar estudios sobre migración a gran escala en diferentes lugares del planeta. Sin embargo, estos datos pueden presentar diferentes problemas, por ejemplo: la abundancia registrada para cada especie puede variar dependiendo de la experiencia de cada observador. Por otro lado, las observaciones realizadas por recorrido (transecto), no cuentan con una distancia estandarizada, lo que puede causar mucha variación en los datos recabados con este tipo de muestreo. Adicionalmente, la mayoría de las observaciones fueron tomadas en sitios de fácil acceso por lo que algunas regiones podrían carecer de datos. Por último, muchos sitios donde se realizaron las observaciones son cercanos entre sí, lo que crea un patrón de agrupación entre los datos.

Después de obtener las listas de observación de aves para la Península de Yucatán, se realizó una primera exploración de la base de datos completa. A continuación, se revisó desde los registros más antiguos hasta los más actuales; esto para obtener el

rango de años que contaba con más observaciones que fueran útiles para el desarrollo del trabajo; el rango seleccionado fue entre 2009-2016. Después de delimitar el rango de años con los datos a utilizar; se realizó un filtrado de la base de datos, esto para poder obtener los datos más confiables para tratar de hacer más preciso el análisis.

El primer criterio de filtrado utilizado fue que los datos contaran con una verificación y validación por los curadores de eBird. Es decir, que la observación de una especie se encuentre de acuerdo a su distribución geográfica, y en las fechas de presencia (en el caso de las migratorias); asimismo se revisó que no hubiera una sobrestimación del número de individuos de cada especie. Para comprobar lo anterior se utilizó la experiencia adquirida observando aves en campo y tomando en cuenta los hábitos de migración de cada especie, es decir, si migran en grupo o solas. Un ejemplo encontrado en los datos fue la especie Tirano Dorso Negro (*Tyrannus tyrannus*), que, en general, en campo se observan grupos de 10 hasta 15 individuos; esto coincide con la literatura revisada para esta especie. Sin embargo, dentro de los datos se encontró un registro que contaba con 10000 individuos por lo que se removió. Después de esta delimitación de los datos, se clasificaron todas las especies por su estatus en los siguientes grupos: residente, migratoria, migratoria de verano, y rara o accidental; así como su hábito: terrestre o acuática. A continuación, para el análisis solo se seleccionaron especies migratorias terrestres. La razón fue para poder modelar los cambios en la riqueza de especies en la península en relación a diferentes tipos de vegetación, productividad primaria (medida a través del NDVI) y la distancia a la costa ya que las especies acuáticas tienden a restringirse a las áreas costeras y debido a la falta de cuerpos de agua superficiales en la península no realizan movimientos tierra adentro. Cabe mencionar que la información para la clasificación fue obtenida de diferentes portales relacionados con la conservación y el estudio de las aves, como lo son Avibase (2016), y BirdLife International/NatureServe (2011); además del libro Sal a Pajarear Yucatán (McKinnon, 2013). Es importante mencionar que, dentro de los datos seleccionados, las especies “raras” o poco probables fueron removidas; dichas especies se consideraron “raras” ya que no son parte de la comunidad de especies migratorias que llegan a la península durante cada año, es decir su registro en la península puede deberse a alguna situación (por ejemplo, tormentas, neblina, etc) que puede haberlas desviado de su área de distribución recurrente durante la migración. Sin embargo, no se removieron todas las especies consideradas “raras” de

acuerdo a las características antes mencionadas, sino que se decidió conservar algunas que eran más recurrentes dentro de los datos. El procedimiento seguido fue el siguiente: 1) se obtuvieron las especies raras a partir de su rango de distribución y por la cantidad de observaciones en la Península de Yucatán durante las épocas de migración. 2) Se calculó el promedio de observaciones de las especies raras por cada año. 3) Después de obtener el promedio, solo se conservaron las especies que contaban con un número igual o mayor que el promedio de observaciones de todas las especies raras en cada año.

El segundo criterio de filtrado utilizado fue la forma en la que se tomó la observación, es decir, el método de muestreo. Para el caso particular de este trabajo se seleccionaron las observaciones realizadas en conteos por desplazamiento (transectos) debido a que este método de observación nos permite tener una mayor probabilidad de detectar más especies en cada sitio. Los transectos se contaron con distancias entre 100 m y 20,000 m pero se seleccionaron transectos entre 100 y 5,000 m de distancia. El criterio para la selección de estas distancias fue a partir de la realización de curvas de rarefacción en las cuales se seleccionaron las distancias que ya contaban con curvas asintóticas (ver ANEXOS Fig. 6). Es importante reconocer que la variación entre las distancias de observación tendrá un efecto en las estimaciones de la riqueza de especies. Este efecto se controló introduciendo al modelo la distancia de observación como una variable.

El tercer criterio para el filtrado de datos fueron las horas en las que se realizaron las observaciones ya que dentro de las listas existen observaciones en horarios matutinos y vespertinos. Para este trabajo se utilizaron observaciones realizadas entre 6:00 a.m. y 11:00 a.m. considerando que dentro de este rango de tiempo las aves salen en busca de alimento y se encuentran más activas. Por lo que las listas realizadas dentro de estas horas tienen una probabilidad más alta de contar con un mayor número de especies registradas

El último criterio utilizado como filtro fue el tiempo de realización de las observaciones; es decir el tiempo de muestreo, ya que dentro de los datos existen observaciones que van desde los 30 min hasta 6 horas lo que puede causar variación en el número de especies registradas. Sin embargo, para este trabajo, se delimitó un rango de media hora como mínimo y tres horas como máximo, ya que se ha comprobado con los datos de eBird que, después de tres horas de observación, el número de especies registrado no aumenta

(Sullivan *et al*, 2009). Es importante mencionar que el rango de tiempo delimitado coincide con el tamaño máximo de los transectos donde se realizaron las observaciones, por lo que un mayor tiempo de realización coincidía con una mayor distancia de transecto. Por ejemplo, transectos de más 6 km contaban con un tiempo de realización de más de 4 horas; por lo cual no se conservaron estos datos como se menciona anteriormente en el criterio para seleccionar los tamaños de transecto.

Después de obtener la base de datos filtrada con los criterios anteriormente descritos, se obtuvieron las coordenadas de cada punto de observación. Posteriormente, las coordenadas fueron proyectadas en un mapa de la Península de Yucatán, en el cual se pudo observar un patrón de agregación espacial o poca distancia entre los sitios donde se tomaron los datos. Este patrón de agregación es un sesgo de muestreo espacial recurrente dentro de datos de ciencia ciudadana debido al comportamiento de los observadores de aves de realizar sus observaciones en sitios con fácil acceso y cercanos uno de otro (Van Strien *et al*, 2013). A causa de este sesgo puede aumentar la incertidumbre del modelo lo que conduce a predicciones que pueden estar sobrestimadas o subestimadas (Veloz, 2009, Hijmans, 2012). Una forma de eliminar o reducir este sesgo, es a partir de la reducción o adelgazamiento espacial de los puntos de observación. Idealmente, la reducción espacial elimina los registros cercanos para reducir los efectos de dicho sesgo de muestreo, al mismo tiempo que retiene la mayor cantidad de información útil. Para realizar esta reducción se utilizó el paquete *spThin* (Aiello-Lammens *et al*, 2015) en R y RStudio (R Core Team, 2017; RStudio Team, 2015). Este paquete reduce los puntos de observación cercanos de manera aleatoria; además se puede introducir la distancia mínima a la cual deben estar separados los puntos.

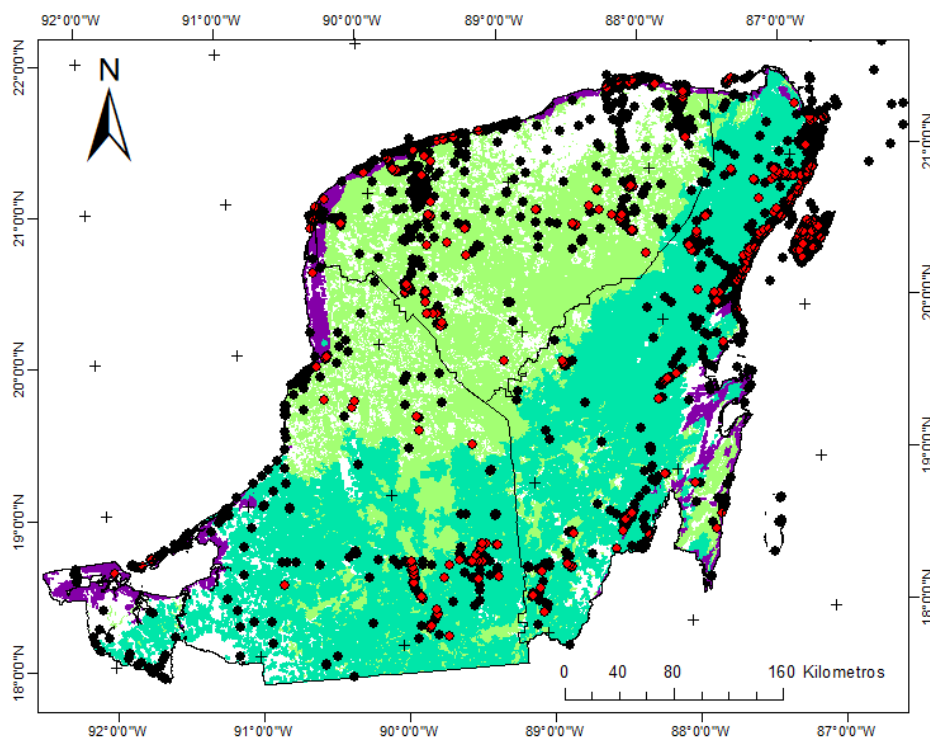
Para realizar la reducción de puntos se utilizaron diferentes distancias (2.5km, 5km, 7.5km, y 10km). Para designarlas, primero se estableció la distancia mínima (2.5km) tomando en cuenta el tiempo en el cual se tomaron los datos; es decir si las observaciones de los puntos cercanos se tomaron el mismo día y en horas cercanas; ya que la movilidad de las aves podría causar que se registre el mismo individuo si los puntos de observación están a menos de 1 km. Después de obtener la distancia mínima se obtuvieron grupos de datos de manera sistemática utilizando el doble de la distancia mínima (5km), el triple (7.5) y el cuádruple (10km). Con estos grupos de datos se

realizaron repeticiones de los modelos; posteriormente se obtuvieron los residuales de cada modelo, con los cuales se realizaron pruebas de Moran para evaluar si existía autocorrelación espacial en los diferentes conjuntos de datos (Ver apéndice 1). Las pruebas de Moran se llevaron a cabo con el paquete APE (Paradis *et al*, 2004) en R y RStudio (R Core Team, 2017; RStudio Team, 2015). Al final, la distancia entre puntos que se seleccionó para realizar los análisis que se presentan en los resultados fue 2.5 km, ya que, con la pruebas de Moran, se pudo determinar que esta es la distancia mínima entre los grupos de datos seleccionados, en la cual aparentemente ya no existe autocorrelación espacial; además de que conserva una mayor cantidad de datos para los modelos finales. Adicionalmente, debido a que los datos de eBird fueron recolectados temporalmente y se ha encontrado una correlación temporal entre las observaciones de este tipo de datos (Zuur *et al*, 2010), se realizaron pruebas de Box con los residuales del modelo para probar si existía o no una autocorrelación temporal en los datos; después de realizar las pruebas se pudo observar que no existe autocorrelación temporal en los datos (ver apéndice 1). Estas pruebas fueron realizadas en R y RStudio (R Core Team, 2017; RStudio Team, 2015).

## **2.2. Clasificación del tipo de hábitat**

Para determinar el tipo de hábitat, se obtuvieron las coordenadas donde se realizó cada lista de observación de aves. A continuación, las coordenadas se proyectaron a un mapa de los tipos de vegetación de la Península de Yucatán (Mapa de uso de Suelo y Vegetación de México, serie V (capa unión) desarrollado por el Instituto Nacional de Estadística y Geografía, inicialmente a escala 1:250000 (INEGI, 2013), y modificado a escala: 1:1000000 por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2015). Este mapa, se obtuvo a través del portal de geoinformación de la CONABIO ([www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#secc2t2](http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#secc2t2)). Posteriormente, a partir de las coordenadas proyectadas en el mapa, se extrajeron los tipos de hábitats pertenecientes a cada una de ellas. Después de obtener los tipos de vegetación, se seleccionaron dentro de la base de datos los sitios pertenecientes a los hábitats de manglar y a los tipos de selva: selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperenifolia (Figura 1). Cabe mencionar, que para el modelo de hábitat se utilizaron los datos de selva baja caducifolia y selva mediana

subcaducifolia como un solo grupo designado como: “Selva caducifolia (B y M)”. Las razones para designar este grupo fueron: 1) porque para selva baja caducifolia se contaba con pocos puntos de observación, 2) estos dos tipos de selva comparten muchas de sus especies vegetales por lo que cuentan con una fenología similar (Rzedowski & Huerta, 1994; Duran & Mendez, 2010; Flores *et al*, 2010), lo que puede ocasionar que tengan una productividad primaria similar; por lo tanto el supuesto en este trabajo es que presentan recursos similares para las aves migratorias. Finalmente, es importante mencionar que la variable de hábitat no cuenta con información para cuantificar la variación o la heterogeneidad ambiental; dado que un supuesto de esta variable es que los hábitats son homogéneos. Por esta razón, se utilizaron las otras variables evaluadas para tratar de reflejar la variación, tanto geográfica, como de productividad primaria.



### Leyenda

- Datos Filtrados
- Datos Completos

### Tipo de Vegetación

- MANGLAR
- SELVA CADUCIFOLIA (B Y M)
- SELVA MEDIANA SUBPERENNIFOLIA

**Figura 1.** Mapa de uso de suelo y vegetación de México, serie V (INEGI) del cual se extrajeron los datos de los tipos de vegetación. Los puntos negros representan todos los datos descargados de la plataforma eBird antes de filtrarlos, mientras que los puntos rojos representan los datos después del filtrado y la reducción de puntos por distancia. Se obtuvieron 61 puntos para el hábitat de Manglar, 131 puntos para Selva Caducifolia (B y M) y 140 puntos para Selva Mediana Subperennifolia; haciendo un total de 332 puntos para los análisis. Nota: las áreas blancas en el mapa representan tipos que vegetación que no se utilizaron en el análisis: áreas urbanas, poblados, zonas de ganadería, zonas de agricultura.

### 2.2. Distancia a la costa

Para conocer si existe una relación entre la riqueza de especies y la lejanía de los sitios de llegada o salida con relación a la costa, se calculó la distancia a la línea de costa de cada uno de los puntos de observación. Dicho procedimiento se realizó utilizando la herramienta Near en el programa ArcGis 10.3 (ESRI, 2011).

### 2.3. Productividad primaria del hábitat

Para poder determinar la productividad primaria de diferentes épocas o temporadas se utilizaron dos índices derivados de percepción remota. El primero fue el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI por sus siglas en inglés), el cual se ha probado que está directamente relacionado con la biomasa vegetal y la capacidad fotosintética y por lo tanto brinda una estimación directa de la productividad primaria del ecosistema (Box *et al*, 1989; Reed *et al*, 1994; Cramer *et al*, 1999). Por otro lado, este índice se ha utilizado para estudiar relación de la riqueza de especies de aves y mariposas con la productividad de la vegetación (e.g. Seto *et al*, 2004).

El segundo índice utilizado fue el índice de vegetación mejorado (EVI por sus siglas en inglés), este índice tiene mejor respuesta que el NDVI en áreas con alta cantidad de biomasa, es decir, no se satura en las áreas con alta biomasa foliar como el NDVI. En otras palabras, a medida que la biomasa aumenta en diferentes áreas o en el tiempo, los valores de EVI no llegan a un límite como los de NDVI. Sin embargo, el EVI es más susceptible a efectos topográficos, de estructura de la vegetación y arquitectura del dosel.

Se descargaron los mapas de los dos índices en formato geo TIFF con una resolución temporal de 16 días (MOD13Q1), producto del espectrorradiómetro de imágenes de media resolución (MODIS). El rango de tiempo representado en los mapas fue entre los años 2009-2016, (MODIS, 2000). Las imágenes fueron obtenidas con un procesamiento completo, es decir los índices ya estaban calculados. Adicionalmente, las imágenes estaban establecidas con un sistema de coordenadas WGS84. Posteriormente fueron proyectadas al sistema INEGI Lambert conformal conic, usando el datum WGS84. Para la extracción de los datos de productividad se usaron las coordenadas del punto de inicio de los transectos de observación de aves de los datos de eBird. Estos puntos fueron



proyectados en Google Earth Pro (Google inc. 2005), posteriormente, se dibujaron los transectos donde posiblemente los observadores de aves realizaron el recorrido. Para la orientación de los transectos, estos se establecieron sobre caminos o lo que podrían ser caminos que se encontraran cerca de la coordenada de referencia (ver ANEXOS Figs. 6, 7 y 8). Las medidas de largo para cada transecto variaron entre 100m y 5km de acuerdo a la distancia del recorrido reportada para cada punto de observación, y para todos se tomó en cuenta un ancho de 25 metros de cada lado formando un cuadrante. Los polígonos dibujados sirvieron para poder extraer los datos de los diferentes pixeles que estuvieran dentro del transecto. Posteriormente, los polígonos de los transectos fueron transferidos a ArcGis 10.3 (ESRI, 2011) donde se proyectaron al mismo sistema que las imágenes MODIS. Posteriormente, se extrajo cada uno los valores de NDVI y EVI que estaban dentro de cada polígono utilizando los datos raster correspondientes a la fecha con la que fueron tomadas las observaciones de aves. Con los datos extraídos de cada imagen se sacó el promedio de los datos por cada transecto que posteriormente sirvió para el modelo, cabe mencionar que se utilizaron tanto el NDVI como el EVI para evaluar la productividad primaria.

#### **2.4. Análisis de datos**

El objetivo de los análisis fue comparar los cambios en la riqueza de especies con relación a: 1) el tipo de hábitat, 2) la productividad primaria de la Península de Yucatán (medida con NDVI y EVI), 3) la distancia a la costa de cada sitio, y 4) la temporada de migración (primavera y otoño). Para esto se designó como temporada de otoño las observaciones realizadas entre la tercera semana del mes de agosto y la primera semana del mes de diciembre. Se designó como temporada de primavera a las observaciones realizadas entre la tercera semana del mes de febrero a la primera semana del mes de junio. Adicionalmente, cada temporada fue dividida en periodos de dos semanas, dicha división fue para poder acoplar los datos de la riqueza de especies con los datos de índices de vegetación debido a que la resolución temporal de los datos MODIS que se utilizaron es de cada dos semanas. Aplicando este criterio la temporada de otoño quedó dividida en seis periodos y la de primavera en siete.

Finalmente, con estos datos se calculó la riqueza de especies migratorias para cada transecto de observación, para cada uno de periodos de dos semanas (seis en otoño y

siete en primavera) con sus respectivos valores de NDVI, EVI, distancia a la costa y tipo de habitat. Cabe mencionar que se utilizó la riqueza de especies en lugar de los índices de diversidad ya que requieren registros de abundancia, debido a que los métodos de observación de eBird, pueden sobreestimar la abundancia ya que las observaciones no están separadas por registros visuales y de sonidos o cantos. Además, por la movilidad de las aves, es más fácil registrar el mismo individuo en diferentes momentos durante el recorrido del transecto. Posteriormente a obtener los datos de riqueza, se utilizaron cuatro modelos lineales con distribución de error de Poisson para conocer el cambio de la riqueza de especies en: (1) diferentes hábitats, (2) gradientes de productividad primaria utilizando dos índices NDVI y EVI (uno por modelo) y (3) distancia a la costa. Igualmente se incluyó en el análisis la variable distancia de transecto para reducir su efecto en la riqueza de especies (Møller & Mousseau, 2009; Sullivan *et al*, 2009). Se incluye en cada modelo la interacción entre la variable principal (hábitat, productividad, distancia) y la temporada, para analizar si la relación entre la riqueza de especies y la variable es diferente en cada temporada. Igualmente, se agregó la interacción entre la variable principal y los periodos de dos semanas para analizar si el patrón en la riqueza de especies varía a través del tiempo. Cabe mencionar, que las variables distancia de transecto, NDVI/EVI, y distancia a la costa fueron estandarizadas para que tuvieran las mismas unidades. Para esto se utilizó el paquete robustHD (Alfons, 2016). Los modelos utilizados quedaron de la siguiente forma:

$$\gamma = \text{Poisson}(\alpha + \beta_1(\text{Distancia transecto}) + \beta_2(\text{Hábitat}) + \beta_3(\text{Temporada}) + \beta_4(\text{Periodo}) + \beta_5(\text{Temporada} \times \text{Periodo}) + \beta_6(\text{Temporada} \times \text{Hábitat}) + \beta_7(\text{Periodo} \times \text{Hábitat}))$$

$$\gamma = \text{Poisson}(\alpha + \beta_1(\text{Distancia transecto}) + \beta_2(\text{NDVI}) + \beta_3(\text{Temporada}) + \beta_4(\text{Periodo}) + \beta_5(\text{Temporada} \times \text{Periodo}) + \beta_6(\text{Temporada} \times \text{NDVI}) + \beta_7(\text{Periodo} \times \text{NDVI}))$$

$$\gamma = \text{Poisson}(\alpha + \beta_1(\text{Distancia transecto}) + \beta_2(\text{EVI}) + \beta_3(\text{Temporada}) + \beta_4(\text{Periodo}) + \beta_5(\text{Temporada} \times \text{Periodo}) + \beta_6(\text{Temporada} \times \text{EVI}) + \beta_7(\text{Periodo} \times \text{EVI}))$$

$$\gamma = \text{Poisson}(\alpha + \beta_1(\text{Distancia transecto}) + \beta_2(\text{Distancia a la costa}) + \beta_3(\text{Temporada}) + \beta_4(\text{Periodo}) + \beta_5(\text{Temporada} \times \text{Periodo}) + \beta_6(\text{Periodo} \times \text{Distancia a la costa}))$$

Se utilizaron estos modelos para comparar las dos hipótesis alternativas de manera independiente y conocer a cuál hipótesis responde la riqueza de especies de aves migratorias de manera dinámica, incluyendo la incertidumbre (intervalos de confianza 95%) en las predicciones. Esto se llevó a cabo para conocer, en cada periodo, el patrón de la riqueza en relación al hábitat, a la distancia a la costa y a la productividad. Los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2017) y RStudio (RStudio Team, 2015). Se calculó el  $R^2$  para conocer la variación explicada por cada modelo. Adicionalmente, se utilizó el criterio de información de Aikake para seleccionar el mejor modelo o el modelo que minimiza la pérdida de información entre los dos modelos de productividad y el modelo de distancia a la costa. Sin embargo, los resultados de los modelos utilizando EVI fueron muy similares al NDVI por lo que al final se optó por utilizar el modelo de NDVI para comparar con el modelo de distancia a la costa; ya que se ha visto que el NDVI es mejor para caracterizar las zonas con poca productividad como la costa de Yucatán (Ver ANEXO, tabla 4). Por otra parte, se seleccionaron el 30% de los puntos al azar de cada tipo de vegetación para realizar una validación para cada modelo; para de esta manera conocer la capacidad de predicción de cada modelo por cada tipo de vegetación, al realizar la validación cruzada, se obtuvo el error medio cuadrático (RMSE); este valor sirvió para comparar la magnitud del error existente en los datos estimados por los modelos en relación a los datos observados. Así cuanto más pequeño es un valor de error medio cuadrático, más cercanos son los valores predichos y observados. Para estas pruebas se utilizó el paquete caret en R (Kuhn, 2008).



## CAPITULO III

### RESULTADOS

Al principio de otoño y al final de la primavera, el modelo para evaluar el efecto de la distancia a la costa estimó un mayor número de especies en los sitios cercanos a la costa (menos productivos) en comparación con los modelos para evaluar el hábitat y el NDVI (Fig. 2 y 3). Adicionalmente, para los hábitats más lejanos a la costa y más productivos los tres modelos predijeron valores de riqueza similares al principio del otoño y final de primavera. Por otro lado, al final del otoño y al principio de primavera los modelos para evaluar el hábitat y la distancia a la costa presentaron valores de riqueza similares en los sitios cercanos a la costa (menos productivos); en contraste el modelo para evaluar el NDVI presentó una especie más en la riqueza estimada en comparación con los modelos para evaluar el hábitat y la distancia a la costa en los sitios cercanos a la costa (Figs. 2 y 3 ver ANEXO Figs. 10, 11 y 12). Por otro lado, el modelo de distancia a la costa presentó una mayor riqueza estimada en los sitios lejanos a la costa en comparación a los modelos de Hábitat y NDVI (Fig. 2 y 3 ver ANEXO Figs. 10, 11 y 12); sin embargo, la riqueza estimada por los tres modelos fue alta en los sitios lejanos a la costa en comparación con los sitios cercanos a la costa, los cuales presentaron una mayor riqueza de especies estimada tanto al final del otoño como al principio de primavera.

No obstante, los modelos presentaron un ajuste muy parecido por lo que la predictibilidad de los tres fue muy similar (modelo de hábitat:  $R^2=0.1349$ ,  $AIC=1753$ , modelo de distancia a la costa:  $R^2=0.1262$ ,  $AIC=1693.5$ . Modelo de NDVI:  $R^2=0.1258$ ,  $AIC=1687$ ; Modelo de EVI:  $R^2=0.1275$ ,  $AIC=1689$ ) (Ver ANEXO, tabla 1). Sin embargo, aunque el ajuste de los modelos fue similar, al inicio del otoño y final de primavera, la distancia a la costa parece ser el factor más influyente en la migración debido a que el modelo para evaluar la distancia a la costa predijo más especies en los sitios costeros (Fig. 4, ver ANEXOS Fig. 13). Además, el modelo de distancia a la costa tuvo un mejor ajuste para los datos de manglar (Ver ANEXOS Tabla 2). En contraste, los modelos de hábitat y NDVI no presentaron los mismos resultados que el modelo para evaluar la distancia a la costa. La predicción de la hipótesis de escala era que los sitios cercanos a la costa presentarían mayor número de especies al inicio de la migración de otoño y final

de primavera, aunque estos contaran con menos productividad (medida a través del NDVI). Por lo tanto, la hipótesis de escala se cumplió parcialmente. Por otro lado, al final del otoño y principio de primavera, los tres modelos (Hábitat, NDVI y Distancia a la costa) predijeron valores similares de riqueza de especies (Fig. 4, ver ANEXOS Fig. 10, 11, 12 y 13).

Las validaciones de cada modelo en cada tipo de vegetación mostraron que el modelo para evaluar distancia a la costa fue el mejor predictor (aquel con el menor error) para los datos de manglar en comparación con el modelo de tipo de hábitat y el modelo de NDVI (Modelo de tipo de hábitat  $RMSE=3.26$ , Modelo de NDVI  $RMSE=4.21$ , Modelo de distancia a la costa  $RMSE=1.41$ ) (Ver Anexos Tabla 2). Por otro lado, para los datos de selvas caducifolias (B y M), los tres modelos tuvieron una predictibilidad cercana (Modelo de tipo de hábitat  $RMSE=4.48$ , Modelo de NDVI  $RMSE=4.04$ , Modelo de distancia a la costa  $RMSE=5.23$ ); sin embargo, el modelo de NDVI parece ser el mejor modelo predictor. Finalmente, los datos de selva mediana superenifolia presentaron un error comparativamente mayor y muy parecido en los tres modelos, (Modelo de tipo de hábitat  $RMSE=5.08$ , Modelo de NDVI  $RMSE=5.18$ , Modelo de distancia a la costa  $RMSE=5.18$ ), siendo el modelo de tipo de hábitat ligeramente más preciso que los otros dos.

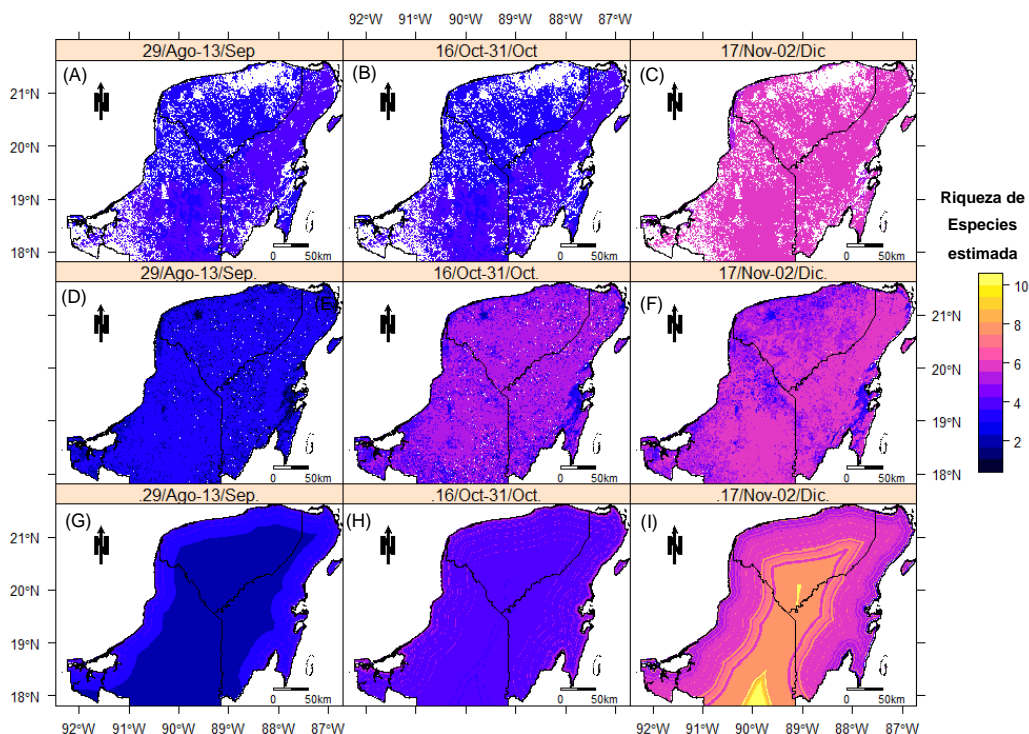
Los resultados del modelo de tipo de hábitat para la temporada de otoño presentaron un incremento de la riqueza de especies con el tiempo en los tres hábitats. Sin embargo, durante el principio de esta temporada, los valores de la riqueza estimada fueron similares en los hábitats de manglar y selva caducifolia (B y M) (que se encuentran en la costa y centro de la Península de Yucatán). En contraste, la selva mediana subperenifolia (al sur y este de la Península de Yucatán), presentó una mayor riqueza estimada en comparación a los otros hábitats. A pesar de ello, al final del otoño, la selva caducifolia (B y M) y la selva mediana subperenifolia presentaron valores de riqueza similares y más altos en comparación al manglar (ver ANEXOS Fig. 10). Por otro lado, durante la temporada de primavera el modelo para evaluar el hábitat mostró un decremento de la riqueza de especies para los tres hábitats. A pesar de ello, existió una mayor riqueza de especies estimada en los hábitats de selva mediana subperenifolia durante la mayor parte de dicha temporada en comparación con los otros dos hábitats los cuales presentaron una riqueza de especies similar (ver ANEXOS Fig. 10).

Por otra parte, los resultados del modelo para evaluar el NDVI, para el otoño mostraron que los hábitats con menos productividad primaria (cercanos a la costa) tuvieron una riqueza estimada similar a los sitios con más productividad primaria (lejanos a la costa) al principio de la temporada. Mientras que al final del otoño, se observó una mayor riqueza estimada en los sitios con más productividad primaria en comparación con los sitios con menos productividad primaria (ver ANEXOS Fig. 11). Por otra parte, al inicio de la temporada de primavera el modelo de NDVI muestra una mayor riqueza de especies estimada en los sitios menos productivos (cercanos a la costa) y al fin de la primavera el modelo muestra una mayor riqueza estimada en los sitios con más productividad primaria (lejanos a la costa) (ver ANEXOS Fig. 11).

Con respecto a los resultados del modelo para evaluar la distancia a la costa, para el otoño los hábitats más cercanos a la costa tuvieron una mayor riqueza estimada en comparación con los hábitats más lejanos a la costa al principio de la temporada; mientras al final del otoño, se observó una mayor riqueza estimada en los sitios más lejanos a la costa (ver ANEXOS Fig. 12). Por otra parte, al inicio de la temporada de primavera, el modelo para evaluar la distancia a la costa mostró una mayor riqueza de especies estimada en los sitios lejanos a la costa. Pero, conforme la primavera llega a su fin, se pudo observar una relación negativa entre riqueza y distancia a la costa; esto es más evidente en el penúltimo periodo de la temporada de primavera (09/May-24/May), en el cual el modelo muestra una mayor riqueza estimada en los sitios cercanos a la costa (ver ANEXOS Fig. 12).

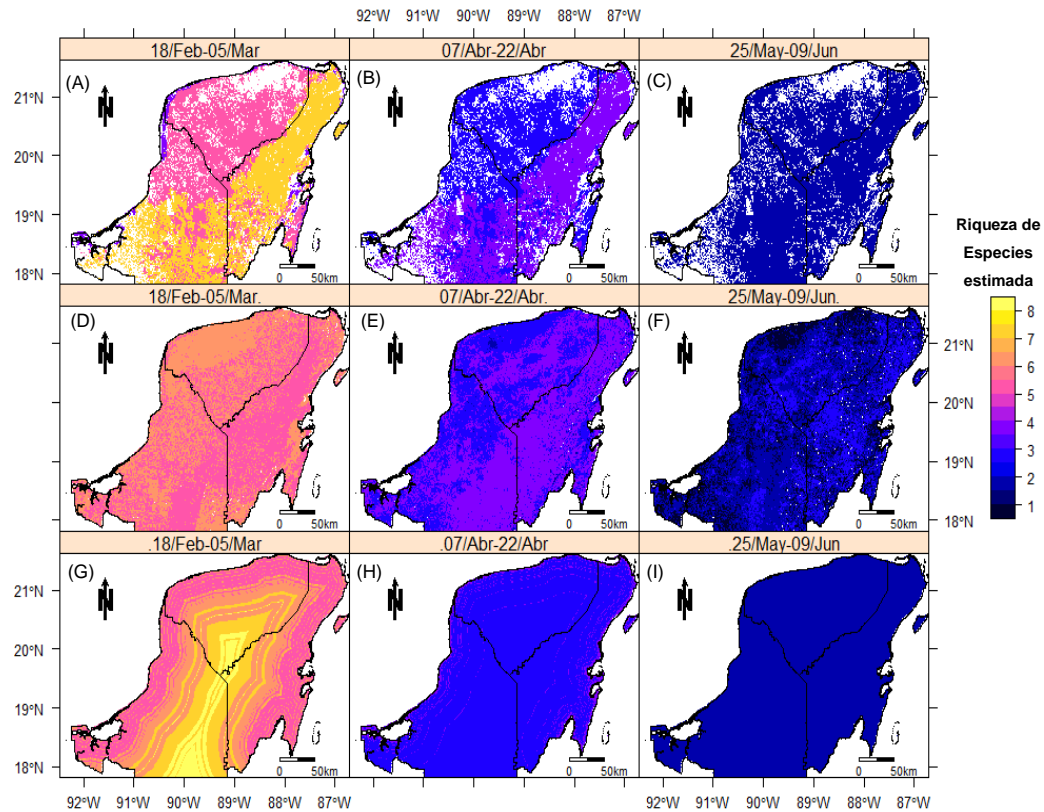
Los resultados del modelo para evaluar la distancia a la costa son congruentes con las predicciones para la hipótesis de escala, ya que mostraron al inicio del otoño y al final de la primavera una mayor riqueza estimada en los sitios cercanos a costa como predice dicha hipótesis. Por el contrario, los resultados de los modelos para evaluar el NDVI y el hábitat son más acordes con la hipótesis de vuelo directo, debido a que no se observó una mayor riqueza de especies estimada en los hábitats con poca productividad (los manglares) al inicio del otoño y al final de la primavera como había predicho la hipótesis de escala. Sin embargo, durante las dos primeras semanas de la primavera, se observó una mayor riqueza estimada en los sitios menos productivos. Este resultado es inesperado y sorprendente, dado que en las semanas siguientes el patrón observado es

el opuesto, es decir, el patrón predicho por la hipótesis de vuelo directo. A pesar de ello, los resultados muestran una ganancia en la riqueza estimada para el manglar durante el otoño y una reducción durante la primavera, lo cual indica que las especies siguen ocupando estos hábitats aunque cuenten con pocos recursos.

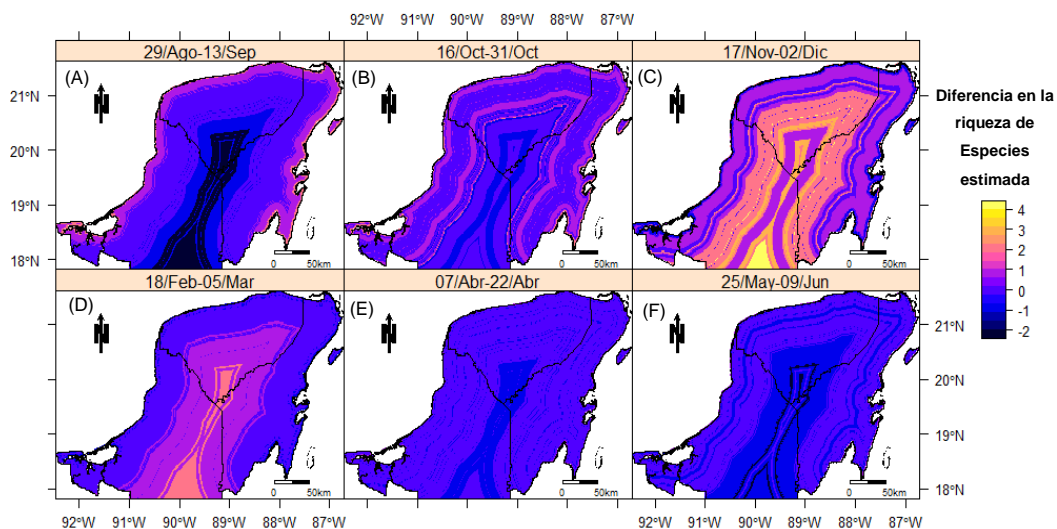


**Figura 2.** Estimaciones de la riqueza de especies para la temporada de otoño, para los tres modelos evaluados. Modelo utilizando el hábitat como variable explicativa (A, B y C). Modelo utilizando el NDVI como variable explicativa (D, E, y F), modelo utilizando la distancia a costa como variable explicativa (G, H e I). principio de temporada (A, D y G), intermedio de la temporada (B, E y D), final de temporada (C, F e I). Notas: 1) Las áreas blancas en los resultados del modelo de tipo de hábitat, representan tipos que vegetación que no se evaluaron en el análisis como: áreas urbanas, poblados, zonas de ganadería, zonas de agricultura entre otros. 2) La paleta de colores de los mapas presentados en esta figura se creó con base en los resultados de los tres modelos evaluados (Habitat, NDVI y Distancia a la costa); por lo que es diferente a la paleta de colores de los mapas en el anexo las cuales se crearon a partir de los resultados de cada modelo.





**Figura 3.** Estimaciones de la riqueza de especies para la temporada de primavera, para los tres modelos evaluados. Modelo utilizando el hábitat como variable explicativa. (A, B y C). Modelo utilizando el NDVI como variable explicativa (D, E, y F), modelo utilizando la distancia a costa como variable explicativa (G, H e I. principio de temporada (A, D y G), intermedio de la temporada (B, E y D), final de temporada (C, F e I). Notas: 1) Las áreas blancas en los resultados del modelo de tipo de hábitat, representan tipos que vegetación que no se evaluaron en el análisis como: áreas urbanas, poblados, zonas de ganadería, zonas de agricultura entre otros. 2) La paleta de colores de los mapas presentados en esta figura se creó con base en los resultados de los tres modelos evaluados (Habitat, NDVI y Distancia a la costa); por lo que es diferente a la paleta de colores de los mapas en el anexo las cuales se crearon a partir de los resultados de cada modelo.



**Figura 4.** Diferencias en las estimaciones de la riqueza de especies entre el modelo para evaluar la distancia a la costa y el modelo para evaluar el NDVI, para otoño (A, B y C) y primavera (D, E y F), los números positivos muestran una mayor estimación del modelo de distancia a la costa, mientras que los números negativos muestran mayor estimación del modelo de productividad (todos los mapas en ANEXOS).

## CAPITULO IV

### DISCUSIÓN

Uno de los modelos evaluados en este estudio apoya la hipótesis de escala; dicho modelo fue el de distancia a la costa, el cual predijo más especies de aves migratorias al principio de otoño e inicio de primavera. Este modelo también tuvo una mejor capacidad de predicción de la riqueza de especies, al menos en el manglar. Por otro lado, el modelo para evaluar el tipo de hábitat y el modelo para evaluar el NDVI parecen no detectar el aumento de la riqueza en manglar, contrario a la hipótesis de escala. Sin embargo, estos resultados pueden evidenciar que los sitios cercanos a la costa, como los manglares, pueden ser ocupados por las especies migratorias terrestres aunque no cuenten con tantos recursos.

Para persistir en los manglares, las especies migratorias terrestres presentan una característica que puede facilitar el aprovechamiento de los pocos recursos disponibles en los hábitats cerca de la costa. Esta característica es ser generalistas o tener flexibilidad en su dieta durante la migración (Hutto, 1981; Rotenberry, 1980; Rosenberg *et al*, 1982; Sol & Lefebvre, 2006; Champlin *et al*, 2009; Langlois & McWilliams, 2010; Wright *et al*, 2010; Diggs *et al*, 2011). Por otro lado, también se ha observado que la riqueza de aves está relacionada con la estructura vertical y horizontal de la vegetación (Hilden, 1965; Robinson & Holmes, 1982; Wiens & Rotenberry, 1981; Robinson & Holmes, 1984; Lynch, 1989; Wunderle & Waide, 1993; Deppe & Rotenberry, 2008; Armstrong *et al*, 2016), ya que hábitats más complejos estructuralmente permiten más estratos para encontrar alimentos, además facilitan la evasión de depredadores y proveen sitios de descanso (Hilden, 1965; Robinson & Holmes, 1982; Robinson & Holmes, 1984; Hutto, 1985; Lynch, 1989). Sin embargo, los manglares cuentan con una baja estructura si los comparamos con los tipos de selvas en la península; pero si los comparamos con otros hábitats cercanos a la costa como las sabanas y las dunas costeras, la estructura horizontal y vertical del manglar puede proveer más sitios de reposo y diferentes estratos donde las aves pueden encontrar alimento (Hilden, 1965; Hutto, 1985; Rodenhouse & Holmes, 1992; Acevedo & Aide, 2008). Además, el agua estancada dentro de los manglares puede proporcionar recursos como los insectos que se reproducen en ella

(Lefebvre & Poulin, 1996; Acevedo & Aide, 2008). Por último, los resultados obtenidos en este trabajo muestran una ocupación de los manglares por parte de las especies de aves migratorias terrestres, lo que complementa la información conocida sobre dichos hábitats y su ocupación por las especies de aves acuáticas, las cuales se asocian con los recursos alimenticios como crustáceos y peces (Acevedo & Aide., 2008).

Por otro lado, la selva caducifolia presentó un aumento de la riqueza estimada durante el otoño. Este resultado indica que las selvas caducifolias, al igual que los manglares, pueden ser ocupadas por las aves migratorias como escala antes de llegar a las selvas medianas subperenifolias, que son el tipo de hábitat más productivo de la Península de Yucatán. Una posible causa de la ocupación de las selvas caducifolias en la migración es que durante la historia de la Península de Yucatán éstas han sufrido gran cantidad de perturbaciones antropogénicas (González-Iturbide *et al*, 2002). Dichas perturbaciones, como la agricultura y la ganadería, han propiciado que haya diferentes recursos, como los frutos asociados a las especies vegetales pioneras, que las aves pueden aprovechar (Barrow *et al*. 2000; Suthers *et al*, 2000; Nabhan, 2001; Nabhan, 2004). Sin embargo, la estructura de la vegetación formada por las especies pioneras es baja en comparación con la selva mediana subperenifolia, pero más alta si la comparamos con el manglar, por lo que las selvas caducifolias son un hábitat de paso intermedio hacia los sitios con más estructura y recursos durante la migración. De igual modo, las perturbaciones han propiciado la creación de nuevos nichos que las especies migratorias pueden explotar debido a la capacidad de ser generalistas y cambiar su dieta (Alatalo, 1980; Rotenberry, 1980; Hutto, 1981). Sin embargo, esto no significa que los nuevos nichos ofrezcan recursos de alta calidad nutricional, sino que, el tener recursos disponibles les permite a las aves migratorias evitar la competencia con las especies residentes presentes (Gochfeld, 1985; Hutto, 1985; Rappole, 1995). Por esa razón, la mayoría de las especies migratorias han sido relacionadas con hábitats marginales (Rappole, 1995).

Es importante resaltar que los resultados del modelo para evaluar la distancia a la costa muestran una mayor riqueza estimada en comparación con el modelo para evaluar el NDVI en las primeras semanas de la temporada de otoño y las últimas de la temporada de primavera; mientras, al final del otoño y al principio de la primavera, ambos modelos tuvieron valores de riqueza de especies estimada muy cercanos. De esta forma, los dos

modelos trabajan de forma complementaria para predecir el patrón general de la migración de manera dinámica. Considerando que la productividad (medida a través del NDVI) es un factor importante que determina la riqueza de especies en neártico (Hurlbert, 2004; Seto *et al*, 2004; Verschuyt *et al*, 2008), la relación se mantiene en los trópicos, ya que los resultados del modelo para evaluar el NDVI mostraron una relación positiva entre el NDVI y la riqueza de especies durante ambas temporadas. Pero lo más interesante de los resultados es el probar no solo los cambios en la riqueza de especies en función de la productividad primaria, sino también considerando otro factor que en muchos trabajos se ha ignorado, que es la distancia a la costa, que en este trabajo parece tener una influencia importante. Dicha influencia es evidente al principio de otoño y final de primavera, que es cuando las especies migratorias enfrentan el cruce del Golfo de México. Así, la ocupación de sitios cercanos a la costa puede ser importante para optimizar el gasto energético que conlleva el vuelo sobre el golfo (Alerstam, 2011; Buler & Moore, 2011; Deppe *et al*, 2015; Lafleur *et al*, 2016).

Un supuesto crítico sobre la relación entre NDVI y la riqueza de aves es que valores más altos de productividad primaria medidos a través del NDVI pueden relacionarse con una mayor cantidad de recursos como los artrópodos; esta relación se ha comprobado para la tundra de norteamérica donde los resultados mostraron que el NDVI fue un buen predictor de la biomasa de artrópodos del dosel (Sweet *et al*, 2015). De igual manera se ha visto que el NDVI fue un buen predictor de la abundancia y riqueza de escarabajos de Australia (Lassau & Hochuli, 2008; Pettorelli *et al*, 2011). Las evidencias antes mencionadas dan soporte a la relación riqueza de especies-productividad primaria observada en el presente estudio para especies de aves migratorias durante el otoño. Esta temporada coincide con la temporada de lluvias en la Península de Yucatán (Junio-Octubre), que es cuando se observa un crecimiento de las partes vegetativas de las plantas (hojas) (Valdez-Hernández *et al*, 2010; Quezada *et al*, 2011) y existe también un incremento en la cantidad de artrópodos (Smith & Robertson, 2008). Adicionalmente, unas pocas especies de plantas que florecen y fructifican en varios momentos del año como el Chakaj (*Bursera simaruba*) y el Siliil (*Diospyros cuneata*) y pueden aportar recursos como frutos durante la temporada de lluvias (Valdez-Hernández *et al*, 2010; Quezada *et al*, 2011).

Por otra parte, durante la primavera, se observó la misma relación riqueza-productividad primaria (medida a través del NDVI). Sin embargo, al inicio de esta temporada, el modelo para evaluar el NDVI predijo en los sitios cercanos a la costa una diferencia de una especie por encima de los valores estimados de riqueza de especies para los sitios lejanos a la costa. Este resultado es inesperado y contrario a la relación riqueza-productividad primaria. Una posible causa puede ser un error en las estimaciones, ya que como se mencionó en los resultados el mejor modelo para predecir la riqueza en los sitios cercanos a la costa fue el modelo para de distancia la costa. Sin embargo, cabe mencionar que la diferencia en las estimaciones entre los sitios menos productivos y más productivos por el modelo de NDVI durante el inicio de la primavera fue de solo de una especie. Por otro lado, el modelo de distancia a la costa muestra una reducción en la riqueza de especies estimada en los sitios lejanos a la costa (más productivos) y un aumento en los sitios cercanos a la costa (menos productivos) durante la primavera. La ocupación de sitios menos productivos durante la primavera puede deberse a dos factores 1) a un cambio en los recursos disponibles y 2) a que las especies migratorias, por ser generalistas, no necesariamente tienen que ocupar sitios con alta productividad primaria, y consumir los recursos asociados a esta productividad (como artrópodos) y así almacenar energía para su vuelo de regreso al norte. Esto podría deberse a que las aves migratorias se han adaptado a la época de secas (Marzo-Mayo), en la que muchas de las especies vegetales pierden sus hojas (Rzedowski & Huerta, 1994; Duran & Mendez, 2010; Valdez-Hernández *et al*, 2010; Quezada *et al*, 2011), lo que ocasiona que la cantidad de artrópodos disminuya drásticamente (Smith & Robertson, 2008). En lugar, es posible que las aves migratorias, siendo generalistas, aprovechen que la época de secas también coincide con la época de floración y fructificación de muchas especies vegetales de la Península de Yucatán (Valdez-Hernández *et al*, 2010; Quezada *et al*, 2011) y se alimenten de los frutos de las especies vegetales. Es importante destacar, como se mencionó anteriormente, que las aves migratorias no necesitan una gran cantidad de recursos para ocupar un hábitat, por lo que la producción de frutos de los sitios cercanos a la costa podría ser suficiente para ocupar dichos hábitats (Gochfeld, 1985; Hutto, 1985; Rappole, 1995). Adicionalmente, en los sitios cercanos a la costa, como los manglares, el agua estancada dentro de las áreas con vegetación puede proporcionar recursos como insectos durante la época de secas en comparación con las selvas (Lefebvre & Poulin, 1996; Acevedo & Aide, 2008).

Como se mencionó anteriormente y como muestran los resultados, la productividad medida a través del NDVI tiene una relación positiva con la riqueza de especies (Hurlbert, 2004; Phillips *et al*, 2008). Sin embargo, el NDVI es una medida indirecta de los recursos; sería importante tratar de cuantificar los recursos *in situ* disponibles en los hábitats, como la cantidad de insectos y frutos para comparar con los índices de vegetación; ya que se ha observado que los recursos *in situ* pueden predecir los movimientos de migración de las aves (Van der Graaf *et al*, 2006). Por otro lado, es importante señalar que el NDVI es una variable para tomar en cuenta al modelar los patrones de migración; hasta ahora los trabajos que exploran las relaciones entre el NDVI y la riqueza de especies lo hacen de manera estática (Hurlbert, 2004; Seto *et al*, 2004; Somveile *et al*, 2015). Es importante mencionar que, en este trabajo, utilizamos el NDVI en un modelo dinámico para tratar de reproducir los posibles cambios en tiempo y espacio de la riqueza de especies, aunque la variación explicada de los datos fue baja (para todos los modelos, ver resultados). No obstante, el modelo para evaluar el NDVI parece mostrar un patrón general de la migración en la Península de Yucatán.

Como se ha mencionado anteriormente, todos los modelos evaluados presentaron un bajo porcentaje de variación explicada. Una posible causa de la poca variación explicada por los modelos, podría ser el sesgo en los datos de eBird en el esfuerzo de muestreo realizado por los participantes que es altamente variable (Sullivan *et al*, 2009), debido a que diferentes tamaños de muestra (tamaño del transecto) pueden afectar en el número de especies registradas en las listas, es decir cuánto mayor sea la distancia recorrida puede haber más especies registradas. La manera que se utilizó para controlar la variación en el tamaño de muestra en este trabajo fue incluir el tamaño del transecto como covariable en los modelos. De esta manera se puede proporcionar un control simultáneo de varios aspectos del sesgo (Møller & Mousseau, 2009; Sullivan *et al*, 2009). El método de utilizar el tamaño del transecto como covariable ha demostrado reducir el sesgo ocasionado por el tamaño de muestra modelando la abundancia del cardenal nortero (*Cardinalis cardinalis*) en Estados Unidos (Sullivan *et al*, 2009) y para modelar la relación de la abundancia de aves rapaces y la radioactividad en Chernobyl (Møller & Mousseau, 2009)

Por otra parte, el objetivo de este trabajo era evaluar tres variables escogidas *a priori*: el hábitat, el NDVI y la distancia a la costa. Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente dichas variables presentaron un bajo porcentaje de variación explicada; por lo que es importante reconocer que la migración es un proceso complejo y existen otros factores que pueden influenciarla. Un ejemplo de otro factor que podría tener influencia en la migración es la humedad, ya que se ha observado que las aves en la Península de Yucatán tienden a ocupar sitios más húmedos (Smith *et al*, 2010) debido a la alta abundancia y biomasa de insectos asociado a sitios húmedos (Smith & Robertson, 2008). Otra variable que se ha relacionado con la migración es la temperatura de la superficie, al menos para la temporada de primavera en Norteamérica donde se ha encontrado una relación positiva entre la riqueza de especies y la temperatura (Kelly *et al*, 2016 (B)). Sin embargo, la relación entre riqueza y temperatura es una manera alternativa de evaluar la relación riqueza-productividad debido a que existe una relación positiva entre la productividad y la temperatura (Schwartz, *et al*, 2013; Nieto *et al*, 2015).

Por otro lado, una manera de aumentar la variación explicada por los modelos podría ser la utilización de índices fenológicos, dado que se ha visto que el índice de inicio de primavera extendido (derivado de las condiciones climáticas necesarias para el rebrote de hojas de la planta de lila (*Syringa chinensis*) y dos especies de madreselva (*Lonicera tatarica* y *Lonicera korolkowii*)) son buenos predictores de la riqueza de especies durante la migración en Norteamérica (Kelly *et al*, 2016 (B)). No obstante, en el trópico no se cuenta con una base de datos con este tipo de información. Sin embargo, es posible tratar de utilizar otros índices derivados del NDVI. Un ejemplo de esto es el índice de ola verde derivado del satélite, que se calcula a partir de los valores mínimo y máximo de NDVI y se ha utilizado junto con datos de telemetría para mostrar los movimientos migratorios y sitios de escala de la Barnacla Cariblanca (*Branta leucopsis*) en el norte de Europa (Shariatnajibadi *et al*, 2014). Otro ejemplo de estos índices es la tasa instantánea de reverdecimiento, que se calcula a partir de series de tiempo del NDVI; este índice se ha utilizado en conjunto con datos de telemetría para predecir la ocupación de hábitats durante la migración del ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*) en Norteamérica (Aikens *et al*, 2017). Otros índices que podrían mejorar los resultados del modelo son los índices de heterogeneidad ambiental o que reflejen la estructura del hábitat. Entre los índices para caracterizar la heterogeneidad ambiental se han utilizado los índices de textura, los cuáles



son definidos como la cuantificación de la variabilidad en los valores de reflectancia en relación con un grupo de píxeles vecinos y su arreglo espacial en un área determinada (Haralick, 1973). Adicionalmente, entre los índices de textura se encuentran los índices de primer orden como el coeficiente de variación y el rango. Para los de segundo orden están: el segundo momento angular, el contraste, la correlación, la entropía de diferencia, la varianza de diferencia, la entropía, la medida de información de correlación 1 y 2, el momento de diferencia inversa, el coeficiente de correlación máximo, la entropía de suma, y la varianza de suma. Todos estos índices se utilizaron para predecir la riqueza de especies de aves en el desierto de Chihuahua (St-Louis *et al*, 2009) y en el medio oeste de los Estados Unidos (Culbert *et al*, 2012).

Como se menciona anteriormente, el objetivo de este trabajo era evaluar tres variables escogidas *a priori* (hábitat, NDVI y distancia a la costa). Sin embargo, se realizó un ejercicio adicional donde se utilizó la heterogeneidad ambiental calculada a partir de la desviación estándar del NDVI como variable en el modelo. Sin embargo, la varianza explicada por el modelo de heterogeneidad fue menor a la explicada por el modelo en el que se utilizó sólo el NDVI. Adicionalmente, el modelo de heterogeneidad mostró la misma riqueza estimada (dos especies) durante todos los periodos de tiempo; por lo que esta variable no muestra patrones aparentes de migración. Por otro lado, sería interesante probar el modelo con alguna otra de las variables antes mencionadas para evaluar si aumenta o disminuye de nuevo la variación explicada del modelo o resultan patrones diferentes y de esta forma contribuir al entendimiento de la migración en la península de Yucatán y en los trópicos.

Finalmente, conocer los patrones generales de migración es importante ya que tiene implicaciones no solo para aves migratorias, sino también para otros organismos que presenten este comportamiento, como mamíferos e insectos (Brower & Malcolm, 1991; Dingle 1996; Avgar *et al*, 2013; Aikens *et al*, 2017); ya que se ha demostrado que varias especies de diferentes grupos taxonómicos (como mamíferos, aves, insectos) siguen estos picos de productividad durante la migración, pero solo se ha comprobado en el neártico (Van der Graaf *et al*, 2006; Nilsson *et al*, 2013; Aikens *et al*, 2017); aún falta información del seguimiento de estos picos de productividad en el trópico. Por otro lado, tampoco se ha estudiado cómo afecta la distancia de los hábitats a la costa en relación al

cruce de una barrera geográfica durante la migración; esto es importante ya que muchas especies experimentan dichas barreras durante la migración (Gill *et al*, 2009; Newton 2010; La Sorte *et al*, 2014 (A); Deppe *et al*, 2015). Por ejemplo, en América, las aves migratorias del oeste y la mariposa monarca son afectadas por la barrera que representa el desierto de Chihuahua. Para finalizar, es importante tratar de determinar los patrones de migración en diferentes taxa, ya que nos provee información sobre los sitios probables que las especies utilizan durante la migración; para de esta manera aportar información que puede complementar la toma de decisiones en temas de conservación.

## CAPITULO V

### CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

#### 5.1. Conclusiones generales

El objetivo fundamental de esta tesis, el cual fue alcanzado, era describir los patrones generales de la riqueza de especies de aves migratorias en la Península de Yucatán en relación con la productividad primaria del hábitat y su posición geográfica durante las temporadas de migración y de manera dinámica. Así, la aportación principal de este trabajo fue dar un panorama macroecológico de la migración en la península de Yucatán, debido a que la mayoría de los trabajos realizados en la península se han enfocado en sitios específicos, ecosistemas específicos o en periodos de tiempo cortos. En este trabajo, se pudo observar que los patrones predichos de la riqueza de especies parecen mostrar un seguimiento de los recursos durante la migración concordante con la hipótesis de ola verde. De igual forma, los resultados obtenidos concordaron parcialmente con la hipótesis de escala, ya que el modelo para evaluar la distancia a la costa predijo una mayor riqueza de especies estimada en los sitios cercanos a la costa al principio del otoño y en el penúltimo periodo de primavera. Los modelos para evaluar el tipo de hábitat y el NDVI no mostraron este patrón y fueron más acordes con la hipótesis de vuelo directo (i.e. mostraron una mayor riqueza de especies estimada en los sitios lejanos a la costa, tanto al inicio del otoño, como al final de la primavera). Sin embargo, la riqueza predicha por estos dos modelos no concordó tanto con la riqueza observada. Por otro lado, aunque se conoce que los recursos son un factor importante que determina la riqueza de especies, en este trabajo se incluyó un factor que muy pocas veces es tomado en cuenta en los trabajos de migración y es el factor geográfico, es decir, la distancia a una importante barrera geográfica: el Golfo de México. Los resultados obtenidos al evaluar este factor complementan los resultados del único trabajo acerca de la migración que toma en cuenta el factor geográfico, los cuales mostraron que existe una acumulación de especies en los sitios cercanos a la costa de Luisiana durante el final de la migración de primavera. Adicionalmente, los resultados obtenidos en el presente estudio complementan los pocos estudios realizados a nivel local en la Península de Yucatán sobre aves migratorias y dan un panorama general de la migración a nivel regional, debido a que

muestran los cambios en el tiempo de la riqueza de especies para toda la península y no solo para las áreas cercanas a la costa en las cuales la mayoría de los estudios se han enfocado. Por otro lado, estudios previos mencionan que los manglares de la península son sitios importantes para las aves migratorias, pero no se conocían los posibles factores que pudieran propiciar la ocupación de este hábitat. En el presente trabajo se pudo observar que, al inicio del otoño y al final de la primavera, los manglares son ocupados por las especies migratorias terrestres, debido posiblemente a su cercanía con la costa. Sin embargo, es importante reconocer que existen otros factores que pueden propiciar la ocupación de los manglares además de la cercanía con la costa como pueden ser el agua estancada que puede proveer recursos como insectos aun cuando es temporada de secas. Por último, es importante mencionar que este es el primer trabajo que se realiza con datos de ciencia ciudadana para la Península de Yucatan y sería importante concientizar a los usuarios de ciencia ciudadana para proporcionar datos más estandarizados para reducir los errores de muestreo.

## 5.2. Perspectivas

Es importante tomar en cuenta que los resultados de los modelos utilizados en este trabajo para evaluar la riqueza de especies en relación con la productividad y la distancia a la costa explicaron un porcentaje bajo de la variabilidad de los datos pero muestran una tendencia en las predicciones y parecen mostrar el patrón general de la migración en la península de Yucatán. Sería conveniente probar otras variables, por ejemplo, variables compuestas a partir del NVDI que pudieran explicar más la variación. Sin embargo, por falta de tiempo, sólo se pudo analizar la heterogeneidad ambiental a partir de la desviación estándar del NDVI, encontrando valores de  $R^2$  muy bajos (0.01). Sería pertinente realizar comparaciones de otras medidas de heterogeneidad ambiental además de la desviación estándar del NDVI, ya que podrían ayudar a aumentar la variación explicada. Asimismo, sería pertinente modelar todo el ciclo migratorio incluyendo datos de invierno (meses de diciembre a febrero), para conocer todo el patrón del ciclo anual. Para esto, sería necesario aplicar otros modelos estadísticos, como los Modelos Aditivos Generalizados Mixtos (GAMM), Árboles de Regresión (BRT), ya que se ha visto que estos modelos han sido útiles para predecir patrones cíclicos como la migración, pudiendo así aumentar la variación explicada en los datos. Finalmente, este trabajo es una buena demostración de que los datos de ciencia ciudadana pueden servir para estudiar diferentes procesos y serían una buena opción para realizar trabajos posteriores sobre migración u otro tema que necesite una cantidad grande de datos.



**BIBLIOGRAFIA**

- Acevedo, M. A, & Aide, T. M. (2008). Bird community dynamics and habitat associations in Karst, Mangrove and Pterocarpus forest fragments in an urban zone in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 44, 402-416.
- Aiello-Lammens, M. A, Boria, R. A, Radosavljevic, A, Vilela, B. and Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. – *Ecography* 38: 000–000 (ver. 0).
- Aikens, E. O, Kauffman, M. J, Merkle, J. A, Dwinnell, S. P, Fralick, G. L, & Monteith, K. L. (2017). The greenscape shapes surfing of resource waves in a large migratory herbivore. *Ecology letters*, 20: 741-750.
- Alatalo, R. V. (1980). Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in Northern Finland. *Oecologia* 45:190- 196.
- Alerstam T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology* 152:S5–S23.
- Alerstam, T, Hedenstrom, A. & Akesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103:247–260.
- Alfons. A. (2016). RobustHD: Robust Methods for High-Dimensional Data. R package versión: 0.5.1. Ver: <https://cran.r-project.org/web/packages/robustHD/>
- Alvarez, M, Córdoba, S, Escobar, F, Fagua, G, Gast, F, Mendoza, H, & Villarreal, H. (2006). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de Biodiversidad Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental (GEMA). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia
- Armstrong, J.B, Takimoto, G, Schindler, D.E, Hayes, M.M. & Kauffman, M.J. (2016). Resource waves: phenological diversity enhances foraging opportunities for mobile consumers. *Ecology*, 97:1099–1112.

- Avgar, T, Street, G, & Fryxell, J. M. (2013). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, 92: 481-490.
- Avibase-the world bird database (2016). Avibase - Bird Checklists of the World: Yucatán Peninsula. <http://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?lang=EN&p2=1&list=ebird&synlang=&region=MXyu&version=text&lifelists=&highlight=0>
- Baev, P. V. & L. D. Penev. (1995). BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1. Pensoft, Sofia- Moscow, 57 pp.
- Barrow, W. C, Jr, C. Chao-Chieh, R. B. Hamilton, K. Ouchley, & T. J. Spengler. (2000). Disruption and restoration of en route habitat, a case study: the Chenier Plain. *Studies in Avian Biology* 20:71–87.
- Beck, J. & W. Schwanghart. (2010). Comparing measures of species diversity from incomplete inventories: an update. *Methods in Ecology & Evolution* 1:38-44.
- BirdLife International and NatureServe (2011). Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA. (Species records). <http://datazone.birdlife.org/species/search>
- Bojorges-Baños, J. C. (2011). Riqueza de especies de aves de la microcuenca del Río Cacaluta, Oaxaca, México. *Universidad y ciencia*, 27(1), 87-95. (A)
- Bojorges-Baños, J. C. (2011). Riqueza y diversidad de especies de aves asociadas a manglar en tres sistemas lagunares en la región costera de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82:205–215. (B)
- Bojorges-Baños, J. C, & López-Mata, L. (2006). Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77:235–249.
- Both C, Sanz JJ, Artemyev AV, Blaauw B and others (2006). Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and



- migration conditions on breeding date. *Ardea* 94:511–525
- Box, E. O, Holben, B. N. & Kalb, V. (1989). Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO<sup>2</sup> flux. *Vegetation* 80:71-89.
- Brower, L. P, and S. B. Malcolm. (1991). Animal migrations: endangered phenomena. *American Zoologist* 31:265–276.
- Buler, J. J, & Moore, F. R. (2011). Migrant–habitat relationships during stopover along an ecological barrier: extrinsic constraints and conservation implications. *Journal of Ornithology*, 152:101-112.
- Champlin, T. B, Kilgo, J. C, & Moorman, C. E. (2009). Food abundance does not determine bird use of early-successional habitat. *Ecology*, 90:1586–1594. <http://doi.org/10.1890/08-1190.1>
- Chao A (1984). Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265–270.
- Chao A (1987). Estimating the population size for capture–recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–791.
- Chao A, Colwell RK, Lin C-W, & Gotelli NJ (2009) Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology* 90: 1125–1133.
- Chao, A. & Jost. L. (2012) Coverage-based rarefaction: standardizing samples by completeness rather than by sample size. *Ecology*, 93: 2533–2547.
- Chao, A. & Lee, S.-M. (1992) Estimating the number of classes via sample coverage. *J. Am. Stat. Assoc.*, 87: 210–217.
- Chao, A, & Chiu, C. H. (2014). Species richness: estimation and comparison. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1-26
- Chao, A, C.-H. Chiu, and L. Jost. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:3599–3609.

- Chao, A, Gotelli, N. J, Hsieh, T. C, Sander, E. L, Ma, K. H, Colwell, R. K, & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1), 45-67.
- Chazdon R.S, R. K. Colwell, J. S. Denslow & M. R. Guariguata. (1998). Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica, pp: 285-309. En: F Dallmeier, J. A. Comiskey (Eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling UNESCO and Parthenon Publishing Group, París.*
- Cintrón, G. & Y. Shaeffer-Novelli. (1984). Methods for studying mangrove structure. In: S.C. Snedaker y J.G. Snedaker (eds). *The mangrove ecosystem: Research methods. Monographs on Oceanographic Methodology 8. UNESCO/ SCOR. Reino Unido. Pp: 13-91.*
- Colwell, R. K, A. Chao, N. J. Gotelli, S. & Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, and J. T. Longino. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rare-faction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3–21.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (2015). 'Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO'. Escala 1: 1000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. Consultado en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#secc2t2> (01-Marzo-2017).
- Cormack, R.M. (1989). Log-linear models for capture-recapture. *Biometrics*, 45, 395–413.
- Cortés-Ramírez, G, Gordillo-Martínez, A, & Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 530-542.
- Cramer, W, Kicklighter, D. W, Bondeau, A, Moore, B, Churkina, C, Nemry, B, Ruimy, A. & Schloss, A. L. (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview y key results. *Global Change Biology*. 5:1-15.

- Cuanalo C, H. E. (1964). Suelos del Campo Experimental Forestal "El Tormento", Campeche. Inst. Nac. Invest. Forest. Bol. Técn. 15. México, D. F. 32 pp.
- Culbert, P. D, Radeloff, V. C, St-Louis, V, Flather, C. H, Rittenhouse, C. D, Albright, T. P, & Pidgeon, A. M. (2012). Modeling broad-scale patterns of avian species richness across the Midwestern United States with measures of satellite image texture. *Remote Sensing of Environment*, 118:140-150.
- Deppe, J. L, & Rotenberry, J. (2005). Temporal patterns in fall migrant communities in Yucatan, México. *The Condor*, 107:228–243.
- Deppe, J. L, & Rotenberry, J. T. (2008). Scale-Dependent Habitat Use by Fall Migratory Birds: Vegetation Structure, Floristics, and geography. *Ecological Monographs*, 78: 461–487.
- Deppe, J. L, Ward, M. P, Bolus, R. T, Diehl, R. H, Celis-Murillo, A, Zenzal, T. J, & Enstrom, D. A. (2015). Fat, weather, and date affect migratory songbirds' departure decisions, routes, and time it takes to cross the Gulf of México. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: E6331-E6338.
- Diggs, N.E, Marra, P.P. & Cooper, R.J. (2011) Resource limitation drives patterns of habitat occupancy during the nonbreeding season for an omnivorous songbird. *The Condor*, 113: 646–654
- Dingle, H. 1996. *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Dingle, H, and A. Drake. 2007. What is migration? *BioScience* 57:113–121.
- Drent, R, Ebbinge, B. & Weijand, B. (1978). Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. *Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern*, 23, 239–264.
- Dunn, P. O, & Winkler, D. W. (2010). Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. In *Effects of climate change on birds*. Pp. 113-128.

- Durán, R., & Méndez, M. (2010). Selva baja caducifolia con cactáceas candelabroforme. Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. CICY, PPDFMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, Yucatán, México, Pp. 141-142.
- Dymond, J. R., & Shepherd, J. D. (1999). Correction of the topographic effect in remote sensing. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 37(5), 2618-2619.
- eBird. (2017). eBird: Una base de datos en línea para la abundancia y distribución de las aves (a través del portal aVerAves). eBird, Ithaca, New York. Disponible: <http://www.ebird.org>. (Accedido:10-Marzo-2017).
- Espinosa-Escalante, T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: ciencia y cultura* 52:53-56.
- ESRI. (2011). ArcGIS Desktop: Release 10.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Esty, W.W. (1986). The efficiency of Good's nonparametric coverage estimator. *Ann. Stat.* 14: 1257–1260.
- Fleming, T. H., R. A. Nunez, and L. da Silveira Lobo Sternberg. (1993). Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72–75.
- Flores Guido J.S. Duran Garcia R. Ortiz Diaz. J.J. (2010) Comunidades vegetales. en Durán R, Méndez M, Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAN, CONABIO, SEDUMA. Mérida, Yucatán. Pág, 10-11.
- Gao, B. C. (1996). NDWI A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote sensing of environment*, 58, 257-266.
- Gao, X, Huete, A. R, Ni, W, & Miura, T. (2000). Optical–biophysical relationships of vegetation spectra without background contamination. *Remote Sensing of Environment*, 74: 609-620.
- Gill, R. E, Tibbitts, T. L, Douglas, D. C, Handel, C. M, Mulcahy, D. M, Gottschalck, J. C, &

- Piersma, T. (2009). Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276:1656, 447-457.
- González-Iturbe Ahumada J. A. (2004). Estudio de la selva baja caducifolia y vegetación secundaria derivada en la zona henequenera del noroeste de Yucatán por medio de percepción remota y sistemas de información geográfica. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 103 pp.
- Good, I.J. & Toulmin, G. (1956). The Number of New Species and the Increase of Population Coverage When a Sample Is Increased. *Biometrika*, 43, 45–63.
- Good, I.J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika*, 40, 237–264.
- Good, I.J. (2000). Turing's anticipation of empirical Bayes in connection with the cryptanalysis of the naval Enigma. *J. Statist. Comput. Simul*, 66, 101–111.
- Google Inc. (2005). Google Earth Pro versión:7.3.1.4507 (32-bits). Mountain View, CA
- Gotelli, N. J, & R. K. Colwell. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391.
- Gotelli, N. J, & R. K. Colwell. (2011). Estimating species richness. en A. Magurran and B. McGill, editors. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK. Pp: 39–54
- Gotelli, N. J, and A. Chao. (2013). Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. Pages 195–211 in S. A. Levin, editor. *The encyclopedia of biodiversity*. Second edition, volume 5. Academic Press, Waltham, Massachusetts, USA.
- Goymann, W, Spina, F, Ferri, A, & Fusani, L. (2010). Body fat influences departure from stopover sites in migratory birds: evidence from whole-island telemetry. *Biology Letters*, 6:4, 478-481.

- Haralick, R. M., & Shanmugam, K. (1973). Textural features for image classification. *IEEE Transactions on systems, man, and cybernetics*, (6), 610-621.
- Hartley S.E. & Jones C.G. (1997). Plant chemistry and herbivory: or why the world is green. In: Crawley M.J. (ed) *Plant Ecology*, Blackwell, Oxford. 10: 284–324. Hawkins, B. A.,
- E. E. Porter, & J. A. F. Diniz-Filho. (2003). Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84:1608–1623.
- Herrera-Silveira J, J. Ramírez-Ramírez & A. Zaldívar-Jiménez. (1998). Overview and characterization of the hydrology and primary producer communities of selected coastal lagoons of Yucatán, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1:353-372.
- Hijmans, R. J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology* 93: 679–688.
- Hilden, O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 2:53–75.
- Hodkinson, I.D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol. Rev.* 80: 489–513.
- Holben, B., & Justice, C. (1981). An examination of spectral band ratioing to reduce the topographic effect on remotely sensed data. *International Journal of Remote Sensing*, 2: 115-133.
- Holmes, R. T., & J. C. Schultz. (1988). Food availability for forest birds: Effect of prey distribution and abundance on bird foraging. *Can. J. Zool.* 66: 720–728.
- Holmes, R. T., P. P. Marra, T. W. Sherry. (1996). Demographic responses of breeding Black-throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*) to a heterogeneous habitat: implications for population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 65:183–195.
- Huete, A, Didan, K, Miura, T, Rodriguez, E.P, Gao, X, & Ferreira, L.G. (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices.

- 
- Remote Sens. Environ, 83:195-213.
- Huete, A, Justice, C, & Van Leeuwen, W. (1999). MODIS vegetation index (MOD13). Algorithm theoretical basis document, 3:213.
- Hurlbert, A. H. (2004). Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7(8), 714-720.
- Hurlbert, A. H, & J. P. Haskell. (2003). The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *American Naturalist* 161:83–97.
- Hurlbert, A. H, & W. Jetz. (2010). More than “more individuals”: the nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness. *American Naturalist* 176:E50–65.
- Hutto, R. L. (1981). Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers. *Auk* 98:765- 777.
- Hutto, R. L. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land. *Habitat selection in birds*, 455.
- INEGI. (2013). Uso de suelo y vegetación, escala 1:250000, serie V (capa unión), escala 1:250000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- Jacobsen, L. B, Jensen, N. O, Willemoes, M, Hansen, L, Desholm, M, Fox, A. D. & Thorup, K. (2017). Annual spatiotemporal migration schedules in three larger insectivorous birds: European nightjar, common swift and common cuckoo. *Animal Biotelemetry*, 5: 4.
- Johnson, M. D, and T. W. Sherry. (2001). Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.
- Johnson, M. D, T. W. Sherry, R. T. Holmes, & P. P. Marra. (2006). Assessing habitat quality for a migratory songbird wintering in natural and agricultural habitats. *Conserv. Biol.* 20:1433– 1444.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
-

- Keast, A, & Morton, E. S. (1980). Migrant birds in the neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation: a symposium held at the Conservation and Research Center, National Zoological Park, Smithsonian Institution, October 27-29, 1977 [Latin America]. In *The Symposia of the National Zoological Park (USA)*. Smithsonian Institution Press
- Kelly, J. F, Horton, K. G, & Sykes, M. (2016). Toward a predictive macrosystems framework for migration ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 25:1159–1165. <http://doi.org/10.1111/geb.12473> (A)
- Kelly, J. F, Horton, K. G, Stepanian, P. M, De Beurs, K. M, Fagin, T, Bridge, E. S, & Chilson, P. B. (2016). Novel measures of continental-scale avian migration phenology related to proximate environmental cues. *Ecosphere*, 7:,1–13. <http://doi.org/10.1002/ecs2.1434> (B)
- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1 - 26. doi:<http://dx.doi.org/10.18637/jss.v028.i05>
- LaFleur JM, Buler JJ, Moore FR (2016) Geographic position and landscape composition explain regional patterns of migrating landbird distributions during spring stopover along the northern coast of the Gulf of México. *Landsc Ecol* 31:1697–1709
- La Sorte, F. A, & Fink, D. (2016). Migration distance, ecological barriers and en-route variation in the migratory behaviour of terrestrial bird populations. *Global Ecology and Biogeography*, 1-12. <http://doi.org/10.1111/geb.12534>
- La Sorte, F. A, Fink, D, Hochachka, W. M, & Kelling, S. (2016). Convergence of broad-scale migration strategies in terrestrial birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152588. <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.2588>
- La Sorte, F. A, Fink, D, Hochachka, W. M, Delong, J. P, & Kelling, S. (2014). Spring phenology of ecological productivity contributes to the use of looped migration strategies by birds. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 281: 20140984. <http://doi.org/10.1098/rspb.2014.0984> (A)



- La Sorte, F. A, Fink, D, Hochachka, W. M, Farnsworth, A, Rodewald, A. D, Rosenberg, K. V, & Kelling, S. (2014). The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography*, 41:1685–1696. <http://doi.org/10.1111/jbi.12328> (B)
- Langlois, L.A. & McWilliams, S.R. (2010) Protein requirements of an omnivorous and a granivorous songbird decrease during migration. *The Auk*, 127, 850-862.
- Lassau, S. A, & Hochuli, D. F. (2008). Testing predictions of beetle community patterns derived empirically using remote sensing. *Diversity and Distributions*, 14(1), 138-147.
- Lefebvre, G, & Poulin, B. (1996). Seasonal abundance of migrant birds and food resources in Panamanian mangrove forests. *The Wilson Bulletin*, 748-759.
- Lefebvre, G, B. Poulin, & R. McNeil. (1994). Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *Auk* 111: 405–415.
- Leyequién, E, Hernández-Stefanoni, J. L, Santamaría-Rivero, W, Dupuy-Rada, J. M, & Chable-Santos, J. B. (2014). Effects of Tropical Successional Forests on Bird Feeding Guilds. In *Designing Low Carbon Societies in Landscapes*. Springer Japan.177-202.
- Li, Z, Li, X, Wei, D, Xu, X, & Wang, H. (2010). An assessment of correlation on MODIS-NDVI and EVI with natural vegetation coverage in Northern Hebei Province, China. *Procedia Environmental Sciences*, 2:964-969.
- Linck, E, Bridge, E. S, Duckles, J. M, Navarro-Sigüenza, A. G, & Rohwer, S. (2016). Assessing migration patterns in *Passerina ciris* using the world's bird collections as an aggregated resource. *PeerJ*, 4:1871.
- Lira, J. (1987). La percepción remota: nuestros ojos desde el espacio (No. QE33. L57 1987.). Fondo de Cultura Económica.
- Liu, H. Q, & Huete, A. (1995). A feedback based modification of the NDVI to minimize canopy background and atmospheric noise. *IEEE Transactions on Geoscience and*

Remote Sensing, 33:457-465.

Ludwig, J. A, & Reynolds, J. F. (1988). Statistical ecology: a primer in methods and computing (Vol. 1). John Wiley & Sons.

Lugo, A.E.; S. Brown & M.M. Brinson. (1988). Forested wetlands in freshwater and salt-water environments. *Limnology and Oceanography* 33:894-909.

Lynch, J. F. (1989). Distribution of overwintering Nearctic migrants in the Yucatan Peninsula, I: General patterns of occurrence. *Condor* 91:515–544.

Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons Blackwell publishing company Oxford UK. Pp 100-107

Magurran, A. E, & B. J. McGill. (2011). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Mas, J. F. (2011). Aplicaciones del sensor MODIS para el monitoreo del territorio.

Mas, J, & Ramírez, M. (2011). Percepción remota: conceptos básicos y técnicas de análisis recientes. En F. Bautista Zuñiga, *Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales*, 735-770.

Mayor, S. J, Guralnick, R. P, Tingley, M. W, Otegui, J, Withey, J. C, Elmendorf, S. C, & Schneider, D. C. (2017). Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds. *Scientific reports*, 7, 1902.

McKinnon B. (2013). *Sal a Pajarear Yucatán (Guía de Aves)*. La Vaca Independiente S.A de C.V. México D.F. 287 P.

Miranda, F. (1958). Estudios acerca de la vegetación. In: *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. Edic. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México, D. F. Vol. 2, pp. 215-271.

MODIS, (2000), MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid. Version-5. NASA EOSDIS Land Processes DAAC, USGS Earth Resources

- 
- Observation and Science (EROS) Center, Sioux Falls, South Dakota (<https://lpdaac.usgs.gov>), accessed 01-20-2017, at [http:// dx.doi.org/\[DOI\]](http://dx.doi.org/[DOI]).
- Møller A.P. & Szép T (2005) Rapid evolutionary change in a secondary sexual character linked to climatic change. *J Evol Biol* 18:481–495
- Møller AP (2004) Protandry, sexual selection and climate change. *Glob Change Biol* 10:2028–2035
- Møller AP, & Merilä. J. (2004) Analysis and interpretation of long-term studies investigating responses to climate change. *Adv Ecol Res* 35:111–130
- Møller, A. P, & Mousseau, T. A. (2009). Reduced abundance of raptors in radioactively contaminated areas near Chernobyl. *Journal of Ornithology*, 150: 239-246.
- Morales-Castilla, I, M. A. Rodriguez, & B. A. Hawkins. (2012). Deep phylogeny, net primary productivity, and global body size gradient in birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:880–892.
- Moreno, C. E. (2001). *Manual de métodos para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, 84.*
- Moser, L, Fonti, P, Buntgen, U, Esper, J, Luterbacher, J, & Franzen, J.(2010). Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. *Tree Physiol*, 30, 225–233.
- Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008). Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, 117:654–664.
- Murphy, P. G, & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 17: 67-88.
- Nabhan, G. P. 2001. Nectar trails of migratory pollinators: restoring corridors on private lands. *Conservation in Practice* 2:20–26.
- Nabhan, G. P. 2004. Stresses on pollinators during migration: Is nectar availability at stopovers the weak link in plant– pollinator conservation? en G. P. Nabhan, editor.

- Conserving migratory pollinators and nectar corridors in western North America. University of Arizona Press, Tuscon, Arizona, USA. Pages 3–22.
- Newton, I. (2008). The migration ecology of birds. Academic press London. 976p.
- Newton, I. (2010) Bird migration. Collins, London. 400 p.
- Nicholson SE, Tucker CJ, & Ba. M.B. (1998) Desertification, drought, and surface vegetation: an example from the West African Sahel. Bull Am Meteorol Soc 79:815–829
- Nieto, S, Flombaum, P, & Garbulsky, M. F. (2015). Can temporal and spatial NDVI predict regional bird-species richness?. *Global Ecology and Conservation*, 3:729-735.
- Nilsson C, Klaassen RHG, Alerstam T. 2013 Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist*. 181:837–845
- Norris, D. R, Marra, P. P, Kyser, T. K, Sherry, T. W, & Ratcliffe, L. M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 59-64.
- Nova-Muñoz, O, Almazán-Núñez, R, Bahena-Toribio, R, Cruz-Palacios, M, & Puebla-Olivares, F. (2011). Riqueza y Abundancia de Aves de la subcuenca de Tuxpan, Guerrero, México. *Universidad Y Ciencia*, 27:299–313. Retrieved from <http://www.universidadyciencia.ujat.mx/sistema/documentos/volumenes/27-3-2011/756.pdf>
- Ochoa Ochoa, L. M. & O. Flores Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM-CONABIO, México, D.F.: 211 pp.
- Oindo, B. O, & Skidmore, A. K. (2002). Interannual variability of NDVI and species richness in Kenya. *International journal of remote sensing*, 23: 285-298.
- Orellana L, R, Espadas M, C, Nava F.M. (2010) Climas. en Durán R, Méndez M, Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAN, CONABIO,

SEDUMA. Mérida, Yucatán. Pág, 10-11.

- Paradis E, Claude J. & Strimmer K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*. 20: 289-290
- Parmenter, R. R., C. A. Parmenter, and C. D. Cheney. (1989). Factors influencing microhabitat partitioning among coexisting species of arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): behavioral responses to vegetation architecture. *Southwestern Naturalist* 34:319–329.
- Parrish, J. D. & Sherry, T. W. (1994). Sexual habitat segregation by American Redstarts wintering in Jamaica: importance of resource seasonality. *The Auk*, 38-49.
- Petit, D. R. (2000). Habitat use by landbirds along nearctic-neotropical migration routes: implications for conservation and stopover habitats. *Studies in Avian Biology* 20:15-33.
- Pettorelli, N, Ryan, S, Mueller, T, Bunnefeld, N, Jędrzejewska, B, Lima, M, & Kausrud, K. (2011). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, 46(1), 15-27.
- Phillips, L. B, A. J. Hansen, & C. H. Flather. (2008). Evaluating the species energy relationship with the newest measures of ecosystem energy: NDVI versus MODIS primary production. *Remote Sensing of Environment* 112: 3538–3549.
- Pool, D.J.; A.E. Lugo & S.C. Snedaker. (1975). Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico. In: G. Walsh; S. Snedaker y Teas (eds). *Proceeding of the International Symposium on Biology and Management of Mangrove*. H. Institute of Food and Agriculture Science. University of Florida. Gainesville. Pp:213-237.
- Porneluzi, P, Bednarz, J. C, Goodrich, L. J, Zawada, N, & Hoover, J. (1993). Reproductive performance of territorial Ovenbirds occupying forest fragments and a contiguous forest in Pennsylvania. *Conservation Biology*, 7(3), 618-622.
- Probst, J. R, & J. P. Hayes. (1987). Pairing success of Kirkland's Warblers in marginal vs. suitable habitat. *Auk* 104:234–241.

## BIBLIOGRAFIA

---

- Quezada Euán, J. J, Guido, F, Ricalde, V, & Echazarreta, C. (2011). La miel y las abejasel dulce convenio del Mayab (No. Y/638.16097265 M5).
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramenofsky, M, & Wingfield, J. C. (2007). Regulation of Migration. *BioScience*, 57: 135. <http://doi.org/10.1641/B570208>
- Rappole, J. H. (1995). The ecology of migrant birds: a neotropical perspective. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, USA.
- Rappole, J. H, & Ramos, M. a. (1994). Factors affecting migratory bird routes over the Gulf of México. *Bird Conservation International*, 4:251–262. <http://doi.org/10.1017/S095927090000280X>
- Reed, B. C, Brown, J. F, VanderZee, D, Loveland, T. R, Merchant, J. W, & Ohlen, D. O. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of vegetation science*, 5:703-714.
- Robinson, S. K, & Holmes, R. T. (1984). Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *The Auk*, 101(4), 672-684.
- Robinson, S. K, and R. T. Holmes. (1982). Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63:1918–1931.
- Rodenhouse, N. L, and R. T. Holmes. (1992). Results of experimental and natural food reductions for breeding Black-throated Blue Warblers. *Ecology* 73:357- 372.
- Rosenberg, K. V, R. D. Ohmart, and B. W. Anderson. (1982). Community organization of riparian breeding birds: response to an annual resource peak. *Auk* 99:260-274.
- Rotenberry, J. T. (1980). Dietary relationships among shrub- steppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment. *Ecological Monographs* 50:93-

110.

RStudio Team (2015). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc, Boston, MA  
URL <http://www.rstudio.com/>.

Rzedowski, J, & Huerta, L. (1994). Vegetación de México (No. QK211. R93 1983.).  
México: Limusa, Noriega Editores.

Saino, N, Szép, T, Ambrosini, R, Romano, M, & Møller, A. P. (2004). Ecological conditions during winter affect sexual selection and breeding in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271:681–686 (A)

Saino, N, Szep, T, Romano, M, Rubolini, D, Spina, F, & Møller, A. P. (2004). Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology letters*, 7:21-25. (B)

Sarmah, C. K. (2017). CHAO, JACKKNIFE AND BOOTSTRAP ESTIMATORS OF SPECIES RICHNESS. *IJAMAA*, 12, 7-15

Schwartz, M. D, Ault, T. R, & Betancourt, J. L. (2013). Spring onset variations and trends in the continental United States: past and regional assessment using temperature-based indices. *international Journal of Climatology*, 33(13), 2917-2922.

Seto, K. C, Fleishman, E, Fay, J. P, & Betrus, C. J. (2004). Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing*, 25:4309-4324.

Shannon, C. E, & Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication* (Champaign, IL. Urbana: University of Illinois Press.

Shariatinajafabadi, M, Wang, T, Skidmore, A. K, Toxopeus, A. G, Kölzsch, A, Nolet, B. A. & Cabot, D. (2014). Migratory herbivorous waterfowl track satellite-derived green wave index. *PloS one*, 9:e108331.

Smith Tomas M. y Robert Leo Smith (2007). *Ecología*. 6ta edición PEARSON EDUCACIÓN, S.A, Madrid, ISBN: 978-84-7829-084-0 pp. 776

- Smith, A. L, & Robertson, R. J. (2008). Seasonal changes to arthropod abundance in successional forests of the Yucatán Peninsula, with implications for overwintering forest birds. *Ornitol. Neotropical*, 19, 81-95.
- Smith, A.L, Salgado Ortiz, J, & Robertson, R. J. (2001). Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatán Peninsula, México. *Biotropica*, 33:153–170. [http://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0153:DPOMAR\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0153:DPOMAR]2.0.CO;2)
- Smith, E. P and van Belle, G. (1984). Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40, 119-129.
- Smith, J. A, Lin, T. L, & Ranson, K. J. (1980). The Lambertian assumption and Landsat data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 46:1183-1189.
- Smith, J. A, Reitsma, L. R, & Marra, P. P. (2010). Moisture as a determinant of habitat quality for a nonbreeding Neotropical migratory songbird. *Ecology*, 91, 2874-2882.
- Smith, R. J, & Moore, F. R. (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 231-239.
- Smith, T.J. (1992). Forest Structure. In: A.I. Robertson y D. M. Alongi (eds). *Tropical mangrove ecosystems*. American Geophysical Union. Washington D.C. p:101-136.
- Sol, D, & Lefebvre, L. (2006). Behavioral flexibility and response in birds to changes in the environment. In *Journal of Ornithology*. 147:34-34.
- Sommeille, M, Rodrigues, A.S.L. & Manica, A. (2015) Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 664–674.
- St-Louis, V, Pidgeon, A. M, Clayton, M. K, Locke, B. A, Bash, D, & Radeloff, V. C. (2009). Satellite image texture and a vegetation index predict avian biodiversity in the Chihuahuan Desert of New México. *Ecography*, 32(3), 468-480.
- Strong, A. M, & T. W. Sherry. (2000). Habitat-specific effects of food abundance on the



- condition of ovenbirds wintering in Jamaica. *J. Anim. Ecol.* 69: 883–895.
- Sullivan, B. L, Wood, C. L, Iliff, M. J, Bonney, R. E, Fink, D, & Kelling, S. (2009). eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation*, 142:2282-2292.
- Suthers, H. B, J. M. Bickal, & P. G. Rodenwald. (2000). Use of successional habitat and fruit resources by songbirds during autumn migration in central New Jersey. *Wilson Bulletin* 112:249–260
- Sweet, S. K, Asmus, A, Rich, M. E, Wingfield, J, Gough, L, & Boelman, N. T. (2015). NDVI as a predictor of canopy arthropod biomass in the Alaskan arctic tundra. *Ecological Applications*, 25(3), 779-790.
- Szép, T, Møller, A. P, Piper, S, Nuttall, R, Szabó, Z. D, & Pap, P. L. (2006). Searching for potential wintering and migration areas of a Danish Barn Swallow population in South Africa by correlating NDVI with survival estimates. *Journal of Ornithology*, 147:245-253.
- Twilley, R.R. & J.W. Day. (1999). The productivity and nutrient cycling of mangrove ecosystem. In: Yanez- Arancibia, A. y A.L. Lara-Domínguez (eds). *Ecosistemas de manglar en América Tropical*. Instituto de Ecología, A.C. México. UICN/ HORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD. Pp:127-152.
- Twilley, R.R. (1998). Mangrove wetlands. In: Messina, M.G. y W.H. Conner (eds). *Southern Forested Wetlands. Ecology and Management*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida. Pp:445-473.
- Twilley, R.R.; A.L. Lugo & C. Patterson-Zucca. (1986). Litter production and turnover in basin mangrove forest in Southwest Florida. *Ecology* 67:670-683.
- Ulanowicz, R. E. (2001). Information theory in ecology. *Computers and Chemistry* 25:393–399.
- Valdez-Hernández, M, Andrade, J. L, Jackson, P. C, & Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, México: effects of

environmental and physiological factors. *Plant and soil*, 329(1-2), 155-171.

Van der Graaf, A. J, Stahl, J, Klimkowska, A, Bakker, J. P, & Drent, R. H. (2006). Surfing on a green wave-how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *ARDEA-WAGENINGEN*. 94:567.

Van Strien, A. J, van Swaay, C. A, & Termaat, T. (2013). Opportunistic citizen science data of animal species produce reliable estimates of distribution trends if analysed with occupancy models. *Journal of Applied Ecology*, 50:6, 1450-1458.

Veloz, S. D. (2009). Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *J. Biogeogr.* 36: 2290–2299.

Verschuyf, J. P, A. J. Hansen, D. B. McWethy, R. Sallabanks, & R. L. Hutto. (2008). Is the effect of forest structure on bird diversity modified by forest productivity? *Ecological Applications* 18:1155–1170.

Villarreal H, M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A.M. Umaña. 2006. Segunda edición. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.

Wardlow, B. D, Egbert, S. L, & Kastens, J. H. (2007). Analysis of time-series MODIS 250 m vegetation index data for crop classification in the US Central Great Plains. *Remote Sensing of Environment*, 108:290-310.

Wiens, J. A, and J. T. Rotenberry. (1981). Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs* 51:21–41.

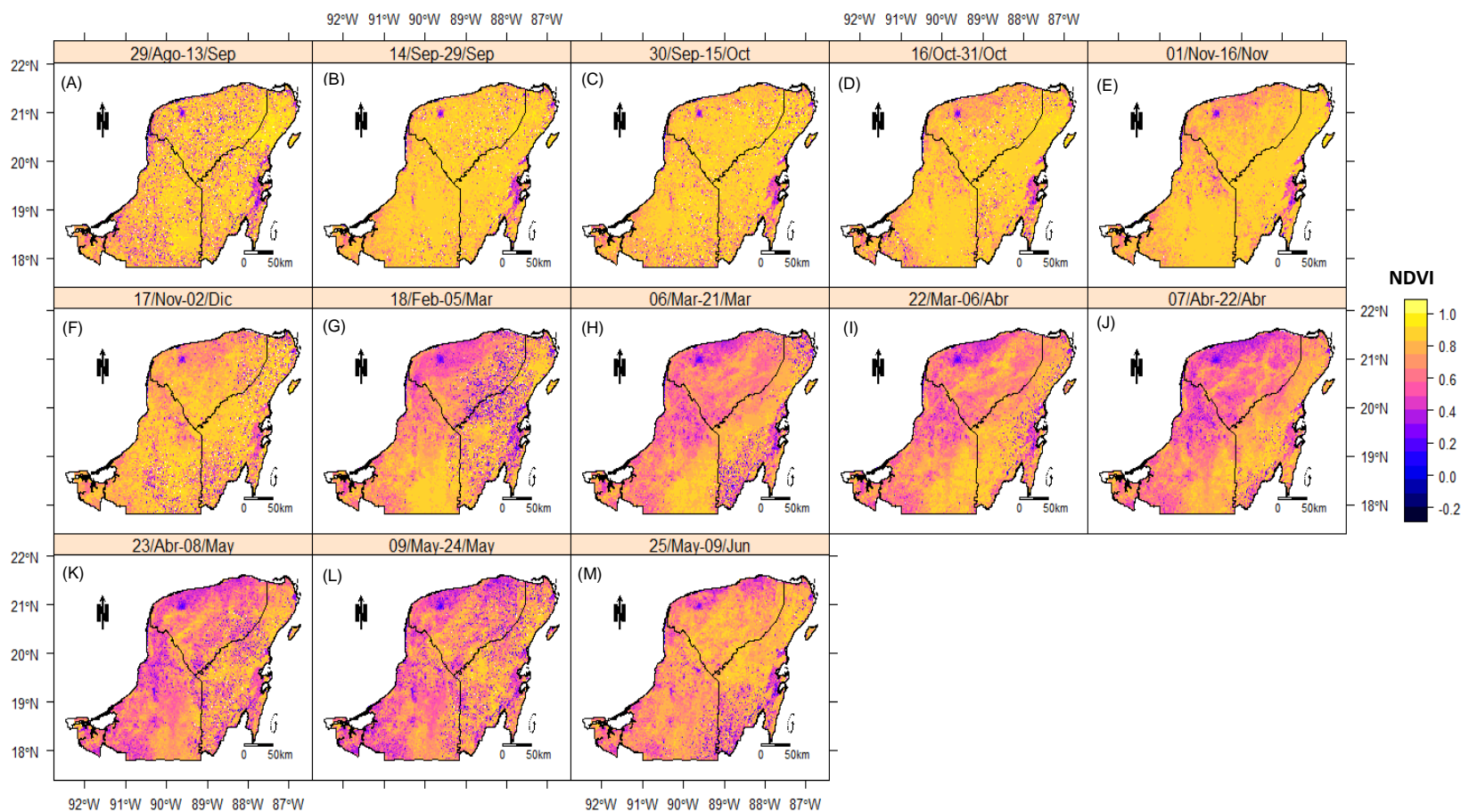
Wim, J.D, Huete, A.R, & Laing, T.W. (2002). MODIS vegetation index composition approach: a prototype with AVHRR data. *Remote Sens. Environment*, 69:264-280.

Winkler, D. W, Jørgensen, C, Both, C, Houston, A. I, McNamara, J. M, Levey, D. J, & Piersma, T. (2014). Cues, strategies, and outcomes: how migrating vertebrates track environmental change. *Movement Ecology*, 2:1, 10.

- Wright, D. H. (1983). Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos* 41:496–506.
- Wright, T.F, Eberhard, J.R, Hobson, E.A, Avery, M.L. & Russello, M.A. (2010) Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology of Evolution*, 22:393-404.
- Wunderle, J. M. Jr, and R. B. Wade. (1993). Distribution of overwintering neartico migrants in the Bahamas and Greater Antilles. *The Cóndor* 95: 904-933.
- Zaldívar, J. A, Herrera, S. J, Tutela, H. C, Hernández, S. R, & Caamal, S. J. (2011). Manglares. *Biodiversidad y Desarrollo humano en Yucatán*. CICY, PNUD, CONABIO. México. PP.: 138-139
- Zamora Crescencio, P, García Gil, G, Flores Guido, J. S, & Ortiz, J. J. (2008). Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Poli botánica*, 26:39-66.
- Zhang, J, W. D. Quisling, & F. He. 2013. Local forest structure, clámate and human distúrbense determine regional distribución of boreal bird species richness in Alberta, Canadá. *Journal of Biogeography* 40:1131–1142.
- Zuckerberg, B, Fink, D, La Sorte, F. A, Bocacha, W. M, & Kellogg, S. (2016). Novel personal rand cogger associations for Eastern North American forest birds identified through dynamic species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 22: 717–730. <http://doi.org/10.1111/ddi.12428>
- Zuur, A. F, Ieno, E. N, & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in ecology and evolution*, 1: 3-14

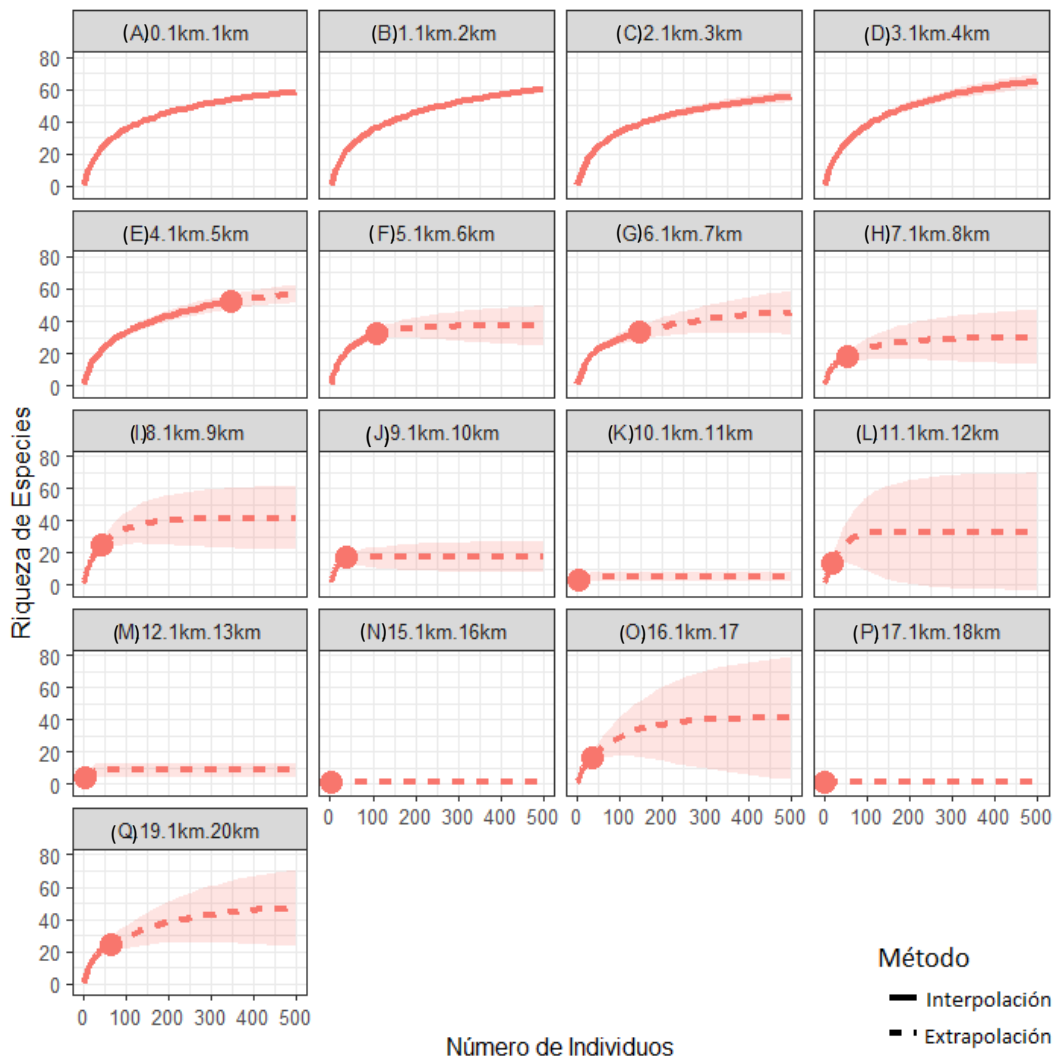


## ANEXOS



**Figura 5.** Valores de NDVI de otoño y primavera en la península de Yucatán. Del primer periodo de otoño al último periodo de otoño (A, B, C, D, E, F), primer periodo de primavera al último periodo de primavera (G, H, I, J, K, L, M).

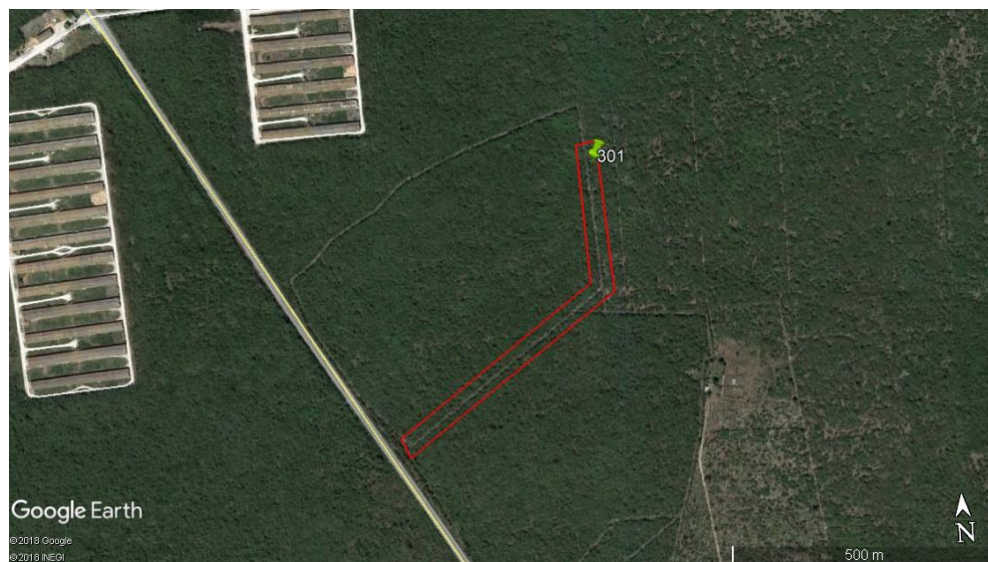
Para determinar el tamaño de los transectos que se seleccionaron entre los datos, se realizaron curvas de rarefacción dividiendo grupos de datos de diferentes distancias: de 100m a 1km, 1.1 km a 2km, 2.1 km a 3 km, 3.1 km a 4 km... 19.1 km a 20 km y utilizando la abundancia observada para cada distancia. Después de la realización de las curvas, se seleccionaron las distancias que presentaron una aparente asíntota o estabilización en la riqueza de especies estimada. Dichas distancias fueron entre 100 m y 5 km, como se puede observar en la figura 5. Las curvas de rarefacción se realizaron en R (R Core Team, 2017) y RStudio (RStudio Team, 2015), con el paquete iNEXT (Hsieh & Chao, 2015).



**Figura 6.** Curvas de rarefacción para la diversidad de aves migratorias terrestres en la península de Yucatán, utilizando los diferentes tamaños de muestra. Desde 100 m (A) hasta 20 km (Q). Cada curva muestra la riqueza acumulada por cada kilómetro en 500 individuos observados (eje x) y el intervalo de confianza del 95%

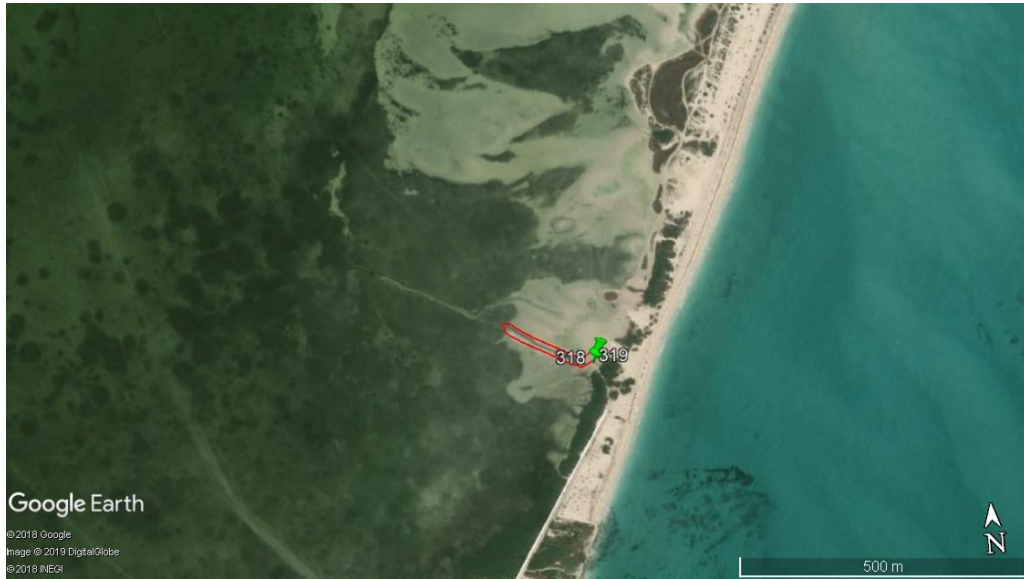


**Figura 7.** Ejemplo de transecto para el hábitat de Selva mediana Subperenifolia



**Figura 8.** Ejemplo de transecto para el hábitat de Selva Caducifolia (B y M)



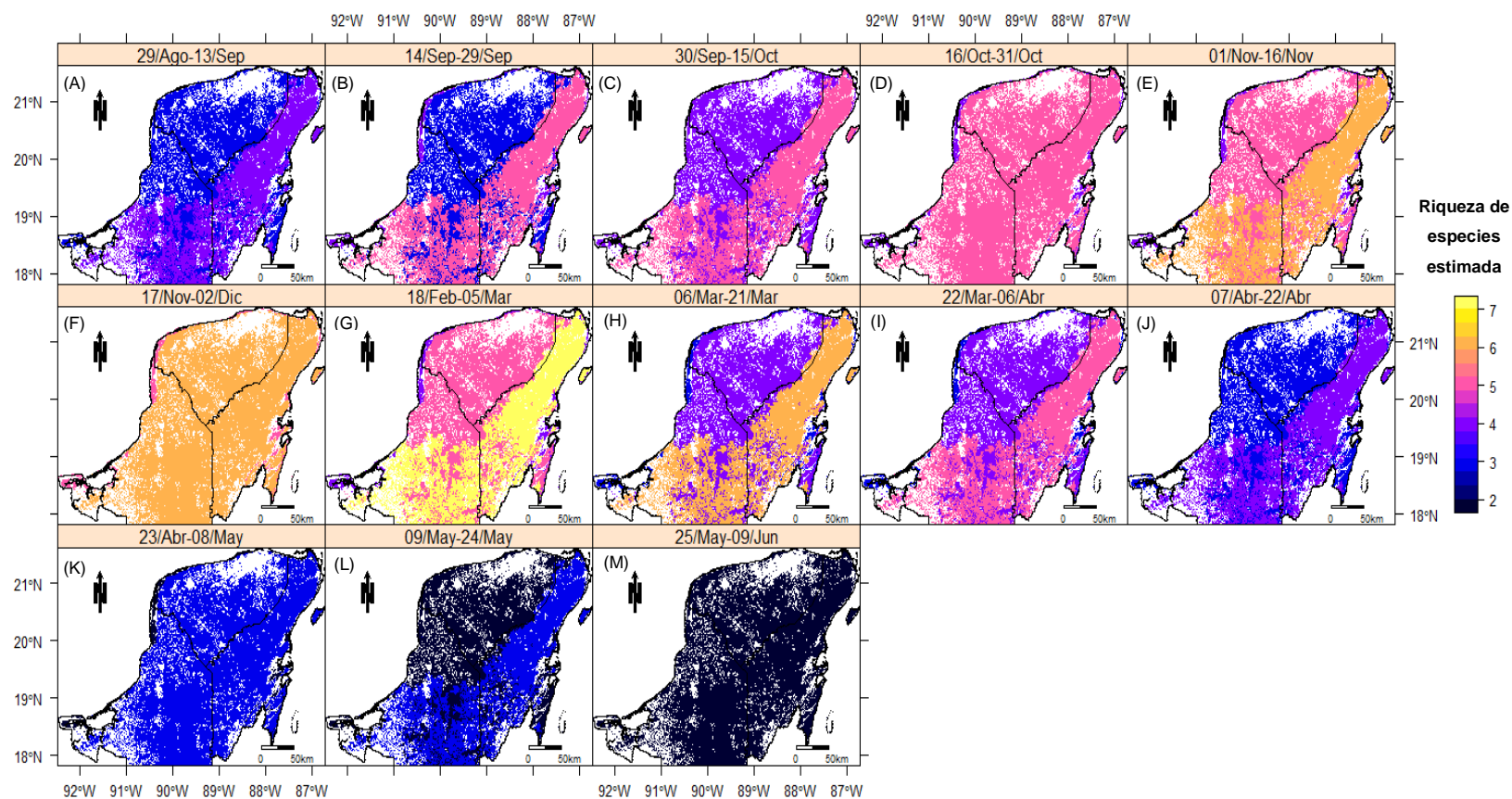


**Figura 9.** Ejemplo de transecto para el hábitat de Manglar

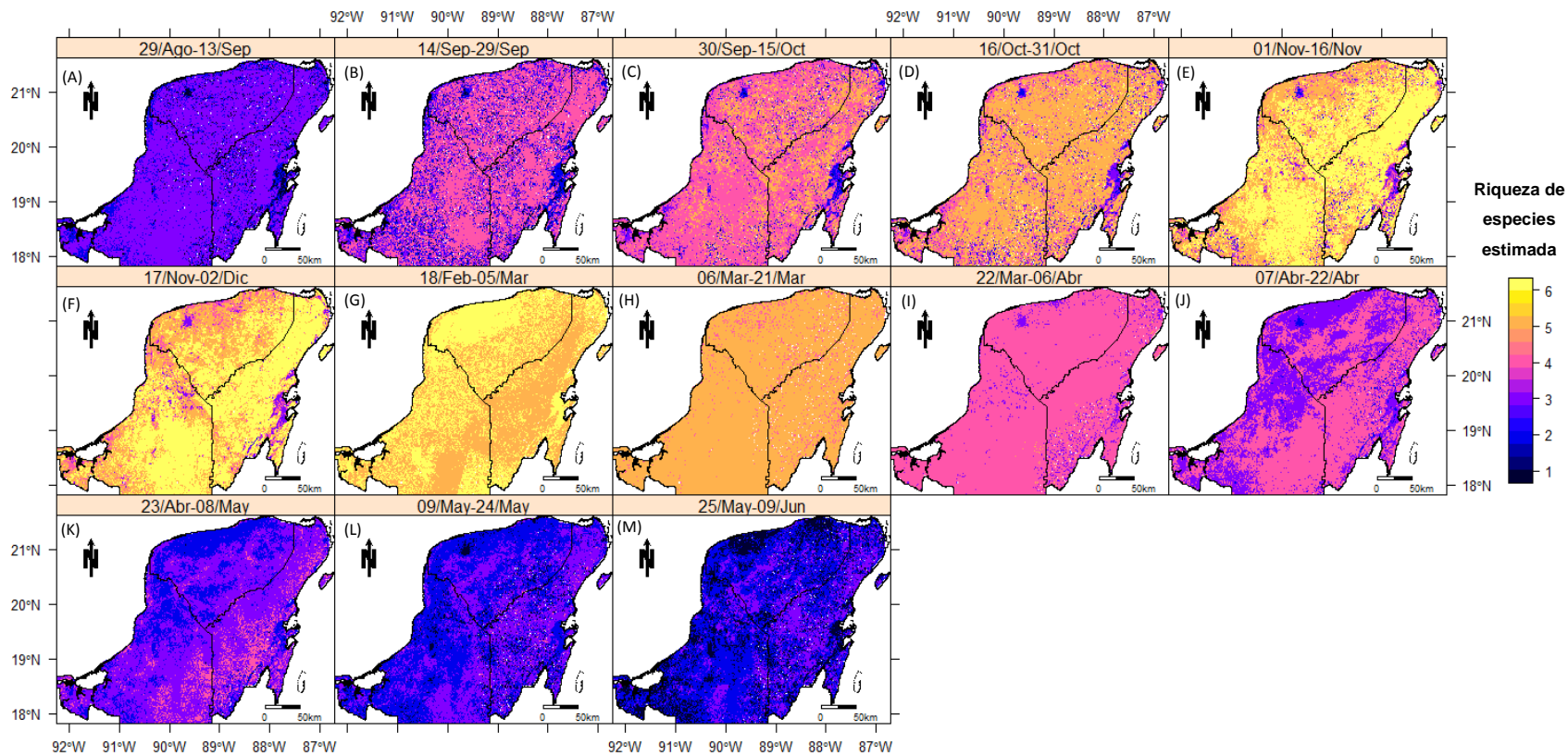
Resultados de los modelos, incluyendo los valores de los parámetros y los estimadores para comparar el ajuste de los tres modelos.

**Tabla 1.** Resultados de los modelos utilizados para predecir los cambios en la riqueza de especies de aves migratorias en relación al tipo de hábitat, la productividad y la distancia a la costa en la península de Yucatán, por distancia de recorrido, de cada periodo, dentro de cada temporada, utilizando intervalos de confianza del 95%.

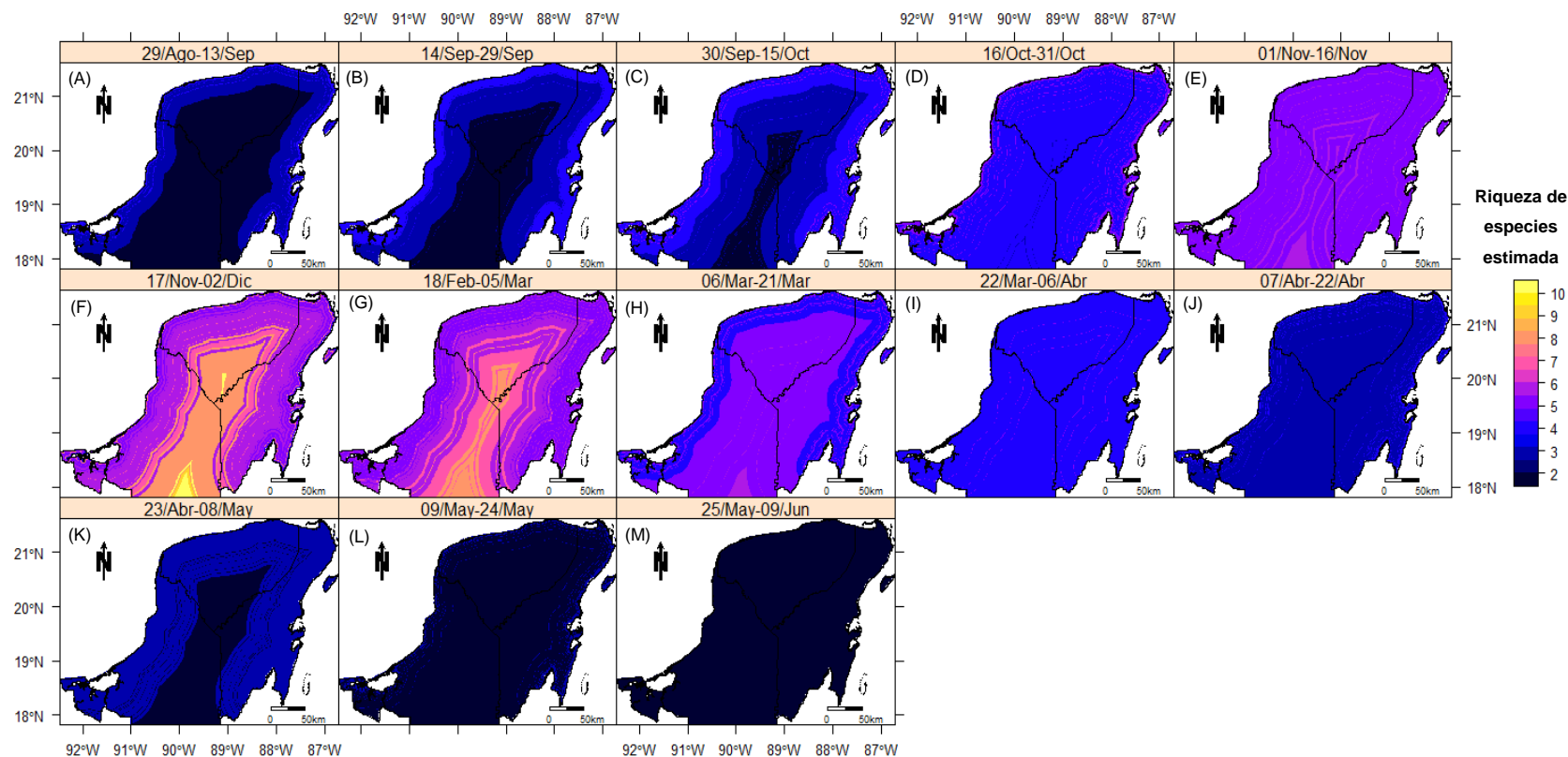
Modelo	R <sup>2</sup>	AIC
$\gamma = (0.0007 \pm 0.36) + (0.10 \pm 0.12)(\text{Distancia}) - (0.94 \pm 1.60)(\text{Hábitat}_{\text{Selva Caducifolia (B y M)}}) + (0.48 \pm 1.5)(\text{Temporada primavera}) + (0.32 \pm 0.051)(\text{Periodo}) + (0.17 \pm 0.35)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Periodo}) + (0.34 \pm 0.62)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Hábitat}_{\text{Selva Caducifolia (B y M)}}) + (0.18 \pm 0.22)(\text{Periodo} \times \text{Hábitat}_{\text{Selva Caducifolia (B y M)}})$	0.1349	1753
$\gamma = \text{Poisson}(0.86 \pm 0.56) + (0.02 \pm 0.02)(\text{Distancia}) + (0.19 \pm 0.08)(\text{NDVI}) + (1.01 \pm 0.69)(\text{Temporada Primavera}) + (0.14 \pm 0.08)(\text{Periodo}) - (0.28 \pm 0.20)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Periodo}) - (0.28 \pm 0.05)(\text{Temporada Primavera} \times \text{NDVI}) - (0.0004 \pm 0.06)(\text{Periodo} \times \text{NDVI})$	0.1258	1687
$\gamma = \text{Poisson}(0.84 \pm 0.54) + (0.03 \pm 0.01)(\text{Distancia}) + (0.07 \pm 0.16)(\text{EVI}) + (1.07 \pm 0.75)(\text{Temporada Primavera}) + (0.15 \pm 0.09)(\text{Periodo}) - (0.31 \pm 0.38)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Periodo}) - (0.12 \pm 0.41)(\text{Temporada Primavera} \times \text{EVI}) + (0.01 \pm 0.03)(\text{Periodo} \times \text{EVI})$	0.1275	1689
$\gamma = \text{Poisson}(0.80 \pm 0.52) + (0.05 \pm 0.004)(\text{Distancia}) - (0.49 \pm 0.13)(\text{Distancia a la costa}) + (1.15 \pm 0.84)(\text{Temporada Primavera}) + (0.17 \pm 0.11)(\text{Periodo}) - (0.35 \pm 0.28)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Periodo}) + (0.66 \pm 0.27)(\text{Temporada Primavera} \times \text{Distancia a la costa}) + (0.10 \pm 0.03)(\text{Periodo} \times \text{Distancia a la costa})$	0.1262	1693.5



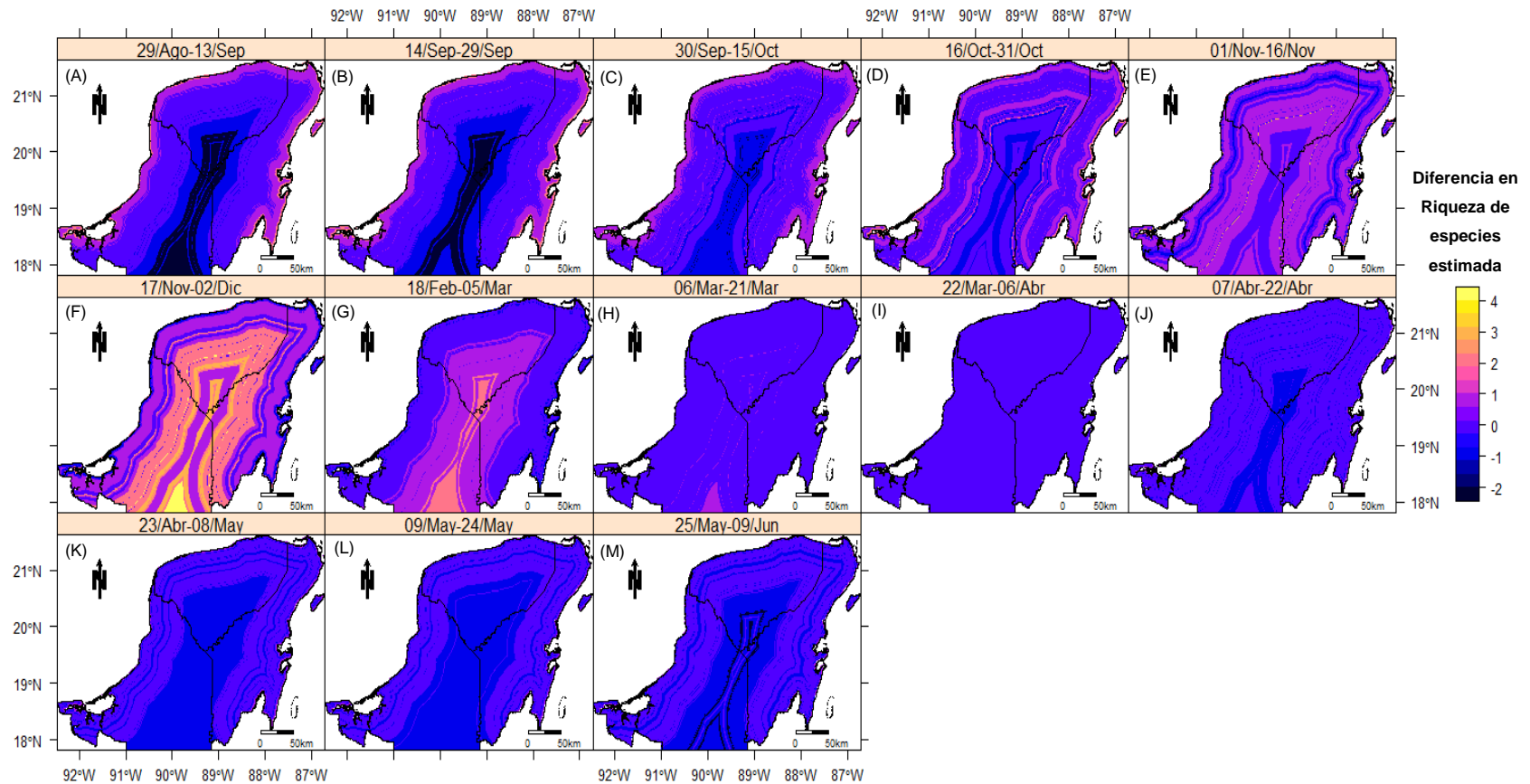
**Figura 10.** Resultados del modelo para evaluar los cambios en la riqueza de especies durante la migración de otoño y primavera en relación a los diferentes hábitats de la península de Yucatán. Del primer periodo de otoño al último periodo de otoño (A, B, C, D, E, F), primer periodo de primavera al último periodo de primavera (G, H, I, J, K, L, M).



**Figura 11.** Resultados del modelo para evaluar los cambios en la riqueza de especies durante la migración de otoño y primavera en relación a la productividad medida con el NDVI en la península de Yucatán. Del primer periodo de otoño al último periodo de otoño (A, B, C, D, E, F), primer periodo de primavera al último periodo de primavera (G, H, I, J, K, L, M).



**Figura 12.** Resultados del modelo para evaluar los cambios en la riqueza de especies durante la migración de otoño y primavera en relación a la distancia a la costa en la península de Yucatán. Del primer periodo de otoño al último periodo de otoño (A. B. C. D. E. F). primer periodo de primavera al último periodo de primavera (G. H. I. J. K. L. M).



**Figura 13.** Resultados de las diferencias en la estimación de las riqueza de especies de los modelos de productividad y distancia a la costa para otoño y primavera en la península de Yucatán. Del primer periodo de otoño al último periodo de otoño (A, B, C, D, E, F), primer periodo de primavera al último periodo de primavera (G, H, I, J, K, L, M), los números positivos muestran una mayor estimación por el modelo de distancia a la costa, los números negativos muestran una mayor estimación del modelo de productividad, y el valor de 0 muestra estimaciones iguales para cada modelo.

Para evaluar la predictibilidad de cada modelo se realizaron validaciones cruzadas utilizando el 30% de los datos de cada tipo de vegetación dentro de cada modelo los resultados se muestran en la tabla 2.

**Tabla 2.** Resultados de las validaciones para cada modelo utilizando grupos de datos de 30% para cada tipo de vegetación.

<b>Validación</b>	<b>RMSE</b>
Datos de Manglar - Modelo de hábitat	3.26
Datos de Selva caducifolia (B y M) - Modelo de hábitat	4.48
Datos de Selva Mediana Subperenifolia - Modelo de hábitat	<b>5.08</b>
Datos de Manglar - Modelo de NDVI	4.21
Datos de Selva caducifolia (B y M) - Modelo de NDVI	<b>4.04</b>
Datos de Selva Mediana subperenifolia - Modelo de NDVI	5.18
Datos de Manglar - Modelo de EVI	4.47
Datos de Selva Caducifolia (B y M) - Modelo de EVI	4.07
Datos de Selva Mediana subperenifolia - Modelo de EVI	5.88
Datos de Manglar - Modelo de Distancia a la costa	<b>1.41</b>
Datos de Selva Caducifolia (B y M) - Modelo de Distancia a la costa	5.23
Datos de Selva Mediana Subperenifolia - Modelo de Distancia a la costa	5.18

Resultados de la prueba de Moran, utilizando intervalo de confianza de 95%. El patrón observado de los datos se evalúa de la siguiente manera: de -1= sobredispersión de los datos, 0= datos distribuidos de manera aleatoria, 1= autocorrelación espacial perfecta. En los resultados se puede ver que el patrón de los datos según el análisis asemeja una distribución aleatoria para los modelos de: Hábitat, NDVI y Distancia a la costa, mientras que para el modelo de EVI se observó un poco de sobredispersión. Adicionalmente el valor de P no muestra significancia de autocorrelación para ningún modelo. (Tabla 2).

---

**Tabla 2.** Resultados de la prueba de Moran, para los residuales de los cuatro modelos. Utilizando un intervalo de confianza del 95%

---

<b>Modelo</b>	<b>Patrón observado en los datos</b>	<b>SD</b>	<b>Valor de P</b>
Hábitat	0.003396667	0.006963051	0.3566873
NDVI	0.003836881	0.007065003	0.3244258
EVI	-0.001020351	0.007064912	0.7657783
Distancia a la costa	0.0003217896	0.007049611	0.6248889

---



Resultados de las pruebas de Box utilizando intervalo de confianza de 95%. Esta prueba sirve para examinar la independencia temporal en los residuos del modelo, como se puede observar en la tabla 3, los resultados no fueron significativos para ningún modelo por lo que se puede asumir una independencia temporal en los datos (Tabla 3).

**Tabla 3.** Resultados de las pruebas de Box, para los residuales de los cuatro modelos. Utilizando un intervalo de confianza del 95%

<b>Modelo</b>	<b>Prueba</b>	<b>X2</b>	<b>DF</b>	<b>Valor de p</b>
Hábitat	Box-Ljung	351.22	322	0.12
	Box-Pierce	164.35	322	1
NDVI	Box-Pierce	157.04	320	1
	Box-Ljung	353.8	320	0.09379
EVI	Box-Pierce	156.82	320	1
	Box-Ljung	359.94	320	0.06136
Distancia a la costa	Box-Pierce	150.57	320	1
	Box-Ljung	319.22	320	0.5018

Aunque el objetivo de este trabajo es predecir los cambios en la riqueza de especies de aves migratorias durante las temporadas de migración en la península de Yucatán en relación a la productividad y la posición geográfica. Pero los datos de eBird utilizados para dicho objetivo cuentan con otra información que puede servir para analizar y conocer otros patrones. Así dentro de la base de datos se cuenta con datos de abundancia, por lo tanto se optó por realizar otro análisis. Con el fin de conocer si los modelos que se usaron para predecir la riqueza de especies son capaces de predecir los cambios en la abundancia durante las temporadas de migración. Ya que se sabe que la abundancia y la riqueza de especies pueden responder a la productividad (Hulbert, 2004; Seto *et al*, 2004; Evans *et al*, 2006).

Los resultados de los modelos en relación a la estimación de la abundancia fueron en general peor que los resultados de los mismos modelos para predecir la riqueza de especies. Por lo que se puede observar en la tabla 7 Una posible explicación para esto es que podría ser que la predicción de la abundancia operan a escalas más locales y crear problemas en el modelo al tratar de predecir (Wiens *et al*, 1987). Y los modelos que se utilizaron en este trabajo operan a una escala regional. Igualmente al parecer existe un efecto de la temporalidad en la capacidad de predecir a las especies migratorias (Wiens *et al*, 1987; Evans *et al*, 2006). Se ha visto para Norteamérica que durante la época de reproducción el NDVI o la productividad es un mejor predictor de abundancia y la riqueza, mientras que en el invierno la temperatura parece ser el predictor más importante (Evans *et al*, 2006). Aunque aún faltan trabajos que vinculen la abundancia y riqueza de especies en el trópico.

**Tabla 4.** Resultados de los modelos utilizados para predecir los cambios en la abundancia y riqueza de especies de aves migratorias en relación a la productividad y la distancia a la costa en la península de Yucatán, por distancia de recorrido de cada periodo dentro de cada temporada, utilizando intervalos de confianza del 95%.

Modelos de Abundancia	RMSE	R <sup>2</sup>	AIC
$\gamma = \text{Poisson}(2.7 \pm 2.6) + (0.006 \pm 0.02)(\text{Distancia}) + (0.56 \pm 0.44)(\text{NDVI}) + (0.17 \pm 0.02)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}}) + (0.006 \pm 0.01)(\text{Periodo}) - (0.15 \pm 0.19)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Periodo}) - (0.53 \pm 0.69)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{NDVI}) - (0.13 \pm 0.16)(\text{Periodo} \times \text{NDVI})$	695.33	0.01	7069.1
$\gamma = \text{Poisson}(2.8 \pm 2.7) + (0.01 \pm 0.01)(\text{Distancia}) + (0.4 \pm 0.24)(\text{Distancia a la costa}) + (0.05 \pm 0.09)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}}) - (0.01 \pm 0.03)(\text{Periodo}) - (0.13 \pm 0.17)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Periodo}) - (0.02 \pm 0.2)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Distancia a la costa}) - (0.02 \pm 0.06)(\text{Periodo} \times \text{Distancia a la costa})$	727.62	0.02	6982.3
Modelos de Riqueza			
$\gamma = \text{Poisson}(0.86 \pm 0.56) + (0.02 \pm 0.02)(\text{Distancia}) + (0.19 \pm 0.08)(\text{NDVI}) + (1.01 \pm 0.69)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}}) + (0.14 \pm 0.08)(\text{Periodo}) - (0.28 \pm 0.20)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Periodo}) - (0.28 \pm 0.05)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{NDVI}) - (0.0004 \pm 0.06)(\text{Periodo} \times \text{NDVI})$	12.109	0.12	1687
$\gamma = \text{Poisson}(0.80 \pm 0.52) + (0.05 \pm 0.004)(\text{Distancia}) - (0.49 \pm 0.13)(\text{Distancia a la costa}) + (1.15 \pm 0.84)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}}) + (0.17 \pm 0.11)(\text{Periodo}) - (0.35 \pm 0.28)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Periodo}) + (0.66 \pm 0.27)(\text{Temporada}_{\text{Primavera}} \times \text{Distancia a la costa}) + (0.10 \pm 0.03)(\text{Periodo} \times \text{Distancia a la costa})$	12.049	0.12	1693.5

## **BIBLIOGRAFIA**

- Evans, K. L, James, N. A, & Gaston, K. J. (2006). Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 372-385.
- Hsieh, T.C, Ma, K. H. & Chao, A. (2016) iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). To appear in *Methods in Ecology and Evolution*.
- Hurlbert, A. H. (2004). Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7(8), 714-720.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RStudio Team (2015). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Seto, K. C, Fleishman, E, Fay, J. P, & Betrus, C. J. (2004). Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing*, 25:4309-4324.
- Wiens, J. A, Rotenberry, J. T, & Van Horne, B. (1987). Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos*, 132-147.