



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**EFFECTO DE LA ESTACIONALIDAD CLIMÁTICA Y
TEMPORALIDAD BIÓTICA EN EL SEGUIMIENTO
DE NICHOS DE CUATRO PASSERIFORMES EN LA
PENÍNSULA DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

BEATRIZ MORALES GONZÁLEZ

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2020

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Beatriz Morales González** titulado “**Efecto de la estacionalidad climática y temporalidad biótica en el seguimiento de nicho de cuatro Passeriformes en la Península de Yucatán**” fue realizado en el laboratorio de Fisiología Ambiental de Plantas de la Unidad de Recursos Naturales, en la línea Servicios Ambientales de la Biodiversidad, del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de **Richard Evan Feldman**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas dentro de la opción de Recursos Naturales de este Centro.

Atentamente.



Dra. Cecilia Hernandez Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 25 de junio de 2020

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Mérida, Yucatán, México, 25 de junio de 2020.

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.



Beatriz Morales González

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada N° 868097 durante el proceso de maestría.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY) por brindarme la oportunidad de enriquecer mi conocimiento académico.

A mi comité tutorial por la contribución a este trabajo.

A mis compañeros y amigos de CICY, especialmente a Emely y Gerardo, por sus aportaciones, consejos y apoyo.

A Eduardo, por todo el amor y el apoyo...

A mis padres...

DEDICATORIA

A mi amado esposo... y a Cali.

“Marcel Proust decía que cuando uno
extraña un lugar, lo que realmente extraña
es la época que corresponde a ese lugar;
que no se extrañan los sitios, sino los
tiempos” Jorge Luis Borges

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I.....	5
ANTECEDENTES.....	5
1.1 HISTORIA EVOLUTIVA DEL CONCEPTO DE NICHOS ECOLÓGICOS: UNA PERSPECTIVA GENERAL.....	5
1.2 LAS IDEAS DE HUTCHINSON EN LA CONSTRUCCIÓN DEL CONCEPTO DE NICHOS ECOLÓGICOS.....	7
1.3 DISTINCIÓN DENTRO DE UN MISMO NICHOS.....	8
1.4 MODELOS PREDICTIVOS, NICHOS Y DISTRIBUCIONES.....	10
1.5 CREACIÓN DE MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS: USANDO MAXENT A TRAVÉS DE KUENM.....	11
1.6 LOS MODELOS PREDICTIVOS: USOS Y APLICACIONES.....	13
1.7 EL NICHOS CLIMÁTICO Y LAS AVES.....	14
1.8 ECOLOGÍA DE AVES MIGRATORIAS.....	15
1.9 SEGUIMIENTO, CAMBIO Y SUPERPOSICIÓN DE NICHOS.....	16
1.10 ECOLOGÍA DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO.....	20
1.10.1 <i>Setophaga americana</i>	20
1.10.2 <i>Setophaga dominica</i>	20
1.10.3 <i>Vireo griseus</i>	21
1.10.4 <i>Vireo olivaceus</i>	21
JUSTIFICACIÓN.....	23
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	25

HIPÓTESIS.....	25
OBJETIVO GENERAL	27
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	27
CAPÍTULO II.....	29
MATERIALES Y MÉTODOS	29
2.1 ÁREA DE ESTUDIO	29
2.2 SEGUIMIENTO DE NICHOS EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO.....	31
2.2.1 Área de calibración.....	31
2.2.2 Descarga y limpieza de registros de ocurrencia.....	31
2.2.3 Variables ambientales	32
2.2.4 Construcción de modelos estacionales.....	32
2.2.5 Mapas de idoneidad de hábitat.....	33
2.3 SEGUIMIENTO DE NICHOS EN EL ESPACIO AMBIENTAL.....	34
2.3.1 Construcción del espacio ambiental.....	34
2.3.2 Medición de la superposición de nichos	34
2.3.3 Prueba de similitud de nicho.....	34
CAPÍTULO III	35
RESULTADOS	35
3.1 SEGUIMIENTO DE NICHOS EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO.....	35
3.1.1 Selección de modelos	35
3.1.2 Posición de las especies en el espacio geográfico	36

3.1.2.1 <i>Setophaga americana</i>	36
3.1.2.2 <i>Setophaga dominica</i>	40
3.1.2.3 <i>Vireo griseus</i>	44
3.1.2.4 <i>Vireo olivaceus</i>	48
3.2 SEGUIMIENTO DE NICHOS EN EL ESPACIO AMBIENTAL.....	52
3.2.1 Descripción del espacio ambiental.....	52
3.2.2 Posición de las especies en el espacio ambiental	53
3.2.2.1 <i>Setophaga americana</i>	53
3.2.2.2 <i>Setophaga dominica</i>	55
3.2.2.3 <i>Vireo griseus</i>	57
3.2.2.4 <i>Vireo olivaceus</i>	59
3.2.3 Superposición de nichos entre temporadas por especie	61
3.2.4 Superposición de nichos entre especies por temporada	62
3.2.5 Evaluación de la expansión de nicho de <i>V. griseus</i> durante el invierno y contracción en primavera	63
CAPÍTULO IV	65
DISCUSIÓN	65
CAPÍTULO V.....	71
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	71
5.1 Conclusiones.....	71
5.2 Perspectivas.....	71
BIBLIOGRAFÍA.....	73

ANEXOS 85

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. 1 Representación gráfica de la *dualidad de Hutchinson*..... 8

Figura 1. 2 Representación gráfica de los nichos Grinnellianos. 9

Figura 1. 3 Descripción esquemática del modelado de nichos ecológicos y distribuciones de especies..... 11

Figura 1. 4 Especies de estudio a) *Setophaga americana*, b) *Setophaga dominica*, c) *Vireo griseus* y d) *Vireo olivaceus*..... 22

Figura 1. 5 Predicciones de la hipótesis de *temporalidad biótica*.. 26

Figura 2. 1 Representación de los límites geográficos que constituyen la Provincia Biótica Península de Yucatán. 30

Figura 3. 1 Modelos de idoneidad de hábitat de *S. americana*.. 37

Figura 3. 2 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *S. americana*..... 38

Figura 3. 3 Diferencias en la distribución de *Setophaga americana* entre temporadas..... 39

Figura 3. 4 Modelos de idoneidad de hábitat de *S. dominica*..... 41

Figura 3. 5 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *S. dominica* 42

Figura 3. 6 Diferencias en la distribución de *Setophaga dominica* entre temporadas..... 43

Figura 3. 7 Modelos de idoneidad de hábitat de *V. griseus*..... 45

Figura 3. 8 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *V. griseus*..... 46

Figura 3. 9 Diferencias en la distribución de <i>Vireo griseus</i> entre temporadas..	47
Figura 3. 10 Modelos de idoneidad de hábitat de <i>V. olivaceus</i>	49
Figura 3. 11 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para <i>V. olivaceus</i>	50
Figura 3. 12 Diferencias en la distribución de <i>Vireo olivaceus</i> entre temporadas.. ..	51
Figura 3. 13 Representación gráfica de la construcción del espacio ambiental de la PBPY.....	52
Figura 3. 14 Espacio de nicho para <i>Setophaga americana</i>	54
Figura 3. 15 Espacio de nicho para <i>Setophaga dominica</i>	56
Figura 3. 16 Espacio de nicho para <i>Vireo griseus</i>	58
Figura 3. 17 Espacio de nicho para <i>Vireo olivaceus</i>	60
Figura 3. 18 Comparación de la superposición (D) entre especies por temporadas.	63

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 3. 1 Estadísticas de rendimiento para los modelos seleccionados en función del criterio de evaluación OR_AICc, para cada especie y temporada..... 35

Cuadro 3. 3 Resultados de la métrica de solapamiento y la prueba de similitud de nichos entre temporadas por cada especie..... 61

Cuadro 3. 4 Resultados de la métrica de solapamiento y la prueba de similitud de nichos entre las especies por cada temporada..... 62

RESUMEN

Uno de los principales retos en la ecología es tratar de descifrar los patrones que condicionan el arreglo espacial de las especies, considerando todos los posibles factores que determinan su ubicación geográfica. En los últimos años, los modelos de nicho ecológico (ENM) se han utilizado para tratar de estimar el nicho de las especies y distribución potencial, mediante la relación de variables ambientales y registros de presencia. A escala regional, los patrones de distribución en las áreas de invernada de aves migratorias, así como el estudio de su nicho climático han recibido poca atención, sobre todo los patrones de evolución de nicho, los cuales están fuertemente vinculados con la idea de cambio o seguimiento de nicho estacional. El objetivo de esta investigación fue determinar la influencia de la *estacionalidad climática* y la *temporalidad biótica* en el seguimiento de nicho de aves migratorias durante la temporada no reproductiva. Elegimos la Península de Yucatán como área de estudio por ser un importante sitio de parada o estadía para las aves migratorias. Evaluamos el seguimiento de nicho en el espacio geográfico a partir de la construcción de modelos estacionales, utilizando registros de presencia de ciencia ciudadana (eBird) y 15 predictores de temperatura y precipitación mediante el paquete *kuenm* en R y la interfaz de *Maxent*. De manera análoga, evaluamos el seguimiento de nicho en el espacio ambiental, bajo un marco estadístico robusto que emplea pruebas de similitud y equivalencia. Con esto pudimos demostrar que nuestras especies buscan las condiciones de su nicho climático entre temporadas cortas, de manera que la variación climática y los patrones de coocurrencia, resultan importantes variables en la conformación de los nichos estacionales. En definitiva, dividir el nicho en temporadas cortas nos permite vislumbrar sucesos que no sería posible al trabajar bajo el nicho completo de las especies, además de resaltar el desafío al modelar especies como las aves migratorias.

Palabras clave: aves migratorias, estacionalidad climática, seguimiento de nicho.

ABSTRACT

One of the main challenges in ecology is trying to decipher the patterns that condition the spatial arrangement of species, considering all the possible factors that determine their geographical location. In recent years, ecological niche models (ENM) have been used to estimate a species' niche and potential distribution, through the relationship of environmental variables and presence records. At a regional scale, the distribution patterns and climatic niche of migratory birds in their wintering areas has received little attention. Likewise, little is known about the patterns of niche evolution, which are strongly linked to the idea of seasonal niche switching or tracking. The objective of this research was to determine the influence of climatic seasonality and biotic temporality in the tracking of migratory bird niche during the non-reproductive season. We chose the Yucatan Peninsula as a study area because it is an important stopover and overwintering site for migratory birds. We evaluate niche tracking in geographic space from the construction of seasonal models using citizen science presence records (eBird) and 15 temperature and precipitation predictors using the `kuenm` in R package and the Maxent interface. Similarly, we evaluated niche tracking in environmental space under a robust statistical framework that uses similarity and equivalence tests. With this we were able to demonstrate that our species track the conditions of their climatic niche between seasons, so that climatic variation and species co-occurrence patterns are important variables in the conformation of seasonal niches. In short, dividing the niche into short seasons allows us to glimpse events that would not be possible when working with the complete niche of the species, in addition to highlighting the challenge of modeling species such as migratory birds.

Key words: migratory birds, climatic seasonality, niche tracking.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales retos en la ecología es tratar de descifrar los patrones que condicionan el arreglo espacial de las especies, considerando todos los posibles factores que determinan su ubicación geográfica (Osorio-Olvera *et al.*, 2016; Maciel *et al.*, 2015). Definir esta serie de condiciones no es algo tan sencillo, debido a los distintos elementos fisiológicos, ecológicos y biogeográficos que se interrelacionan (Maciel *et al.*, 2015). A partir del desarrollo de los sistemas de información geográfica y su aplicación a la biología, se han implementado herramientas que contribuyen al conocimiento de los patrones espaciales y temporales. Ejemplo de ello, son los modelos de nicho ecológico (ENM), los cuales estiman mediante la relación de variables climáticas y registros de presencia de la especie sitios ambientalmente idóneos, proyectados en la geografía como la distribución potencial (Soberón *et al.*, 2017; Toews, 2017; Ralston *et al.*, 2016).

En los últimos años el uso de los ENM ha tenido un incremento sustancial, gracias a la disponibilidad y fácil acceso a datos biológicos y ambientales, la diversidad de algoritmos de modelado, el rápido tiempo de procesamiento y bajo costo operacional (Elith *et al.*, 2011). Generalmente la construcción de modelos se da a escalas gruesas, donde los aspectos climáticos tienen mayor peso en las distribuciones geográficas (Soberón y Nakamura, 2009). Los ENM han sido ampliamente utilizados, por ejemplo, en la estimación del potencial de especies invasoras (Anderson *et al.*, 2003), para simular la respuesta de especies ante los impactos del cambio climático (Ralston *et al.*, 2016), contribuir al conocimiento de los patrones temporales y espaciales de las especies (Zurell *et al.*, 2018; Laube *et al.*, 2015; Broennimann *et al.*, 2012), entre otros. La base teórica parte del concepto de nicho ecológico, definido como el espacio n-dimensional que contiene los múltiples factores bióticos y abióticos que permiten la adecuación positiva de la especie (Hutchinson, 1957). El concepto ha sido clasificado en dos tipos: el *nicho realizado* que está en función de interacciones bióticas y factores limitantes de dispersión como las barreras geográficas y la capacidad de dispersión de las especies (ver también Toews, 2017 y Soberón, 2007) y el *nicho fundamental* que alude al conjunto de factores abióticos que fisiológicamente tolera el individuo, que para términos de esta investigación lo llamaremos *nicho climático* (ver también Tingley *et al.*, 2009 y Soberón, 2007).

Especialmente, en relación con el nicho climático, vale la pena mencionar que a medida que las condiciones ambientales presentan fluctuaciones a diferentes escalas espacio-temporales, las especies pueden adecuarse a las condiciones existentes o bien

desplazarse hacia sitios cuya tolerancia fisiológica les permita (Tingley *et al.*, 2009). Particularmente, las aves son muy susceptibles a los efectos de la estacionalidad climática (Chablé y Pasos, 2010; Berlanga, 2001), pues muchas de ellas como las migratorias buscan sitios y condiciones ambientales favorables para llevar a cabo cada una de las fases de su ciclo de vida (Toews, 2017; Ocampo, 2010; Salewski y Brudered, 2007; Deppe y Rotenberry, 2005; Greenberg *et al.*, 1994). Así, cada año las especies migratorias se ven inmersas en recorridos de miles de kilómetros, utilizando a su paso sitios de escala para alimentarse y descansar antes de llegar a sus zonas de invernada (Deppe y Rotenberry, 2008). Uno de los sitios de parada más reconocido e importante para las aves migratorias provenientes de América del Norte es la Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY), ya que se ubica luego de una gran barrera geográfica, el Golfo de México (Cortés *et al.*, 2012; Chablé y Pasos, 2010; Deppe y Rotenberry, 2008).

El estudio de los patrones espacio-temporales en aves ha centrado su atención a nivel de comunidad en sitios particulares (Deppe y Rotenberry, 2005). Por lo que, la construcción de modelos de nicho ha contribuido al conocimiento de estos patrones a escalas espaciales más gruesas (Zurell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015; Broennimann *et al.*, 2012; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009 y Nakazawa *et al.*, 2004). En estos estudios donde se caracterizan los nichos de aves entre época reproductiva y no reproductiva, se terminan agrupando los periodos de otoño, primavera e invierno en una sola temporada, omitiendo los cambios estacionales que están ocurriendo entre ellos (Laube *et al.*, 2015). Aunque dividir el nicho en temporadas más cortas refleja sólo una pequeña porción de este (Williams *et al.*, 2017), la información puede ser muy útil para describir todo el ciclo anual de las especies, sobre todo en aves migratorias que pueden tener diferentes requerimientos entre las estaciones o etapas de desarrollo (Laube *et al.*, 2015). Además, la idea de cambio o seguimiento de nicho en aves sigue siendo un tema a discusión, pues algunos estudios muestran evidencia a favor del rastreo de las condiciones ambientales a través del tiempo (Zurrell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009; Nakazawa *et al.*, 2004), mientras que otros apoyan el cambio de dichas condiciones (Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015; Nakazawa *et al.*, 2004). Es probable que la dinámica encontrada en el nicho de algunas aves, no solo se deba a la *estacionalidad climática*, sino también a factores como los patrones de coocurrencia ligados a algunas especies. Concretamente, estos patrones pueden ser vistos en la Península de Yucatán debido al fenómeno migratorio, ya que podemos encontrar aves migratorias residentes invernales y aves migratorias transeúntes. Las

primeras permanecen en la región durante toda la temporada no reproductiva, la cual puede abarcar desde el otoño y hasta la primavera. Las segundas, utilizan la región como sitio de descanso para continuar a sus zonas de invernada. Por lo anterior, estas especies pueden coexistir durante una o más temporadas del periodo no reproductivo. A esta coexistencia entre especies residentes invernales y transeúntes, le hemos denominado *temporalidad biótica*.

En este sentido, la Península representa un sitio propicio para evaluar la dinámica en el nicho climático de aves migratorias durante el periodo no reproductivo en función de la *estacionalidad climática* y la *temporalidad biótica*. Para mi caso de estudio consideré dos especies del género *Vireo* y dos especies del género *Setophaga*, aves comunes y abundantes en toda la región. La elección de estas especies parte de una posible competencia entre ellas, ya que, en ambos casos, se ha documentado una estrecha relación en su forma de alimentación y elección de hábitats para establecerse dentro de la PY (NASc, 2019; NASA, 2018; MacKinnon, 2017). La principal diferencia entre las especies de estos géneros se debe a que, en el caso de los *Vireos*, coocurren durante el otoño y primavera dentro de la PY. Por su parte, las dos especies de *Setophagas*, coocurren durante el otoño, invierno y primavera. Este hecho nos permite separar los efectos de la estacionalidad climática, de los efectos de la temporalidad biótica en el seguimiento de nicho. De manera que, por el lado de la estacionalidad esperamos: 1) variación en la distribución de las especies analizadas entre las distintas temporadas siguiendo de cerca su nicho climático y 2) altos sobrelapes entre temporadas en los nichos de las especies, indicando un mayor seguimiento de su nicho estacional. Mientras que por el lado de la temporalidad esperamos que: 3) *V. olivaceus* le impida a *V. griseus* ocupar todo su rango de distribución durante la temporada de otoño y primavera, 4) el nicho de *V. griseus* expanda en la geografía a los ambientes desocupados por *V. olivaceus* durante el invierno, y 5) la coocurrencia entre *Setophaga americana* y *Setophaga dominica* durante la temporada no reproductiva, condicione la ocupación de los ambientes disponibles representados en la geografía, evitando que ambas especies ocupen todo su rango de distribución.

Analizar temporalmente el nicho climático, permite esclarecer cambios estacionales que influyen en la dinámica de este, de manera que información más detallada nos ayuda a caracterizar el nicho completo de las especies (Heikkinen *et al.*, 2006). Finalmente, esperamos que nuestra investigación favorezca el conocimiento de la avifauna de la Península de Yucatán y proporcione datos beneficiosos que sigan incrementando los estudios en torno a los factores que impactan sobre la conformación de los nichos.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 HISTORIA EVOLUTIVA DEL CONCEPTO DE NICHO ECOLÓGICO: UNA PERSPECTIVA GENERAL

El concepto de nicho ecológico ha sido un tema bastante discutido a lo largo de la historia de la ecología. Su importancia radica en las aplicaciones que ha tenido entorno a su definición ya que se encuentra fuertemente vinculado con otros conceptos ecológicos como la competencia, el hábitat o la adaptación (Pocheville, 2015). El concepto de nicho ha sido empleado en la determinación de los requisitos e impactos de las especies, en la dinámica de comunidades y en el análisis de la respuesta de las especies a cambios en su ambiente (Schurr *et al.*, 2012). La definición de nicho causó mayor relevancia durante las décadas de 1960 y 1970, cuando entender la estructuración de las comunidades, así como el uso de los recursos e interacciones entre especies se volvió una necesidad (Pocheville, 2015).

El primero en ahondar en la definición del concepto fue Joseph Grinnell (1917), quien hace referencia al conjunto de factores ambientales como principales limitantes (*requerimientos*) del rango geográfico de las especies (Broennimann *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009; Soberón, 2007; Odling *et al.*, 2003). La definición deja fuera factores bióticos como la presencia de competidores, alimento o depredadores, los cuales condicionan la existencia de una especie en un tiempo y espacio determinados, por el contrario, hace especial énfasis en la temperatura como principal limitante del rango de las especies (Peterson *et al.*, 2011; Soberón y Nakamura, 2009; Odling *et al.*, 2003). Grinnell también propone el concepto de nichos vacíos, el cual asume que un nicho puede estar ocupado en una región y desocupado en otra debido a limitantes de dispersión como las barreras geográficas (Peterson *et al.*, 2011).

Otra aportación al concepto de nicho fue la de Charles Elton (1927), quien sigue un enfoque meramente trófico (Broennimann *et al.*, 2012; Peterson *et al.*, 2011; Odling *et al.*, 2003). Su definición determina el nicho como el lugar que ocupa un organismo en el medio biótico y su relación con otras especies. Contrario al concepto de Grinnell, este pone especial atención en los *impactos* que tienen unas especies sobre otras (Soberón y Nakamura, 2009). Ambos conceptos establecen el nicho como una propiedad del ambiente, diferenciados por el enfoque hacia los factores bióticos y abióticos, así como

los impactos o requerimientos de los individuos (Peterson *et al.*, 2011; Odling *et al.*, 2003).

En una definición más robusta, G. Evelyn Hutchinson (1957), propone el nicho ecológico como la suma de todos los impactos y requerimientos que permite la adecuación positiva de una especie (Schurr *et al.*, 2012; Peterson *et al.*, 2011; Costa *et al.*, 2008; Soberón, 2007; Odling *et al.*, 2003). Cada factor es visto como una dimensión del nicho, de manera que se crea un hipervolumen de un espacio n-dimensional el cual incluye todas las variables bióticas y abióticas que van a determinar los rangos geográficos de los organismos (Peterson *et al.*, 2011; Sillero, 2011; Odling *et al.*, 2003). Generalmente la presencia de otros individuos y los factores limitantes de dispersión, impiden que una especie ocupe todo su rango geográfico potencial (Costa *et al.*, 2008; Soberón, 2007).

En resumen, el concepto de nicho ecológico parte de tres ideas fundamentales que se relacionan ampliamente. Primero, los requerimientos fisiológicos, ecológicos o biológicos que una especie necesita para tener una adecuación positiva. Segundo, los impactos que ocasiona la presencia o ausencia de un individuo en la comunidad a la que pertenece, es decir las interacciones intra e interespecíficas. Y tercero, los efectos expresados mediante medidas de adecuación como la supervivencia o la tasa intrínseca de crecimiento (Pocheville, 2015; Peterson *et al.*, 2011; Costa *et al.*, 2008; Soberón, 2007; Odling *et al.*, 2003).

1.2 LAS IDEAS DE HUTCHINSON EN LA CONSTRUCCIÓN DEL CONCEPTO DE NICHO ECOLÓGICO

El concepto de nicho Hutchinsoniano, hace referencia a dos tipos de espacios sumamente relacionados entre sí, el espacio físico donde se encuentran las especies, al que Hutchinson llamó biotopo y el espacio de nicho n-dimensional (Colwell y Rangel, 2009). A esta relación que existe entre el espacio físico, actualmente conocido como espacio geográfico (G) y el espacio de nicho o espacio ambiental (E), se le conoce como la *dualidad de Hutchinson* (Colwell y Rangel, 2009; Fig. 1.1), la cual asume que a cada punto del espacio G le corresponde un punto en el espacio E (Soberón *et al.*, 2017). Pudiendo existir una combinación de ambientes en el espacio E que se encuentra en uno o más puntos del espacio G (Peterson *et al.*, 2011, Soberón, 2010; Soberón y Nakamura, 2009; Soberón y Peterson, 2005).

Hutchinson estableció dos tipos de variables que determinan los rangos geográficos: las variables *escenopoéticas* y las variables *bionómicas* o *dinámicas*. Las variables *escenopoéticas* no se encuentran vinculadas dinámicamente con el individuo y sólo definen las condiciones en donde se puede encontrar (Peterson *et al.*, 2011, Soberón, 2010; 2007). Este tipo de variables y la especie no guardan una relación de impacto mutua, son variables que no se consumen y no producen competencia (Ralston *et al.*, 2016; Peterson *et al.*, 2011; Soberón, 2010; 2007). Por ejemplo, la temperatura o precipitación afectarán la distribución geográfica de una especie, no obstante, estas variables no se verán afectadas por la presencia o la ausencia de esta.

Por el contrario, las variables *bionómicas* describen los aspectos ambientales que se ven afectados por la especie ya sea por consumo u otras modificaciones (Peterson *et al.*, 2011; Soberón, 2010; 2007). Este tipo de variables guardan una relación dinámica entre variable-especie, son variables consumibles y producen competencia (Ralston *et al.*, 2016; Peterson *et al.*, 2011; Soberón, 2010; 2007). Por ejemplo, en las interacciones planta-animal, cada organismo tiene impacto sobre el otro. Las interacciones dinámicas vinculadas refieren a una trayectoria dependiente de los cambios en poblaciones de especies, cuyo análisis matemático parece ser bastante complejo (Peterson *et al.*, 2011, Soberón, 2007). La razón de esta clasificación radica en que las variables *escenopoéticas* se pueden utilizar fácilmente en la construcción del nicho ambiental de las especies. En cambio, la construcción de nicho bajo las variables *bionómicas* requiere definiciones matemáticas mucho más elaboradas (Peterson *et al.*, 2011).

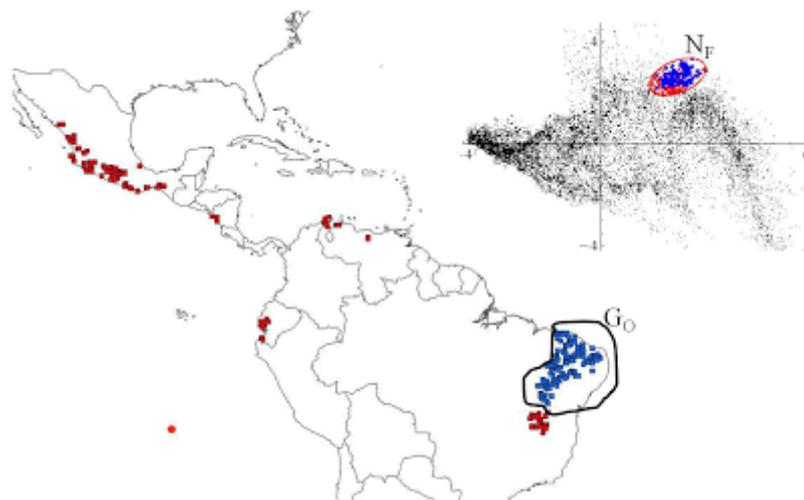


Figura 1. 1 Representación gráfica de la *dualidad de Hutchinson*. El mapa de la izquierda hace referencia al espacio geográfico (G), los puntos rojos representan los sitios con las condiciones ambientales adecuadas para la especie, mientras que los puntos azules delimitados por la línea negra denotan el área que está realmente ocupada por la especie (G_0). La nube de puntos en dos dimensiones es el espacio de nicho (E), el cual representa las combinaciones de ambientes que existen. La elipse roja engloba todos los requerimientos fisiológicos óptimos para la especie (puntos rojos y azules), los puntos azules refieren al espacio de nicho que es ocupado realmente por la especie. Por lo tanto, los puntos rojos en el espacio G corresponden a los puntos rojos en el espacio E, asimismo los puntos azules en el espacio G tienen una correspondencia con los puntos azules en el espacio E (Peterson *et al.*, 2011). Imagen tomada de <http://nicho.conabio.gob.mx/>

1.3 DISTINCIÓN DENTRO DE UN MISMO NICHOS

A partir de la clasificación de las variables ambientales y del enfoque de los factores bióticos y abióticos, se pueden identificar dos tipos de nichos. Los nichos *Eltonianos* que guardan un enfoque meramente biótico, donde lo que principalmente importa es medir los impactos en las especies a una escala local, a partir del uso de variables dinámicas (Peterson *et al.*, 2011; Soberón, 2010; 2007). En este tipo de nichos, las interacciones de competencia, depredación, consumo de recursos, alteración del hábitat, etc., son un factor fundamental para entender los rangos geográficos de los individuos.

Por otro lado, los nichos *Grinnellianos* también conocidos como nichos ambientales o climáticos, se basan en las mediciones de los requerimientos a escalas geográficas,

siendo las condiciones climáticas las que determinan los rangos geográficos de las especies (Peterson *et al.*, 2011; Soberón, 2010; 2007). A su vez, estos nichos se pueden clasificar en tres tipos. El Nicho Fundamental (NF), definido por el rango de condiciones ambientales que una especie tolera fisiológicamente, del cual bajo condiciones controladas en laboratorio es posible tener una medida aproximada. El Nicho Fundamental Existente (NE), definido como el espacio con las condiciones idóneas donde una especie puede existir en ausencia de interacciones, en otras palabras, es el traslape del NF en el espacio G. Finalmente el Nicho Realizado (NR), donde la distribución de las especies se encuentra restringida debido a interacciones bióticas y factores geográficos e históricos (Sillero, 2011; Soberón, 2007), el cual corresponde al espacio E donde se observa realmente a la especie (Fig. 1.2; Peterson *et al.*, 2011).

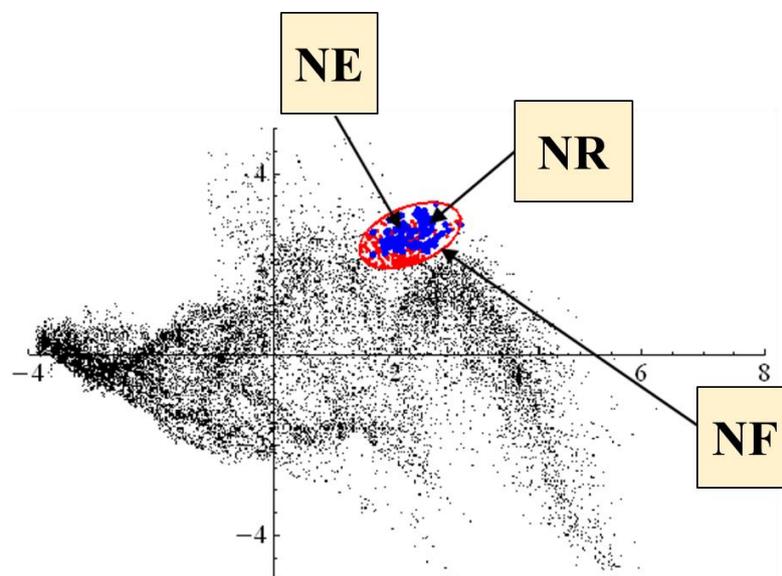


Figura 1. 2 Representación gráfica de los nichos Grinnellianos. La nube de puntos en dos dimensiones es el espacio de nicho (E), el cual representa todas las condiciones ambientales que existen en el planeta. El rango de condiciones ambientales que puede tolerar la especie está delimitado por la elipse roja, siendo el nicho fundamental (NF). Los puntos rojos representan el espacio de nicho en donde se encuentran las condiciones ambientales óptimas para la especie, es el nicho fundamental existente (NE), cabe mencionar que los puntos rojos también se encuentran debajo de los puntos azules. Finalmente, los puntos azules son la parte del espacio de nicho que ocupa realmente la especie, el cual corresponde al nicho realizado (NR) o un subconjunto de éste (Peterson *et al.*, 2011). Imagen tomada de <http://nicho.conabio.gob.mx/>

1.4 MODELOS PREDICTIVOS, NICHOS Y DISTRIBUCIONES

Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y su aplicación a la biología, han permitido el desarrollo de modelos predictivos que ayudan a estimar la distribución geográfica de las especies (Pearson y Dawson, 2003). Este tipo de herramientas estiman mediante variables climáticas el óptimo ambiental de la especie, dando como resultado su distribución potencial (Toews, 2017; Ralston *et al.*, 2016; Boria *et al.*, 2014; Elith *et al.*, 2011). El fundamento de los modelos se basa en el concepto de nicho ecológico y la dualidad de Hutchinson, ya que la estimación de los modelos de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés) y los modelos de nicho ecológico (ENM, por sus siglas en inglés) se dan tanto en el espacio geográfico (G) como en el espacio ambiental (E). Los SDM estiman objetos en el espacio G, que pueden ser interpretados como áreas potenciales o invadibles, al ignorar los efectos de las interacciones bióticas y la capacidad de dispersión de las especies. Por su parte, los ENM estiman las condiciones ambientales en el espacio E que pueden aproximarse al NF o NR de la especie, al mismo tiempo pueden ser proyectados a la geografía determinando el área potencial, ocupada o invadible (Soberón *et al.*, 2017).

A partir de la relación de variables climáticas y registros de presencia, se generan combinaciones en el espacio ambiental por medio de una serie de algoritmos y relaciones matemáticas. Dichas combinaciones representan las condiciones ambientales adecuadas para la especie. Este resultado es mapeado al espacio geográfico, en donde puede ser visualizado a través de un SIG como un mapa de distribución potencial (Fig. 1.3; Peterson *et al.*, 2011; Soberón y Peterson, 2005; Anderson *et al.*, 2003). Cabe mencionar que en las áreas potenciales de distribución que arrojan los modelos, no siempre se encontrará la presencia del individuo. Estas estimaciones dejan por fuera factores que limitan su distribución, ejemplo de ello son las interacciones bióticas o los factores históricos. En efecto, el resultado debe interpretarse como una aproximación a su área de distribución (Peterson *et al.*, 2011; Soberón y Peterson, 2005). Una manera de contrarrestar las limitaciones de los modelos es evaluando los resultados a partir de la congruencia entre las distribuciones predichas y las distribuciones reales, con base en la biología de la especie, la zona de estudio o su alta probabilidad de ocurrencia (Sillero, 2011; Costa *et al.*, 2008).

Dentro de la gama de algoritmos que pueden ser utilizados se encuentra Bioclim, GARP, Maxent, GLM, GAM, DOMAIN, entre otros. Sin embargo, se debe considerar el interés de la modelación y sobre todo el tipo de datos disponibles (Elith *et al.*, 2011). En ocasiones, algunos algoritmos requieren utilizar datos de presencia que hayan sido

explorados previamente, mientras que otros trabajan con grandes cantidades de datos para funcionar adecuadamente (Elith *et al.*, 2011), esto representa una desventaja cuando trabajamos con especies poco estudiadas pues el número de datos puede ser muy reducido. En definitiva, la selección del mejor modelo para estimar la distribución o nicho de las especies se basa en el interés del modelado y el tipo de datos que se disponga (Peterson *et al.*, 2011).

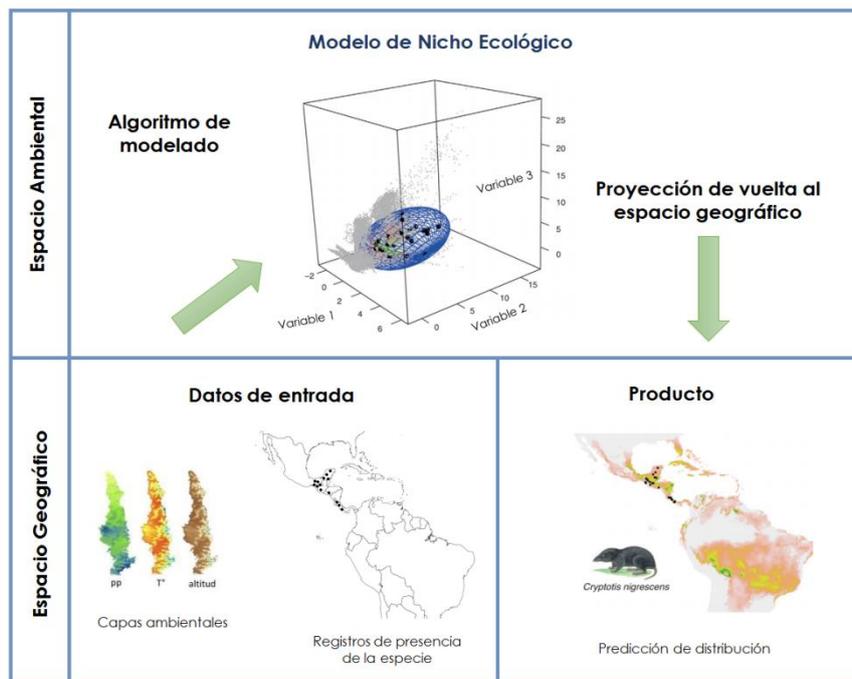


Figura 1. 3 Descripción esquemática del modelado de nichos ecológicos y distribuciones de especies. Elaboración propia a partir de Osorio-Olvera *et al.*, 2016 y Soberón y Peterson, 2005.

1.5 CREACIÓN DE MODELOS DE NICHU ECOLÓGICO: USANDO MAXENT A TRAVÉS DE KUENM

Debido a su alto poder predictivo y su fácil acceso, Maxent (Steven *et al.*, 2019; Phillips y Dudik, 2008; Phillips *et al.*, 2006) es un algoritmo ampliamente utilizado para estimar distribuciones potenciales de especies y nichos ecológicos (Guevara *et al.*, 2018; Elith *et al.*, 2011). Este programa permite hacer predicciones utilizando datos de presencia y algunas variables ambientales del área de ocupación de la especie. Además, es posible

analizar la relación de cada variable con la distribución predicha (Sillero, 2011). Maxent¹ se basa en el principio de máxima entropía que supone que la distribución de la especie es uniforme y luego se va restringiendo conforme la afecta las variables ambientales (Dudík *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2006, Elith *et al.*, 2006).

El algoritmo mide la capacidad predictiva de los modelos mediante el área bajo la curva (Area Under the Curve: AUC) la cual se deriva de la curva operacional (Receiver Operating Characteristic: ROC²), (Elith *et al.*, 2011). Sin embargo, el AUC parece ser una medida engañosa del rendimiento de los modelos, ya que ignora los valores de probabilidad y la bondad de ajuste del modelo, dando igual peso a los errores de comisión (falsas presencias) y de omisión (falsas ausencias), (Lobo *et al.*, 2008). Por lo anterior, se han desarrollado herramientas que ayudan a contrarrestar las deficiencias de este algoritmo, ejemplo de ello es *kuenm* (Cobos *et al.*, 2019), un paquete en R diseñado para la creación de modelos de nicho ecológico bajo la interfaz de Maxent.

Kuenm realiza calibraciones y evaluaciones automatizadas para estimar la complejidad óptima de los modelos, creando múltiples modelos candidatos a partir de todas las posibles combinaciones de los multiplicadores de regularización (RM)³, las clases de identidad (FC)⁴ y distintos conjuntos de variables ambientales. Por cada combinación de parámetros, se crea un modelo mediante el conjunto completo de ocurrencias y otro modelo basado solo en los datos de entrenamiento. La selección del mejor o mejores modelos cumple con tres criterios en orden de prioridad: 1) importancia: que sean estadísticamente significativos, 2) capacidad predictiva: que cumplan con la tasa de omisión establecida y 3) complejidad: que tengan valores de Delta AICc menores a dos (Cobos *et al.*, 2019).

¹ Para una revisión en extenso del funcionamiento del algoritmo ver Elith *et al.*, 2011 y Dudík *et al.*, 2007.

² La curva ROC es la medida de la capacidad de un algoritmo para hacer una clasificación binaria correcta. Se obtiene al graficar los valores de los umbrales y la sensibilidad (tasa de acierto en las presencias), contra los valores del inverso de la especificidad (tasa de acierto en las ausencias).

³ El multiplicador de regularización (RM) es un parámetro de Maxent, que afecta la distribución de salida de los modelos. Los valores por debajo de 1.0 dan como resultado una distribución de salida más ajustada a los registros de presencia dados y modelos más complejos. Por otro lado, los valores por encima de 1.0 darán una predicción más dispersa, entre mayor sea el RM, mayor será la penalización.

⁴ Las clases de identidad (FC) de Maxent, son las formas en que las variables ambientales pueden ser afectadas, es decir, pueden ser multiplicadas, exponenciadas, etc., teniendo de esta manera derivados de las variables originales. Las clases de identidad son 5: lineal (L), cuadrático (Q), producto (P), umbral (T) y bisagra (H).

Antes de iniciar todo el proceso de construcción de modelos, los datos deben tener cierta estructuración. Los registros deben ser divididos en datos de calibración y datos de evaluación. La creación del modelo final y transferencias a otros escenarios se da a partir de todos los parámetros utilizados en el proceso de calibración, en donde es posible seleccionar con o sin extrapolación⁵. La evaluación del modelo final debe realizarse a partir de datos de ocurrencia independientes (Cobos *et al.*, 2019).

1.6 LOS MODELOS PREDICTIVOS: USOS Y APLICACIONES

En los últimos años el uso de los ENM ha tenido un incremento sustancial, debido a la disponibilidad de datos tanto biológicos como ambientales, la diversidad de algoritmos y herramientas de modelado, así como el bajo costo de operación (Peterson *et al.*, 2018; Elith *et al.*, 2011; Peterson, 2001). A pesar de sus limitaciones (Pearson y Dawson, 2003); su aplicación se ha diversificado dentro de la biología de la conservación, biogeografía, evolución, ecología y manejo de especies invasoras (Boria *et al.*, 2014; Anderson *et al.*, 2003). Los modelos permiten hacer estimaciones aun cuando los sitios no han sido explorados o cuando las especies han sido poco estudiadas (Costa *et al.*, 2008), razón por la cual han sido ampliamente utilizados. Además, pueden ayudar a identificar zonas a conservar y/o restaurar, reconocer sitios potenciales para exploraciones directas y, también, facilitan información para determinar el comportamiento de los organismos frente a perturbaciones antrópicas (Williams *et al.*, 2017).

Dependiendo del objetivo, se han empleado para predecir las distribuciones geográficas de las especies en sitios de interés (Young *et al.*, 2009; Lentz *et al.*, 2008; Solano *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 2002; Peterson, 2001). Del mismo modo, han sido utilizados en la modelización de la respuesta de las especies ante escenarios de cambio climático (Freeman *et al.*, 2019; Ralston *et al.*, 2016), la finalidad es evaluar la distribución actual para luego proyectarla en la misma región bajo condiciones de clima futuro (Peterson *et al.*, 2018). Este enfoque se ha aplicado, además, con fines de conservación, determinando posibles áreas para la reintroducción de especies (Jarvie y Svenning, 2018), en la delimitación de los rangos de expansión (Rivrud *et al.*, 2019) y para evaluar invasiones biológicas (Magory *et al.*, 2019; Petric *et al.*, 2017; Broennimann y Guisan, 2008; Anderson *et al.*, 2003).

⁵ La extrapolación en los modelos de nicho ecológico hace referencia a la predicción de las presencias en las zonas donde no hay datos de muestreo (Elith *et al.*, 2011).

En adición, los modelos han contribuido al conocimiento de los patrones temporales y espaciales de las especies, de manera particular las aves han despertado gran interés debido a su alta movilidad, capacidad de dispersión y sensibilidad a las variaciones ambientales (Williams *et al.*, 2017; Zuckerberg *et al.*, 2016; Heikkinen

et al., 2006). Algunos estudios han evaluado posibles cambios en la conformación del nicho climático de estas especies, comparando los requerimientos ambientales entre la temporada reproductiva y no reproductiva (Zurell *et al.*, 2018; Zuckerberg *et al.*, 2016, Laube *et al.*, 2015; Engler *et al.*, 2014; Broennimann *et al.*, 2012; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009).

1.7 EL NICHO CLIMÁTICO Y LAS AVES

Dentro de los múltiples factores que condicionan la distribución geográfica y supervivencia de las especies, las condiciones climáticas tienen un efecto directo sobre sus ciclos de vida, reproducción y desarrollo (Rich *et al.*, 2018; Molina *et al.*, 2017; Uribe, 2015; Engler *et al.*, 2014; Barnagaud *et al.*, 2012; Jiguet *et al.*, 2010). El acelerado aumento de las temperaturas está provocando el desplazamiento de algunos individuos fuera de sus rangos de distribución (Rivrud *et al.*, 2019), otros organismos, cuya respuesta a las nuevas condiciones climáticas es lenta, como los anfibios, reptiles o plantas (Molina *et al.*, 2017), presentan una disminución en sus poblaciones (Freeman *et al.*, 2019), lo que conlleva a menores rangos de ocupación, mientras que especies de mayor movilidad, expanden sus distribuciones hacia otros ambientes si las condiciones del clima les favorecen (Rivrud *et al.*, 2019; Bellard *et al.*, 2012).

Las variaciones climáticas son particularmente importantes para especies migratorias como las aves, ya que sincronizan sus fechas de migración con las estaciones del año (Uribe, 2015; Crick, 2004), siguiendo las fluctuaciones de los recursos en el tiempo y el espacio (Rivrud *et al.*, 2019). Los cambios abruptos en el clima impactan de manera directa sobre la disponibilidad de alimento y sus sitios de anidación (Jiguet *et al.*, 2010; Crick, 2004), por lo que este grupo de individuos representa un buen indicador de los efectos del cambio climático (Şekerciöglu *et al.*, 2012). Diversos estudios han documentado que las aves se están moviendo en busca de condiciones ambientales específicas entre las distintas temporadas (Zurell *et al.*, 2018; Zuckerberg *et al.*, 2016, Engler *et al.*, 2014; Broennimann *et al.*, 2012; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009), siguiendo su nicho climático, como respuesta al cambio ambiental global. Por ejemplo, los incrementos de temperatura conducen a la búsqueda de sitios óptimos altos en latitud y altitud, con nuevas fuentes de alimento y refugio, lo que genera menores áreas

disponibles de ocupación (Uribe, 2015; Bellard *et al.*, 2012; Jiguet *et al.*, 2010; Crick, 2004).

Las aves pueden moverse hacia sitios cuya tolerancia fisiológica les permita (Tingley *et al.*, 2009) o bien, adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, sin embargo, esto último conduce a modificaciones en su dieta, comportamiento o respuesta energética (Bellard *et al.*, 2012). Además, las variaciones climáticas pueden afectar la distribución de los recursos de los cuales se alimentan, como los árboles frutales o insectos, volviendo inadecuados los sitios de reproducción e invernada debido a la escasez de recursos. Por esa razón, la aclimatación de las aves a la distribución del nuevo nicho climático en la geografía se vuelve más complicado, observándose en algunos casos viajes migratorios más largos en busca de su nicho, y en consecuencia de los recursos para su subsistencia (Şekercioğlu *et al.*, 2012).

1.8 ECOLOGÍA DE AVES MIGRATORIAS

Sin duda la principal razón por la cual las aves migran se debe al aprovechamiento de los recursos que está en función de la estacionalidad (Ocampo, 2010; Moore *et al.*, 1991). En consecuencia, los requerimientos que las aves tienen entre las estaciones o etapas de desarrollo son distintos. La migración de aves involucra modificaciones en su comportamiento y fisiología, antes de emprender el vuelo, durante el vuelo y una vez que se establecen en sus zonas de invernada (Ocampo, 2010).

La conducta de vuelo es un claro ejemplo de las modificaciones que sufren las aves migratorias. Algunas especies que suelen ser solitarias, durante la migración vuelan en grupos aprovechando las corrientes de aire para minimizar el gasto energético. Las especies diurnas, por su parte, se ven favorecidas por los menores riesgos de depredación y deshidratación al volar de noche, aprovechando la luz del día para reabastecerse de alimento y energía (Ocampo, 2010). También, en sus zonas de invernada, algunas especies se unen a grupos de especies mixtas para ir en búsqueda de alimento, aunque se han identificado comportamientos ligeramente agresivos. En particular, la territorialidad interespecífica ha sido registrada en especies estrechamente relacionadas o por la defensa de un recurso valioso (Greenberg *et al.*, 1994). La competencia por recursos durante la temporada no reproductiva depende en gran medida de la disponibilidad de energía con la que llegan las especies a la zona de invernada (Moore *et al.*, 1991).

Por otro lado, la dieta de las aves migratorias puede estar en función de algunos factores como la morfología y comportamiento de las especies, el uso del hábitat o la estacionalidad (Carlisle *et al.*, 2012; Levey y Stiles, 1994). Algunas especies pueden ser más flexibles que otras para explorar sitios en donde existe mayor disponibilidad de insectos o frutas, por ejemplo. Muchas de ellas se ajustan al tipo de dieta que les permita ganar masa y que no implique mucho gasto energético (Carlisle *et al.*, 2012). La disponibilidad de alimento difiere espacial y temporalmente entre hábitats, por lo que Levey y Stiles (1994), sugieren que, durante el otoño los insectos no son tan abundantes como para ser notables en la dieta de los migrantes. Sin embargo, esto puede diferir durante la temporada de primavera y verano, donde la abundancia de insectos puede elevarse. Por el contrario, los frutos son considerados un elemento clave en la dieta de muchas especies insectívoras durante la temporada no reproductiva. Además, los recursos vinculados con el follaje, como los insectos, son más constantes en el espacio y tiempo. Mientras que, los recursos como el néctar y frutos dependen en mayor medida de la variabilidad estacional. Por estas razones, muchas de las aves migratorias que en sus zonas de anidación suelen ser insectívoras, durante el invierno se vuelven frugívoras (Levey y Stiles, 1994).

1.9 SEGUIMIENTO, CAMBIO Y SUPERPOSICIÓN DE NICHOS

El estudio de los patrones espacio-temporales en aves ha centrado su atención a nivel de comunidad en sitios particulares (Deppe y Rotenberry, 2005). Por lo que, la construcción de modelos de nicho ha contribuido al conocimiento de estos patrones a escalas espaciales más gruesas, ejemplo de ello son los trabajos realizados por Zurell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015; Broennimann *et al.*, 2012; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009 y Nakazawa *et al.*, 2004. El fundamento de estos estudios se basa en el análisis del cambio y seguimiento de nicho entre la temporada reproductiva y no reproductiva de las especies, empleando en ocasiones técnicas para evaluar las superposiciones, con la finalidad de comparar cómo cambian o difieren en el tiempo (Zurell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015; Broennimann *et al.*, 2012). Los resultados de estas investigaciones son contrarios, algunos muestran evidencia a favor del rastreo de las condiciones ambientales a través del tiempo (Zurell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Papeş *et al.*, 2012; Tingley *et al.*, 2009; Nakazawa *et al.*, 2004), mientras que otros han demostrado que, bajo el mismo análisis, algunas especies pueden cambiar sus requerimientos ambientales entre las diferentes temporadas (Pérez-

Moreno *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015; Nakazawa *et al.*, 2004). Además, el análisis del nicho entre la temporada reproductiva y no reproductiva agrupa las temporadas migratorias y la época invernal, omitiendo de alguna forma cambios estacionales entre estos periodos (Laube *et al.*, 2015).

Muchos de los métodos empleados en el estudio de las superposiciones de nichos se realizan en el espacio geográfico, cuyos resultados muchas veces son dependientes de la densidad de ocurrencias y del área geográfica en la que se evalúan (Broennimann, *et al.*, 2012; Warren *et al.*, 2008). En consecuencia, se ha diseñado un marco estadístico que puede ser aplicado a diferentes grupos de ocurrencias taxonómicas, geográficas o temporales (Broennimann, *et al.*, 2012). El marco corrige la dependencia de las ocurrencias de las especies al aplicar funciones de densidades suavizadas en su proceso, evitando así la subestimación en la superposición de los nichos. Al mismo tiempo, es posible moverse del espacio geográfico al espacio ambiental en donde se realizan los análisis, no importando el esfuerzo de muestreo y la resolución del espacio ambiental (Broennimann, *et al.*, 2012).

El proceso inicia con la construcción del espacio ambiental definido a partir de los valores mínimos y máximos de las variables ambientales que corresponden al área de interés, aplicando un análisis de componentes principales. El espacio ambiental es dividido en una cuadrícula de 100 * 100 celdas, donde cada celda contiene un único conjunto de condiciones ambientales (v_{ij}), 'i' y 'j' pertenecen a la celda con el valor del eje x y del eje y, respectivamente. Debido al esfuerzo de muestreo de las especies, donde algunos lugares reciben más visitas que otros, es posible tener múltiples registros en una misma celda del espacio ambiental. Esto introducirá sesgo en la correspondencia de las variables ambientales y la densidad de ocurrencia de las especies, pues algunas combinaciones de variables tendrán pocas o ningunas observaciones, mientras que otras tendrán muchas. Para eliminar este sesgo, se aplica una función de densidad de kernel a las ocurrencias de las especies para suavizar los datos, mediante la ecuación

$$o_{ij} = \frac{\delta(n_{ij})}{\max(n_{ij})},$$

donde $\delta(n_{ij})$ se refiere a la densidad de ocurrencias de la especie en las zonas con entorno v_{ij} , y $\max(n_{ij})$ indica el número máximo de ocurrencias en cualquier celda. El o_{ij} es un índice de abundancia relativa con valores de 0 a 1, donde 0 corresponde a las condiciones ambientales en las cuales no se ha observado la especie y 1 indica aquellas condiciones en las cuales la especie estuvo con mayor frecuencia.

De igual forma se calcula la densidad suavizada de los entornos disponibles e_{ij} con la

$$e_{ij} = \frac{\bar{\delta}(N_{ij})}{\max(N_{ij})},$$

ecuación , donde $\bar{\delta}(N_{ij})$ corresponde al número de sitios con entorno v_{ij} , y $\max(N_{ij})$ al número de celdas con el entorno que más se repite en el área de estudio.

Finalmente se evalúa la ocupación de la celda v_{ij} por la especie (z_{ij}), a partir de

$$z_{ij} = \frac{o_{ij}/e_{ij}}{\max(o/e)} \quad \text{if } e_{ij} \neq 0$$

, donde $z_{ij} = 0$ si $e_{ij} = 0$. Los valores de z_{ij} van de 0 a 1, e indica una comparación entre las densidades de ocurrencia de las especies que se están comparando.

A partir de la métrica D de Schoener (1970), definida por la ecuación

$$D = 1 - \frac{1}{2} \left(\sum_{ij} |z_{1ij} - z_{2ij}| \right),$$

, donde z_{1ij} corresponde a la ocupación de la especie 1 en la intersección de las variables ij y z_{2ij} es la ocupación de la especie 2 en la intersección de las variables ij , es posible evaluar la superposición de nichos en el espacio ambiental. Los valores de la métrica se miden de 0 a 1, donde 0 indica una superposición nula y 1 indica una superposición completa.

Finalmente, si la investigación lo requiere se aplican pruebas estadísticas de equivalencia y similitud de nicho. La *prueba de equivalencia* mide qué tan diferentes son los modelos de nicho de dos especies, de manera que, si se combinaran sus datos para la construcción de nuevos modelos, estos dos serían idénticos. Para cada par de especies con n número de ocurrencias se crean conjuntos de datos pseudoreplicados y se dividen aleatoriamente en dos, manteniendo el número de ocurrencias original. Con estos datos se crean dos modelos de nicho y se comparan mediante la métrica de similitud D. Este proceso se repite 100 veces para rechazar con alta confianza la hipótesis nula de que “*los modelos de nicho de dos especies son idénticos*”, y se construye un histograma de valores simulados. Los valores observados de D se comparan con los percentiles de la distribución nula en una prueba de una cola (Warren *et al.*, 2008). Cuando el valor real de D cae dentro de la densidad del 95% de los valores simulados, la hipótesis nula de equivalencia de nicho no puede ser rechazada (Broennimann *et al.*, 2012).

La *prueba de similitud* evalúa si el modelo de nicho de una especie predice el modelo de nicho de otra especie mejor de lo esperado al azar (Warren *et al.*, 2008). Para la especie 1 se genera un modelo de nicho real y un modelo simulado a partir de los valores ambientales ocupados por la especie 2 elegidos aleatoriamente. De igual forma, para la especie 2 se genera un modelo de nicho real y un modelo simulado mediante los valores

ambientales ocupados por la especie 2 elegidos al azar. El modelo real se compara con el modelo generado al azar mediante la métrica de similitud D, repitiendo este proceso 100 veces para rechazar con alta confianza la hipótesis nula de que “*los modelos de nicho de dos especies son más o menos similares de lo esperado por casualidad*” (Di Cola *et al.*, 2017), y se construye un histograma de valores simulados. Si el valor de superposición observado (D) se encuentra fuera del intervalo de confianza del 95% de los valores simulados, la especie utiliza entornos en los dos rangos que resultan ser más similares o diferentes entre sí de lo esperado por casualidad (Broennimann *et al.*, 2012).

Algunos autores (Zurell *et al.*, 2018; Gómez *et al.*, 2016; Laube *et al.*, 2015) han empleado el marco estadístico de Broennimann *et al.*, (2012) para evaluar el seguimiento de nicho en aves entre la temporada reproductiva y no reproductiva. Laube *et al.*, (2015) utilizaron este enfoque en la construcción del espacio ambiental y la evaluación de la superposición de nichos de las currucas *Sylvia* mediante la métrica D, con la finalidad de determinar si las especies rastrean las condiciones de nicho a través de las temporadas o debido al costo de movimiento, se mueven a la ubicación geográfica más cercana. Sus resultados indican que las currucas *Sylvia* prefieren cambiar las condiciones de su nicho climático entre temporadas. Por otro lado, Zurell *et al.*, (2018), aplicaron el método en la construcción del espacio ambiental y la evaluación del rastreo de nicho en currucas del Nuevo Mundo a partir de la métrica de superposición D y la prueba de similitud. Los análisis incluyeron variables climáticas, coberturas terrestres y productividad vegetal. Sus resultados sugieren que las aves rastrean en mayor medida la asociación de clima + cobertura terrestre en comparación con clima + productividad vegetal.

1.10 ECOLOGÍA DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

Para este caso de estudio elegí especies que muestran patrones temporales. Consideramos dos especies del género *Vireo*: *Vireo griseus*, pasa el otoño, invierno y primavera en la Península de Yucatán al ser una especie residente invernal, *Vireo olivaceus*, una especie transeúnte, que solo está presente durante el otoño y primavera dentro de la PY, ya que durante el invierno continúa su migración hacia otras regiones. Por otro lado, seleccionamos dos especies del género *Setophaga*: *Setophaga americana* y *Setophaga dominica*, ambas especies residentes invernales, lo cual indica que pasan el otoño, invierno y primavera en la región. Los patrones de coocurrencia entre estas especies, nos permite separar los efectos de la *estacionalidad climática*, de los efectos de la *temporalidad biótica* en el seguimiento de su nicho climático.

1.10.1 *Setophaga americana*

Es una especie residente invernal, migrante de larga distancia, conocida comúnmente como chipe pecho manchado (Fig. 1.4a), anida en Canadá y Estados Unidos y durante el invierno ocupa sitios de México, América Central y las Antillas (NASa, 2018). En su paso por la Península de Yucatán habita una variedad de selvas, desde nivel medio hasta alto, alimentándose de insectos, semillas, frutos pequeños y néctar (MacKinnon, 2017). Se le puede encontrar forrajeando en la copa de los árboles, pero también en el suelo en busca de insectos (NASa, 2018). En la Península se encuentra de agosto a principios de mayo (MacKinnon, 2017).

1.10.2 *Setophaga dominica*

Es una especie residente invernal y migrante nocturno de larga distancia, conocido comúnmente como chipe garganta amarilla (Fig. 1.4b), anida en el sureste de Estados Unidos y durante el invierno ocupa sitios de América Central, el Caribe y la costa este y sur de México, hasta la Península de Yucatán (NASb, 2018). En su paso por la Península se le puede ver en los condominios de playa en busca de insectos, usualmente forrajea en palmas de coco (MacKinnon, 2017). En la Península se encuentra de fines de agosto a principios de mayo (MacKinnon, 2017).

1.10.3 *Vireo griseus*

Es una especie residente invernal, migrante de larga distancia, conocida comúnmente como vireo de ojos blancos (Fig. 1.4c), anida en el centro norte y sureste de Estados Unidos y migra hacia México, hasta Honduras y Cuba. Es una especie migratoria altamente frugívora, aunque también llega a consumir artrópodos (Greenberg et al., 1995). En su paso por la Península de Yucatán se alimenta de insectos, principalmente orugas (MacKinnon, 2017), pero durante época de invierno consume en gran medida *Bursera simaruba* (Greenberg et al., 1993). Además, evita la competencia con vireos estrechamente relacionados con estrategias como el cambio de hábitat (Hopp et al., 2019). En la época migratoria habita matorrales, arbustos, vegetación en regeneración, orillas de selvas, manglares, petenes, duna costera y bosques tropicales (MacKinnon, 2017; Llamosa, 2011; Greenberg et al., 1995). En la Península se encuentra entre septiembre y mayo (MacKinnon, 2017).

1.10.4 *Vireo olivaceus*

Es una especie transeúnte y migrante de larga distancia, conocido comúnmente como vireo de ojos rojos (Fig. 1.4d), anida en Canadá y Estados Unidos, y migra hacia América del Sur a través de México y el Caribe (Woodworth et al., 2014; Callo et al., 2013). Durante su paso por la Península de Yucatán utiliza todo tipo de ambientes, excepto selvas muy húmedas y cerradas, alimentándose de insectos, pero principalmente de bayas y frutos pequeños (NASc, 2019; MacKinnon, 2017; Woodworth et al., 2014). En época no reproductiva, parece tener una alta tolerancia social; es una especie silenciosa y usualmente ocurre en grupos de especies (Callo et al., 2013). Habita en la Península de agosto a noviembre y de finales de marzo a mayo (MacKinnon, 2017).



Figura 1. 4 Especies de estudio a) *Setophaga americana*, b) *Setophaga dominica*, c) *Vireo griseus* y d) *Vireo olivaceus*. Imágenes tomadas de GBIF (Global Biodiversity Information Facility).

JUSTIFICACIÓN

A escala regional, los patrones de distribución en las áreas de invernada de aves migratorias, así como el estudio de su nicho climático han recibido poca atención (Pérez-Moreno *et al.*, 2016), sobre todo los patrones de evolución de nicho, los cuales son importantes para determinar las implicaciones del seguimiento o cambio de nicho en la evolución del fenómeno migratorio (Gómez *et al.*, 2016). Contribuir al conocimiento del nicho climático de aves migratorias durante la temporada no reproductiva, nos permitiría hacer inferencias sobre sus rangos de ocupación en gran parte de su ciclo anual, pero principalmente esclarecer la idea del seguimiento o cambio de nicho, ya que todavía no estamos seguros si las aves rastrean o cambian sus nichos ocupados entre las estaciones, o pueden tener un comportamiento “mixto” (Pérez-Moreno *et al.*, 2016; Nakazawa *et al.*, 2004). Por un lado, hay estudios que demuestran que algunas especies se mueven buscando condiciones ambientales específicas, mientras que otras pueden tolerar los cambios y adaptarse a las condiciones estacionales.

Por otro lado, los parámetros ambientales no son los únicos promotores de variación en la distribución de las especies. A escalas espaciales finas, la competencia entre individuos se ha reportado como un factor que interviene en el establecimiento y rangos de ocupación (Greenberg *et al.*, 1993). Aunque los ENM se construyen a escalas espaciales gruesas, donde las interacciones bióticas no alteran el arreglo espacial de las especies (Soberón y Nakamura, 2009), otros factores como la coocurrencia entre éstas podrían generar variación en sus distribuciones. Para mi caso de estudio consideré dos especies del género *Vireo* y dos especies del género *Setophaga*. La elección de estas especies parte de una posible competencia entre ellas, ya que, en ambos casos, se ha documentado una estrecha relación en su forma de alimentación y elección de hábitats para establecerse dentro de la PY (NASc, 2019; NASa, 2018; MacKinnon, 2017). Además, estas especies muestran patrones temporales, es decir; en el caso de los *Vireos*, coocurren durante el otoño y primavera dentro de la PY. Mientras que las dos especies de *Setophagas*, coocurren durante el otoño, invierno y primavera. Este hecho nos permite separar los efectos del clima (*estacionalidad climática*) de los efectos de la coocurrencia (*temporalidad biótica*) en la dinámica del nicho de las especies analizadas.

Pese a las limitaciones de los modelos predictivos, esta ha sido una de las herramientas más utilizadas para estimar la influencia de los factores ambientales en la distribución de las especies (Soberón y Peterson, 2005). Por lo cual, la inclusión de variables ambientales en estos modelos, se considera un procedimiento oportuno para predecir

variaciones en los nichos ecológicos de especies migratorias, dado que muchos de sus procesos están influenciados fuertemente por parámetros climáticos (Heikkinen *et al.*, 2006). En conclusión, esta investigación centra su atención en discutir la influencia de la *estacionalidad climática* y la *temporalidad biótica* en el seguimiento de los nichos climáticos de aves comunes migratorias en su paso por la región biogeográfica Península de Yucatán.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Cuál es la influencia de la estacionalidad climática y la temporalidad biótica en el seguimiento del nicho climático de aves migratorias?

HIPÓTESIS

a) *Estacionalidad climática*. La estacionalidad climática durante la temporada no reproductiva de aves migratorias influye en el seguimiento de las condiciones de su nicho climático.

Predicción: Las especies analizadas seguirán su nicho climático en función de las condiciones climáticas entre las distintas temporadas, mostrando variaciones en su distribución potencial.

b) *Temporalidad biótica*. La temporalidad biótica durante la temporada no reproductiva de aves migratorias influye en el seguimiento de sus nichos climáticos, evitando que algunas especies ocupen todos los ambientes disponibles (Fig. 1.5).

Predicciones:

- Altos sobrelapes entre temporadas en los nichos de las especies, indicando un mayor seguimiento de su nicho estacional.
- La presencia de *Vireo olivaceus* durante la temporada de otoño, la cual abarca los meses de septiembre, octubre y noviembre, provocará una superposición con el nicho de *Vireo griseus* impidiendo que este último ocupe todo su rango de distribución.
- La ausencia de *Vireo olivaceus* durante la temporada de invierno, provocará que *Vireo griseus* expanda su nicho en la geografía para ocupar todo su rango de distribución.
- La presencia de *Vireo olivaceus* durante la temporada de primavera, provocará una contracción en la geografía del nicho de *Vireo griseus* impidiendo que este ocupe todo su rango de distribución.
- La coocurrencia entre *Setophaga americana* y *Setophaga dominica* durante la temporada no reproductiva, condicionará la ocupación de los ambientes disponibles representados en la geografía, evitando que ambas especies ocupen todo su rango de distribución.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la influencia de la estacionalidad climática y la temporalidad biótica en el seguimiento de los nichos climáticos de aves migratorias en su paso por la región biogeográfica Península de Yucatán.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar el nicho climático y distribución potencial de *Vireo griseus*, *Vireo olivaceus*, *Setophaga dominica* y *Setophaga americana* durante la temporada de otoño, invierno y primavera mediante el modelado de nicho ecológico.
2. Evaluar la superposición en los nichos de cada especie entre temporadas: otoño-invierno, invierno-primavera y primavera-otoño, a partir del marco estadístico de Broennimann.
3. Evaluar la superposición de nichos entre especies por cada temporada: *Setophagas*-otoño, *Setophagas*-invierno, *Setophagas*-primavera, *Vireos*-otoño y *Vireos*-primavera, a partir del marco estadístico de Broennimann.
4. Evaluar la superposición entre el nicho invernal de *V. griseus* y el nicho otoñal de *V. olivaceus*.
5. Evaluar la superposición entre el nicho invernal de *V. griseus* y el nicho primaveral de *V. olivaceus*.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDIO

La Península de Yucatán definida desde el punto de vista biogeográfico está constituida por los estados de Campeche, Yucatán, Quintana Roo, algunos municipios de Tabasco (Balancán, Centla, Emiliano Zapata, Jonuta y Tenosique), de Chiapas (Acapetahua, Catazajá, La Libertad y Ocosingo), tres departamentos del norte de Belice (Belice, Corozal y Orange Walk) y el departamento del Petén de Guatemala (Fig. 2.1), llamada así Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY) (Pérez-Sarabia *et al.*, 2017; Cortés *et al.*, 2012; Duno *et al.*, 2012). Debido a su posición geográfica, la región es considerada un lugar de suma importancia para las aves migratorias provenientes de América del Norte al situarse luego de la gran barrera geográfica el Golfo de México (Cortés *et al.*, 2012; Chablé y Pasos, 2010; Deppe y Rotenberry, 2008).

En cuanto a condiciones ambientales refiere, la Península presenta un gradiente de precipitación durante los meses de mayo a noviembre, el cual aumenta gradualmente de norte a sur, y en la parte norte de la región, aumenta de oeste a este (Lynch, 1989). Dicho gradiente da lugar a climas más secos en la parte norte que en el resto, con rangos anuales de 1221 a 1261mm en el sureste y de 572 a 767mm en el noroeste, presentando una temperatura media anual que va de los 25 a los 28°C (Pérez-Sarabia *et al.*, 2017; Duno *et al.*, 2012). En general, los climas se distribuyen gracias a factores climáticos propios de la región como las corrientes marinas, los vientos alisios, ondas y tormentas tropicales, frentes fríos y nortes (Orellana *et al.*, 2010). Las elevaciones en esta zona son menores a los 350 msnm, a excepción de las montañas Mayas de Belice (Pérez-Sarabia *et al.*, 2017; Lynch, 1989). Buena parte del territorio carece de ríos y arroyos, sobre todo al norte de la región (Lynch, 1989).

Además de la variación espacial del clima, la Península está compuesta por vegetación costera, manglar, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja inundable, sabanas, comunidades de hidrófilas y vegetación secundaria (Pérez-Sarabia *et al.*, 2017). En la costa noroccidental de Yucatán, en Progreso, la vegetación que prevalece corresponde al matorral espinoso, con una precipitación anual de 450mm. Hacia el interior de la región, donde se encuentra la ciudad de Mérida, la vegetación predominante es la selva baja caducifolia y la precipitación aumenta aproximadamente a los 900mm anuales. Hacia la costa del

Caribe, al lado este, la precipitación puede elevarse hasta los 1.200mm, en esta zona podemos encontrar selva mediana subcaducifolia, mientras que en el norte y centro de Quintana Roo encontramos la selva mediana subperennifolia. Más adelante, hacia el sur de Quintana Roo y Campeche podemos hallar ríos y corrientes de agua y precipitaciones por encima de los 1.500mm, que dan lugar a la selva alta subperennifolia. En el sur de Belice, donde se localizan las montañas Mayas, la precipitación aumenta hasta los 4.000mm anuales, con una vegetación de bosque tropical húmedo (Lynch, 1989).

Particularmente, en la costa de Yucatán, la vegetación que prevalece es el manglar, la sabana y el matorral de dunas (Lynch, 1989). Este último, al situarse a lo largo de las costas del Caribe y el Golfo de México, representa un sitio de parada importante para las aves terrestres migratorias (Lynch, 1989).



Figura 2. 1 Representación de los límites geográficos que constituyen la Provincia Biótica Península de Yucatán delimitados por la línea A (Duno *et al.*, 2012).

2.2 SEGUIMIENTO DE NICHO EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO

2.2.1 Área de calibración

La construcción del área de calibración se determinó con base en los límites biogeográficos de la Provincia Biótica Península de Yucatán reportados por Pérez-Sarabia *et al.*, 2017 y Duno *et al.*, 2012, (Fig. 2.1). De esta manera se descargaron las capas vectoriales de la división política de México (Geoportal CONABIO, <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>), Belice (Geoportal BERDS; Meerman y Clabaugh, 2017) y Guatemala (SINIT, <http://ide.segeplan.gob.gt/descargas.php>). Se seleccionaron los estados de Campeche, Yucatán, Quintana Roo, los municipios de Balancán, Centla, Emiliano Zapata, Jonuta y Tenosique para Tabasco, de Chiapas los municipios de Acapetahua, Catazajá, La Libertad y Ocosingo, de Belice los tres departamentos del norte, Belice, Corozal y Orange Walk y el departamento del Petén de Guatemala, los procesos se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) y ArcMap versión 10.3.

2.2.2 Descarga y limpieza de registros de ocurrencia

Se utilizaron registros de la base de datos de ciencia ciudadana eBird, los cuales se han empleado a menudo para modelar nichos y áreas potenciales (Coxen *et al.*, 2017). Se descargaron ocurrencias para México, Belice y Guatemala, para las cuatro especies migratorias *Vireo griseus*, *Vireo olivaceus*, *Setophaga dominica* y *Setophaga americana*. Estos registros se seleccionaron a partir de 1979, año que coincide con la elaboración de las variables ambientales, y hasta el 2018, eliminando los que no corresponden al área de calibración. Posterior, los datos se dividieron por temporadas: *otoño* que contempla los meses de septiembre, octubre y noviembre, *invierno* que incluye diciembre, enero y febrero y *primavera* considerando marzo, abril y mayo. Los rangos de temporadas se definieron con base en los meses que *V. olivaceus* permanece fuera de la Península. Se eliminaron los registros duplicados en las mismas coordenadas geográficas y registros dentro de un radio de 1, 2.5, 5 y 7 km de distancia con el paquete R spThin (Aiello-Lammens *et al.*, 2015), para evitar sobreajuste en los modelos. Los registros de presencia fueron divididos aleatoriamente en dos conjuntos, 70% para calibración (datos de train) y 30% para evaluación (datos de test). Todos los análisis se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.2.3 Variables ambientales

Se utilizaron 15 variables climáticas (Anexo 1) del repositorio de CHELSA (<http://chelsa-climate.org/>), climatologías en alta resolución (30 arcsec, ~1 km) para las áreas de superficie terrestre, que comprende los patrones de precipitación y temperatura anual para el periodo de 1979-2013 (Karger *et al.*, 2017), evitando cuatro que generan artefactos (temperatura meda del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más seco, precipitación del trimestre más cálido y precipitación del trimestre más frío) (Escobar *et al.*, 2014). Las variables climáticas se acoplaron al tamaño del área de calibración, posterior se determinaron las correlaciones entre ellas mediante la matriz de correlación de Pearson, considerando correlación cuando $r \geq 0.8$. Finalmente se organizaron en 3 conjuntos de variables como se sugiere en la aplicación del paquete `kuenm`: `set_1` contiene las 15 variables climáticas de temperatura y precipitación, `set_2` contiene las variables climáticas sin correlación (bio 1, 12, 15, 2, 3, 4 y 6) y el `set_3` contiene los 6 componentes principales de las variables climáticas. Todos los análisis se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.2.4 Construcción de modelos estacionales

Para cada especie y temporada, creamos 252 modelos candidatos mediante la función `kuenm_cal` del paquete `kuenm` en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018), con la combinación de 3 conjuntos de predictores ambientales, 9 configuraciones de multiplicador de regularización (0.5, 1, 1.5, 2, 3, 4, 6, 8 y 10), y 7 combinaciones de clases de identidad (L, LP, LQ, LQP, P, Q y QP). Posterior se aplicó la función `kuenm_ceval` para evaluar y seleccionar el mejor modelo mediante el criterio `OR_AICc`, que evalúa la *significancia estadística* mediante la ROC parcial⁶, *capacidad predictiva* aplicando tasas de omisión permitida del 5% y *complejidad*, considerando aquellos modelos que tienen $\Delta AICc \leq 2$. A partir de esta información, se crearon los modelos finales mediante la función `kuenm_mod`, utilizando el conjunto completo de ocurrencias y las mejores parametrizaciones (Cobos *et al.*, 2019).

⁶ La ROC parcial fue diseñada para contrarrestar las deficiencias del AUC que deriva de la curva ROC, a diferencia de ésta, la ROC parcial se obtiene al graficar en el eje x el área total predicha por el algoritmo, mientras que en el eje y se establece un punto de corte denominado “parámetro E”, el cual indica el error que se tolera en las omisiones.

2.2.5 Mapas de idoneidad de hábitat

Generamos mapas de idoneidad de hábitat utilizando el modelo de salida continuo para identificar zonas con ambientes adecuados para la ocurrencia de las especies. Los mapas continuos muestran un gradiente de idoneidad ambiental que va de 0 a 1, donde valores cercanos a 1 indican mayor idoneidad para la especie. A partir de los resultados continuos, aplicamos un umbral de corte del 5% para generar rásters con valores binarios que discriminan zonas adecuadas y no adecuadas ambientalmente para la especie. Para apreciar los cambios en la distribución de las aves entre temporadas, se realizó un algebra de mapas, restando las idoneidades [otoño – invierno], [invierno – primavera], [invierno – otoño] y [primavera – invierno]. Para *V. olivaceus* se aplicó [otoño – primavera] y [primavera – otoño]. Todos los análisis se realizaron en ArcMap 10.3 y en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018).

2.3 SEGUIMIENTO DE NICHO EN EL ESPACIO AMBIENTAL

2.3.1 Construcción del espacio ambiental

El seguimiento de nicho estacional se basó en las recomendaciones de Broennimann *et al.*, (2012). Para cada especie, calculamos la densidad de los puntos de ocurrencias y las variables climáticas descritas anteriormente para la PY, a partir de un análisis de componentes principales (PCA) que resume la variación ambiental principal. Seleccionamos la variable con mayor contribución en el PC1 y en el PC2, respectivamente, utilizándolos como ejes para la construcción del espacio ambiental. Los análisis se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) con la función `ecospat.grid.clim.dyn` en el paquete `ecospat` (Di Cola *et al.*, 2017).

2.3.2 Medición de la superposición de nichos

Posteriormente, calculamos el solapamiento de nichos para cada especie entre el otoño – invierno, invierno – primavera y otoño – primavera; el solapamiento de nichos entre *S. americana* – *S. dominica* para el otoño, invierno y primavera, el solapamiento entre *V. griseus* – *V. olivaceus* para el otoño y primavera; y el solapamiento entre el nicho invernal de *V. griseus* y el nicho otoñal y primaveral de *V. olivaceus*. La estimación se realizó a lo largo de los dos ejes de nicho seleccionados, utilizando la métrica D de Schoener (Schoener, 1968). El valor de D varía de 0 (sin superposición) a 1 (superposición completa). Los análisis se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) con la función `ecospat.niche.overlap` en el paquete `ecospat` (Di Cola *et al.*, 2017).

2.3.3 Prueba de similitud de nicho

Finalmente, utilizamos la prueba de similitud para cuantificar el seguimiento de nicho de cada especie entre el otoño – invierno, invierno – primavera y otoño – primavera. Los resultados de cada prueba (valores simulados de D) se compararon con los valores de la superposición de nicho (valores observados o reales de D). Dicha prueba nos da una estimación de la probabilidad de obtener el valor real de D si la hipótesis nula fuera cierta. Aquí probamos si la superposición de nicho es más similar que lo aleatorio, por lo que utilizamos la alternativa “greater” (Di Cola *et al.*, 2017). Todos los análisis se realizaron en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) con la función `ecospat.niche.similarity.test` en el paquete `ecospat` (Di Cola *et al.*, 2017).

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1 SEGUIMIENTO DE NICHO EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO

3.1.1 Selección de modelos

Elegimos los modelos construidos a partir del set de los 6 componentes principales de las variables y el set de datos en donde solo se eliminaron los registros duplicados (Cuadro 3.1). Todos los modelos seleccionados cumplieron con el criterio de evaluación OR_AICc (Anexo 2).

Cuadro 3. 1 Estadísticas de rendimiento para los modelos seleccionados en función del criterio de evaluación OR_AICc, para cada especie y temporada.

Especie	Temporada	Modelo	AUC ratio	Tasa omisión 5%	AICc	Delta AICc	W AICc	Num parámetros
<i>Setophaga americana</i>	Invierno	M_3_F_lqp_Set_3	1.217	0.044	31837.57	0	1	12
	Otoño	M_1.5_F_lqp_Set_3	1.257	0.046	16581.55	0	1	19
	Primavera	M_3_F_lqp_Set_3	1.181	0.048	11270.20	0	1	16
<i>Setophaga dominica</i>	Invierno	M_0.5_F_lqp_Set_3	1.312	0.049	42550.52	0	1	23
	Otoño	M_0.5_F_lqp_Set_3	1.286	0.048	28443.26	0	1	21
	Primavera	M_0.5_F_lqp_Set_3	1.260	0.034	18264.09	0	1	22
<i>Vireo griseus</i>	Invierno	M_6_F_lq_Set_3	1.170	0.049	60900.39	0	1	6
	Otoño	M_0.5_F_lqp_Set_3	1.196	0.046	30521.99	0	1	24
	Primavera	M_3_F_lqp_Set_3	1.192	0.048	29699.22	0	1	18
<i>Vireo olivaceus</i>	Otoño	M_1_F_lp_Set_3	1.240	0.039	15450.79	0	1	17
	Primavera	M_1_F_lp_Set_3	1.243	0.046	13252.17	0	1	18

*** El nombre del modelo se compone por M = multiplicador de regularización, F = clases de identidad y Set = conjunto de variables.

3.1.2 Posición de las especies en el espacio geográfico

3.1.2.1 *Setophaga americana*

Encontramos idoneidad de ambientes muy similar entre las tres temporadas (Fig. 3.1), dichas condiciones las podemos observar en diversidad de climas y tipos de vegetación. Los modelos resultantes para *S. americana* presentan idoneidades que van desde 0.2 hasta 0.9, sin embargo, la mayor ocupación de ambientes se da en zonas con idoneidades mayores a 0.4, sobre todo durante el invierno cuando la especie se ha establecido por completo en la región.

El norte de la PY con idoneidades por encima de 0.6, presenta un clima seco y vegetación que va desde selva baja y mediana subperennifolia, manglar, tular, matorral de dunas, así como pastizal y vegetación secundaria. El este y sureste de la PY son característicos de un clima cálido subhúmedo asociados a selva mediana subperennifolia, vegetación secundaria arbórea, manglar y duna costera. En las regiones de Chiapas y Tabasco predomina un clima cálido húmedo, con pastizal cultivado, agricultura de temporal, manglar y tular (INEGI, 2016; García, 1998; Lynch, 1989). En las zonas con idoneidades por debajo de 0.2 en Campeche, prevalece un clima cálido húmedo con vegetación secundaria de selva mediana caducifolia y selva baja espinosa subperennifolia, mientras que en el Petén de Guatemala predomina el clima tropical húmedo con humedales, pastos y mangle (INEGI, 2016; CATHALAC, 2011; García, 1998).

De acuerdo con el umbral de corte aplicado, en las tres temporadas las zonas no adecuadas para la especie pertenecen a sitios del estado de Campeche, parte del Petén de Guatemala y las elevaciones de Chiapas. Algunas porciones de Tabasco durante la temporada de otoño e invierno pertenecen también a zonas no favorables (Fig. 3.2). Los mayores cambios en la distribución de la especie se dan entre el invierno y primavera (Fig. 3.3), particularmente hacia el territorio de Quintana Roo, gran parte de Belice y el interior de Tabasco hasta donde comienzan las elevaciones de Chiapas y Guatemala. Los menores cambios ocurren durante el otoño e invierno, destacando parte de Belice y la zona centro norte de la PY como la región con mayores cambios entre estas dos temporadas.

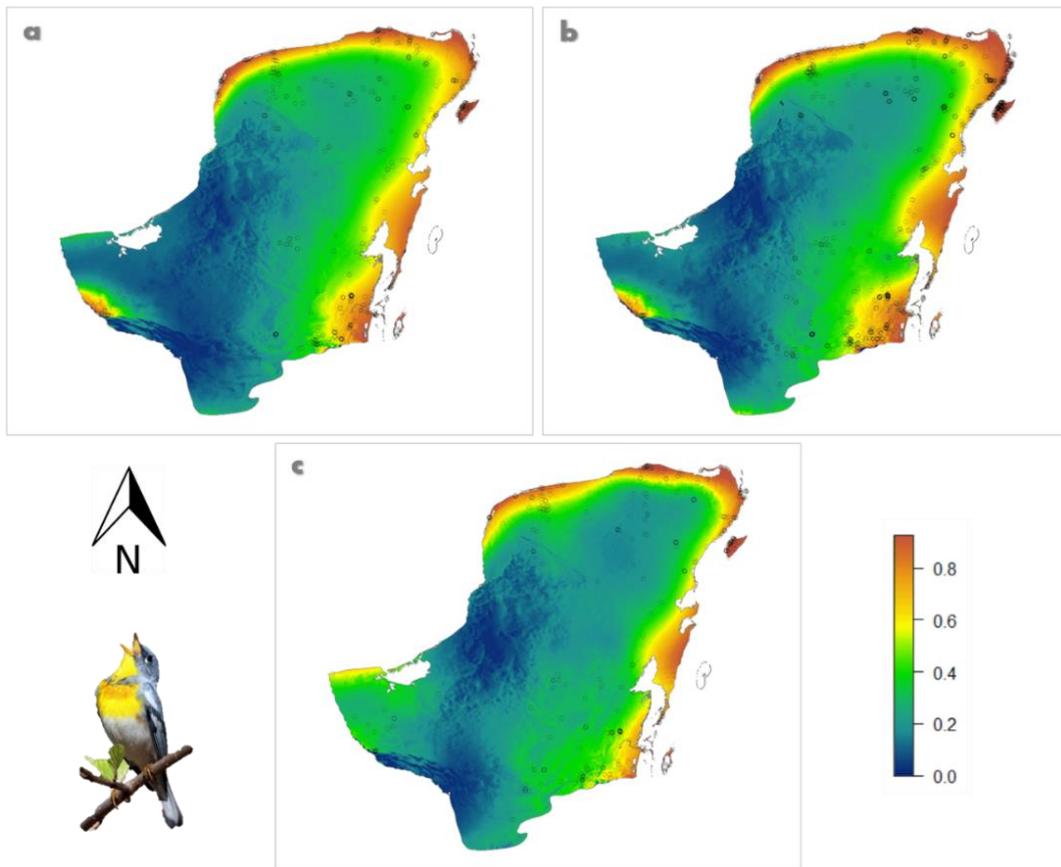


Figura 3. 1 Modelos de idoneidad de hábitat de *S. americana*. Los colores más cálidos muestran áreas mayor idoneidad ambiental: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera. Los círculos negros representan los puntos de ocurrencia de la especie.

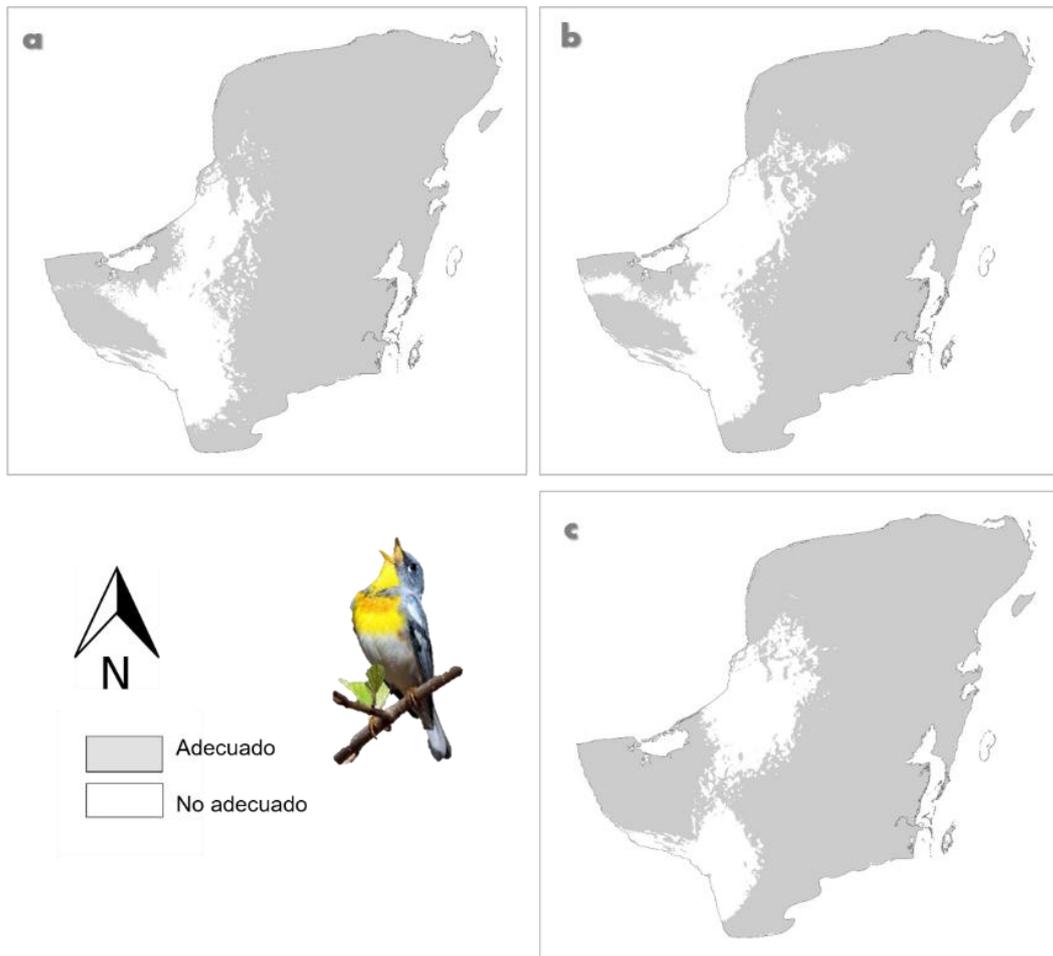


Figura 3. 2 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *S. americana*: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera.

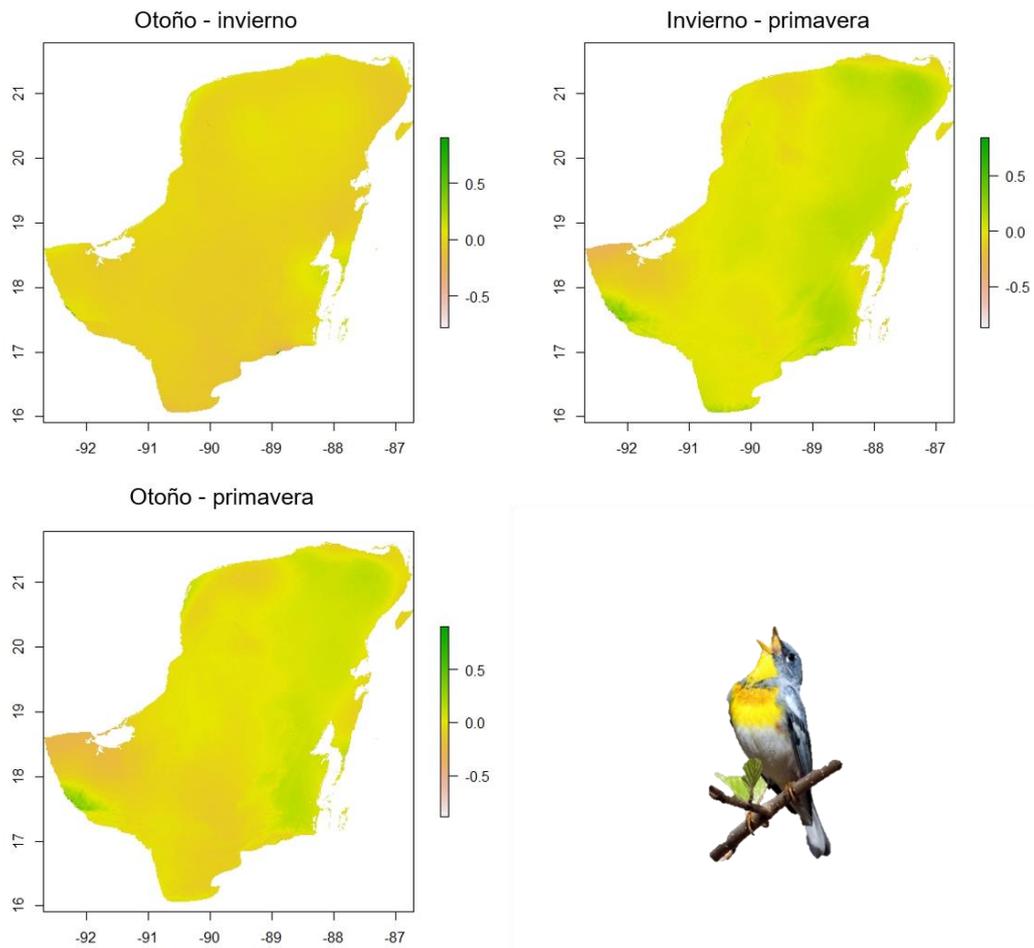


Figura 3. 3 Diferencias en la distribución de *Setophaga americana* entre temporadas. El color verde denota los sitios con mayores cambios entre temporadas, mientras que el color rosado indica los menores cambios.

3.1.2.2 *Setophaga dominica*

Encontramos idoneidad de ambientes con ligeras diferencias entre temporadas (Fig. 3.4). De acuerdo con los modelos, *S. dominica* se distribuye en idoneidades desde 0.2 hasta 0.9, sin embargo, existe una alta densidad de ocurrencias en zonas con idoneidades por encima de 0.6. En general, las regiones con idoneidades mayores a 0.4 pertenecen a la costa noroccidental de Yucatán, en Progreso, donde prevalece el matorral espinoso y un clima seco, hacia el interior de Mérida, con selva baja caducifolia, la costa norte de Quintana Roo y el Caribe, donde la vegetación característica es la selva mediana subcaducifolia y un clima cálido subhúmedo y la región de Belice asociada a manglares, áreas agrícolas, sabanas y arbustos con clima tropical húmedo (INEGI, 2016; CATHALAC, 2011; García, 1998; Lynch, 1989). Las zonas con idoneidades por debajo de 0.2 se concentran en regiones de Campeche, principalmente en elevaciones por encima de los 100 msnm, donde la vegetación que destaca es la selva alta subperennifolia y un clima cálido subhúmedo, además del Petén de Guatemala donde hallamos manglares, arbustos, pastos y un clima tropical húmedo (INEGI, 2016; CATHALAC, 2011; García, 1998; Lynch, 1989).

De acuerdo con el umbral de corte aplicado, en las tres temporadas, las zonas no adecuadas para la especie pertenecen a sitios del estado de Campeche, las zonas elevadas de Chiapas y parte del Petén de Guatemala (Fig. 3.5). Entre el otoño e invierno, los mayores cambios en la distribución de la especie se pueden observar en la zona noroccidental de Yucatán, la zona de Mérida, la costa norte y el sur de Quintana Roo, sobre todo en elevaciones menores a los 20 msnm, donde predomina la selva mediana subperennifolia y vegetación secundaria de selva mediana subperennifolia, además sitios de Belice y Guatemala que no sobrepasan los 200 msnm (Fig. 3.6). Durante el invierno y primavera, los mayores cambios se dan en gran parte del norte de la PY, la costa Caribe de Quintana Roo, zonas bajas de Belice y parte de Tabasco. Finalmente, los cambios notables entre el otoño y primavera se observan en la zona norte de la península, en sitios de Belice y parte de Tabasco y Chiapas (Fig. 3.6).

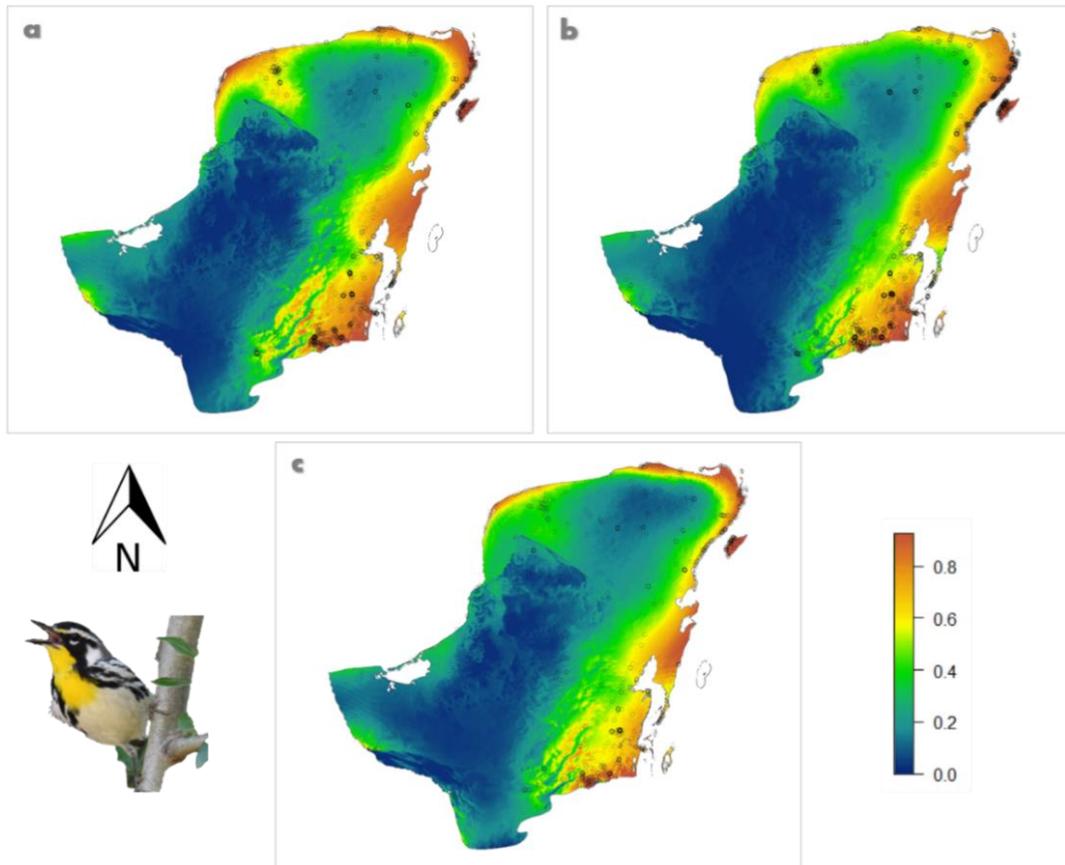


Figura 3. 4 Modelos de idoneidad de hábitat de *S. dominica*. Los colores más cálidos muestran áreas mayor idoneidad ambiental: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera. Los círculos negros representan los puntos de ocurrencia de la especie.

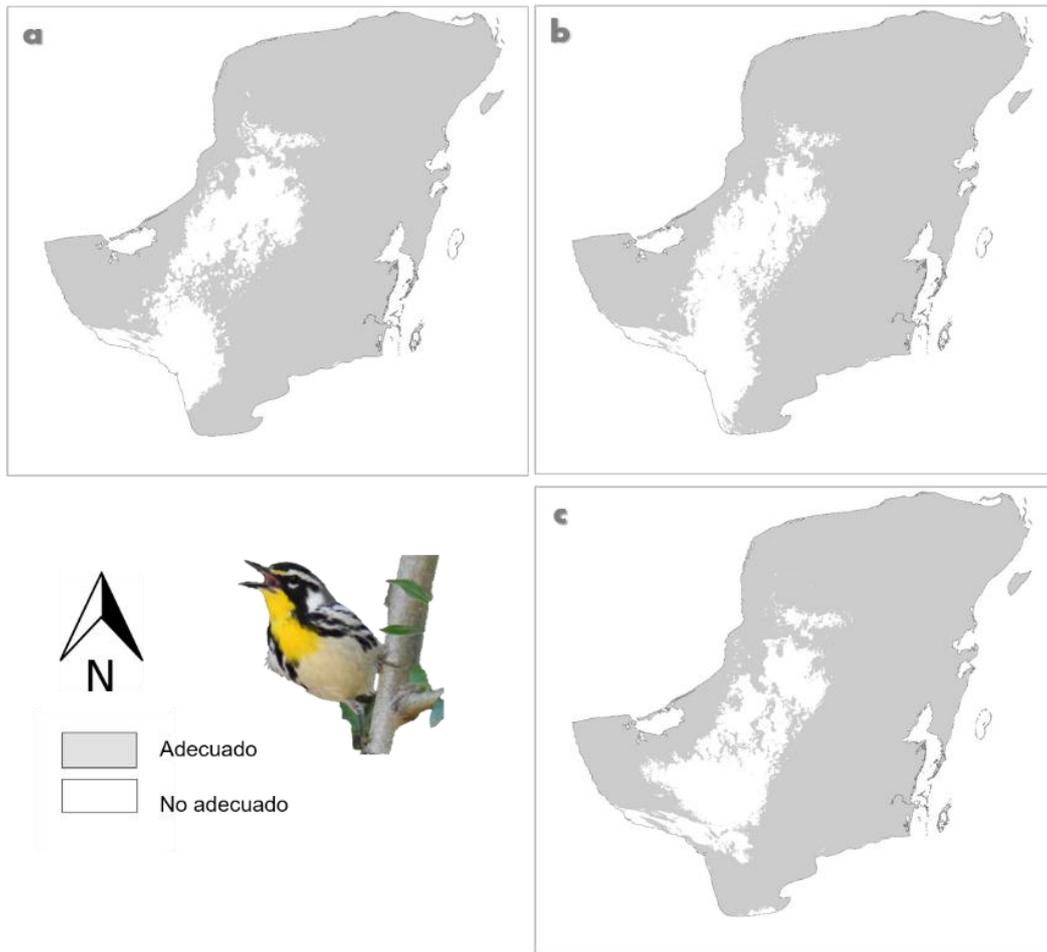


Figura 3. 5 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *S. dominica*: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera.

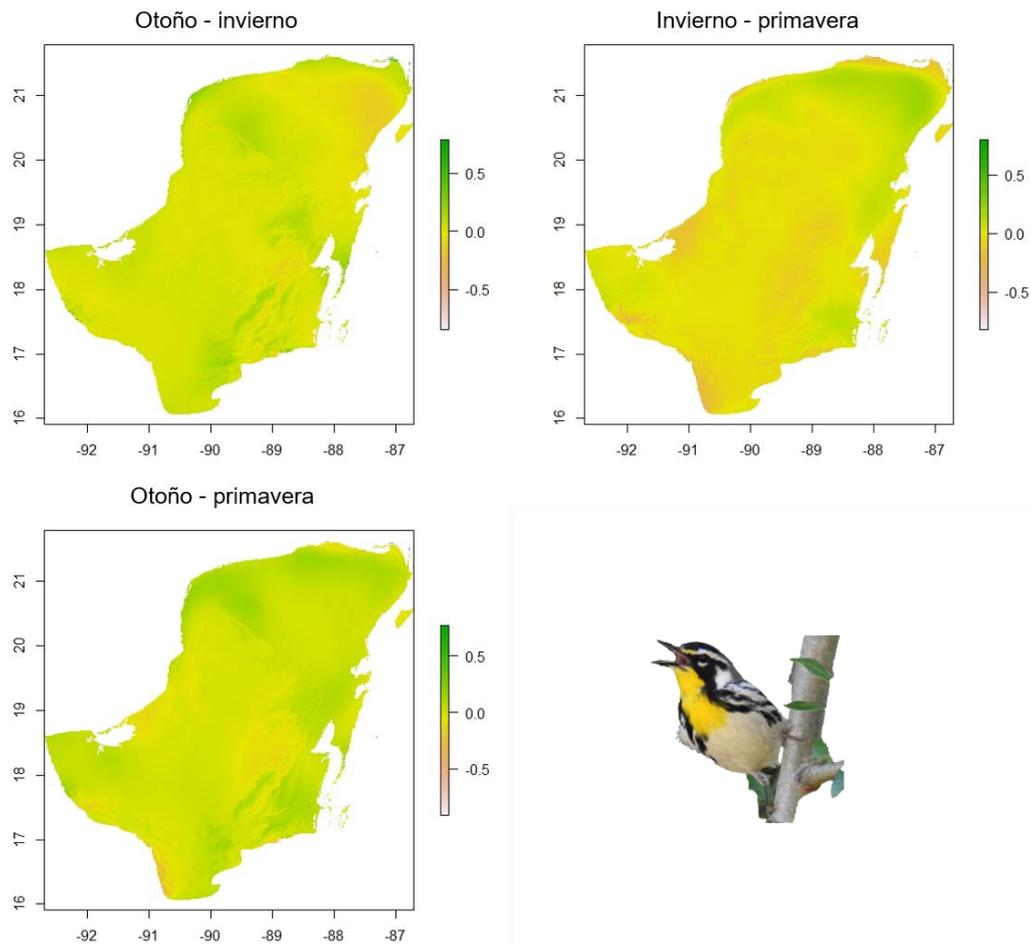


Figura 3. 6 Diferencias en la distribución de *Setophaga dominica* entre temporadas. El color verde denota los sitios con mayores cambios entre temporadas, mientras que el color rosado indica los menores cambios.

3.1.2.3 *Vireo griseus*

Encontramos idoneidad de ambientes que coinciden en la temporada de otoño y primavera (Fig. 3.7). La distribución de *V. griseus* es muy variada, según los modelos estacionales, ya que lo podemos encontrar en sitios con idoneidades muy bajas (0.2), hasta muy altas (0.9). La máxima densidad de ocurrencias de la especie puede observarse en regiones tropicales de Belice y la costa del Caribe mexicano. Las zonas con idoneidades por encima de 0.4 pertenecen a la costa norte de la PY hasta el interior de Mérida, excepto en la temporada de invierno que se restringe hacia la costa, dichas regiones son características de climas secos y vegetación de selva baja caducifolia. Gran parte del Caribe y la zona sureste de la PY presentan también altas idoneidades ambientales, zonas asociadas a vegetación de manglar, selva baja y mediana subperennifolia y selva baja espinosa. Las idoneidades más bajas se concentran principalmente en sitios de Campeche donde existe vegetación secundaria de selva mediana subperennifolia y un clima cálido subhúmedo, además de la costa de Tabasco en la temporada de otoño (INEGI, 2016; CATHALAC, 2011; García, 1998; Lynch, 1989).

El umbral de corte indica la costa de Campeche y buena parte del estado como zonas no favorables para la especie durante las tres temporadas, además de la costa de Tabasco y las elevaciones de Chiapas y el Petén de Guatemala en la temporada de otoño y primavera (Fig. 3.8). Los mayores cambios en la distribución de la especie se dan entre el otoño e invierno, en la costa noroccidental de Yucatán y hasta llegar a elevaciones por debajo de los 30 msnm dentro del estado (Fig. 3.9). También se registran cambios notables en la zona de Chiapas antes de llegar a los 100 msnm. Finalmente registramos variación en la zona de Belice con elevaciones menores a 50 msnm. Entre el invierno y primavera, las diferencias más notables en la distribución de la especie se dan al interior de la PY, en gran parte del estado de Campeche y Tabasco, Guatemala y las altas elevaciones al sur de la PY. En lo que respecta al otoño – primavera, los cambios más significativos se encuentran en el norte de la región y la zona de Chiapas.

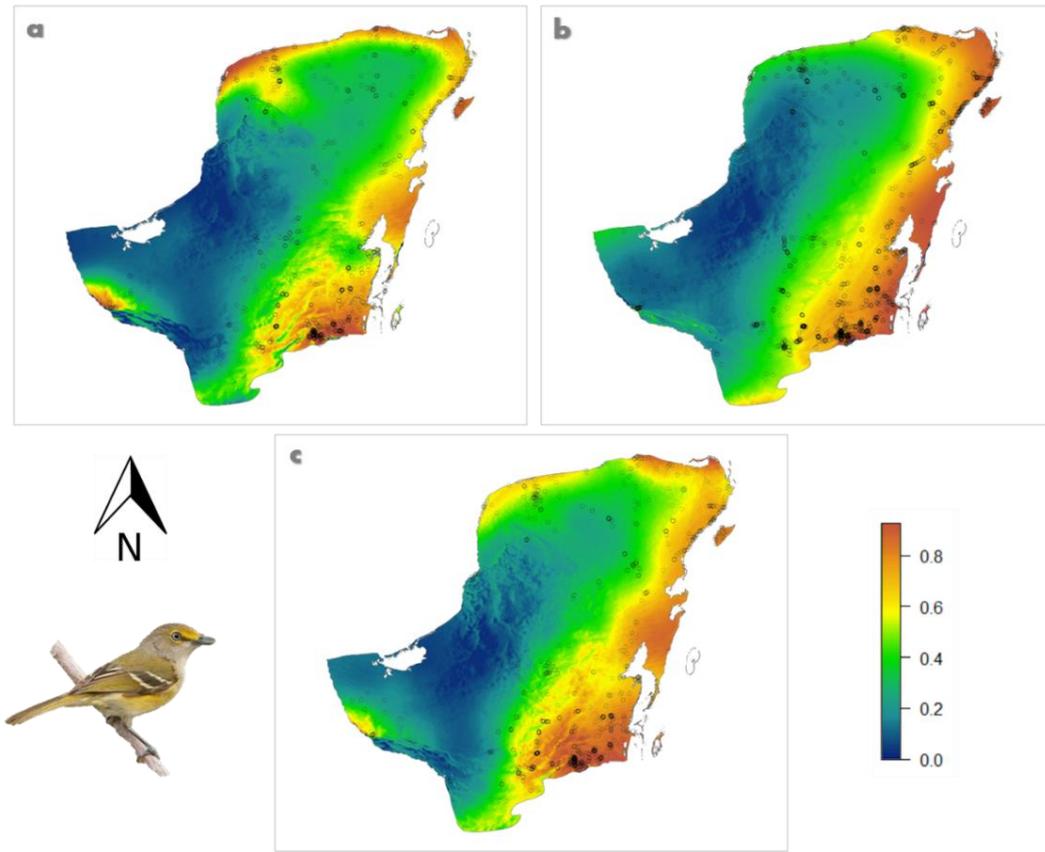


Figura 3. 7 Modelos de idoneidad de hábitat de *V. griseus*. Los colores más cálidos muestran áreas mayor idoneidad ambiental: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera. Los círculos negros representan los puntos de ocurrencia de la especie.

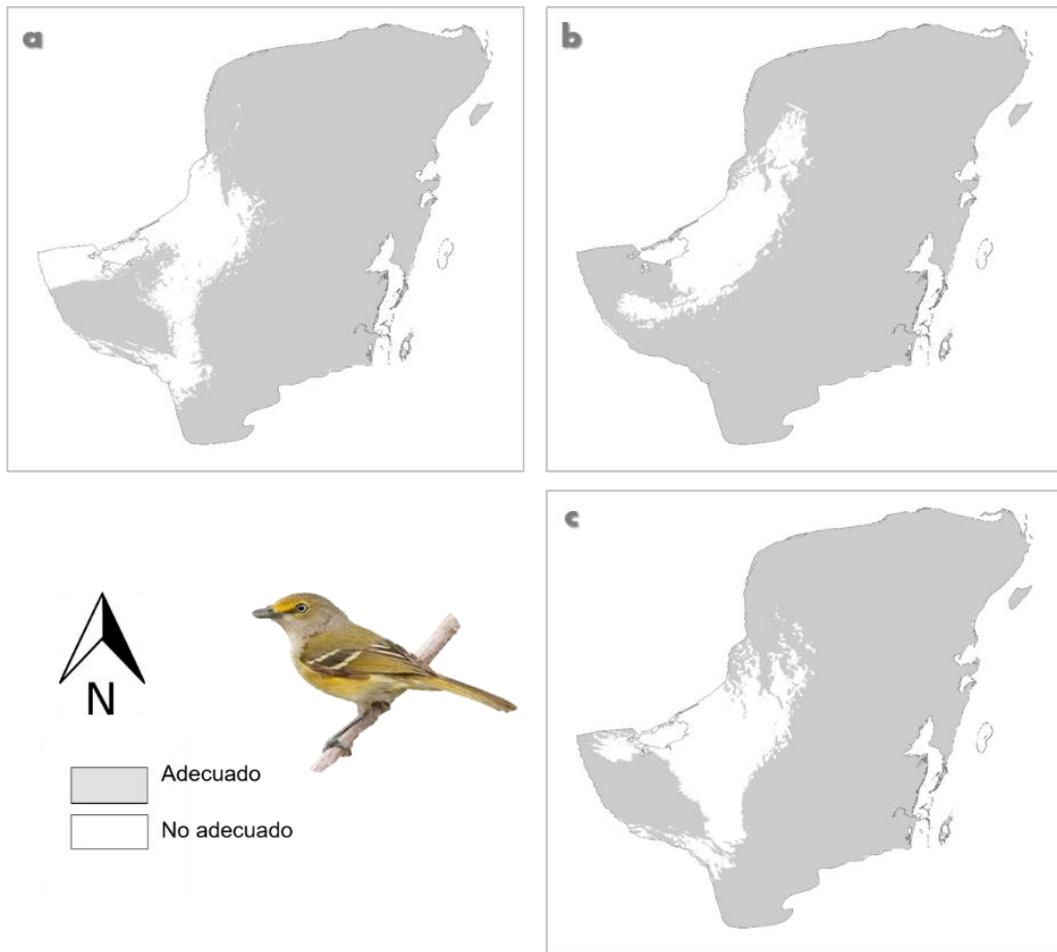


Figura 3. 8 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *V. griseus*: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera.

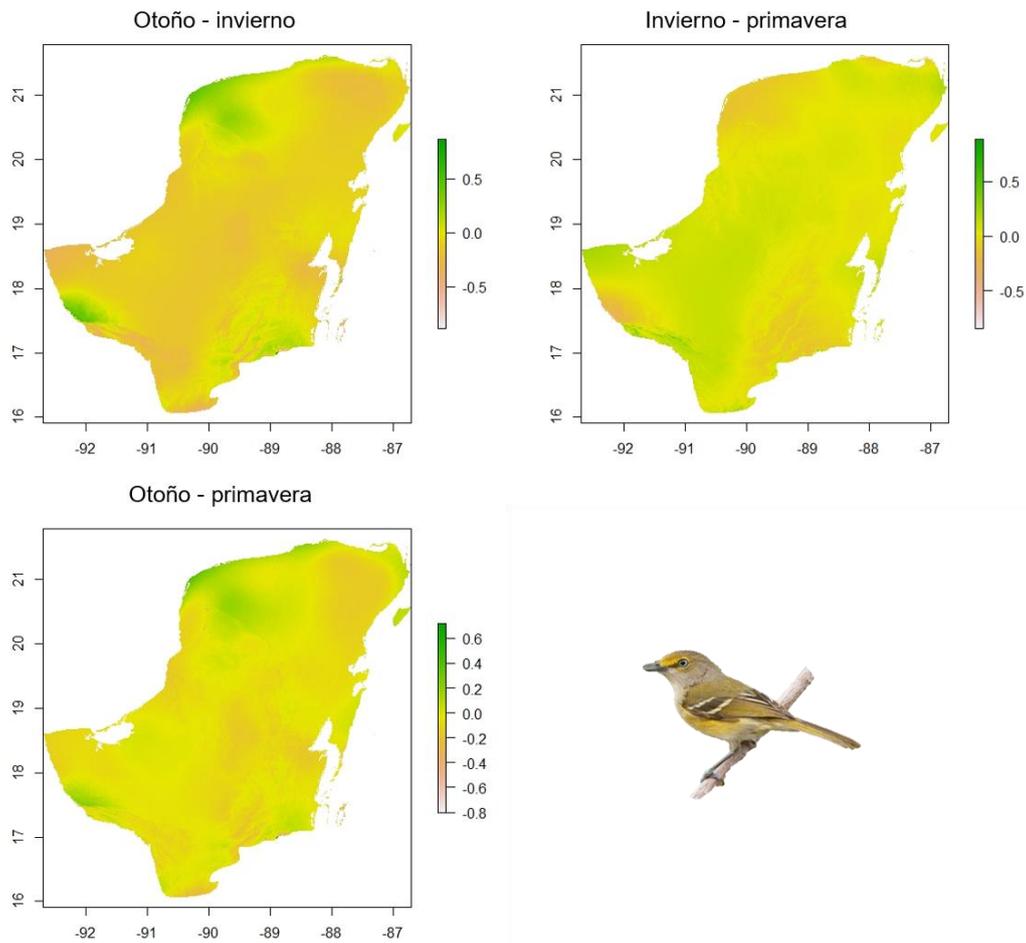


Figura 3. 9 Diferencias en la distribución de *Vireo griseus* entre temporadas. El color verde denota los sitios con mayores cambios entre temporadas, mientras que el color rosado indica los menores cambios.

3.1.2.4 *Vireo olivaceus*

Las altas idoneidades para esta especie no difieren gradualmente entre temporadas (Fig. 3.10). Valores por encima de 0.4 se registran en una pequeña porción de la costa yucateca, asociada a clima seco y matorral espinoso, la costa norte de Quintana Roo con clima cálido subhúmedo y selva mediana subperennifolia, el Caribe, la región de Belice con diversidad de ambientes (manglares, áreas agrícolas, sabanas y arbustos) con clima tropical húmedo, gran parte del Petén de Guatemala con vegetación de humedales, arbustos y pastos, y la zona baja de Chiapas (50 msnm), (INEGI, 2016; CATHALAC, 2011; García, 1998).

De acuerdo con los resultados de los modelos, *V. olivaceus* se distribuye en idoneidades de 0.2 hasta 0.9, sin embargo, las altas densidades de ocurrencia se localizan en la zona de Belice que corresponden a idoneidades mayores a 0.8. No es raro que las altas idoneidades de Belice coincidan con la alta densidad de ocurrencia de la especie, ya que durante la temporada de invierno *V. olivaceus* continúa su migración hacia la cuenca Amazónica. En este sentido, podemos encontrar zonas no adecuadas para la especie en regiones de Yucatán, buena parte de Campeche y las altas elevaciones de Chiapas y Guatemala durante ambas temporadas, mientras que en el otoño el norte del Petén de Guatemala se une a los sitios no favorables (Fig. 3.11). Por otro lado, las diferencias más notables en la distribución de la especie corresponden a regiones del Caribe, la zona sur de Quintana Roo, la región norte de Belice, el interior de Yucatán y la zona de Chiapas (Fig. 3.12).

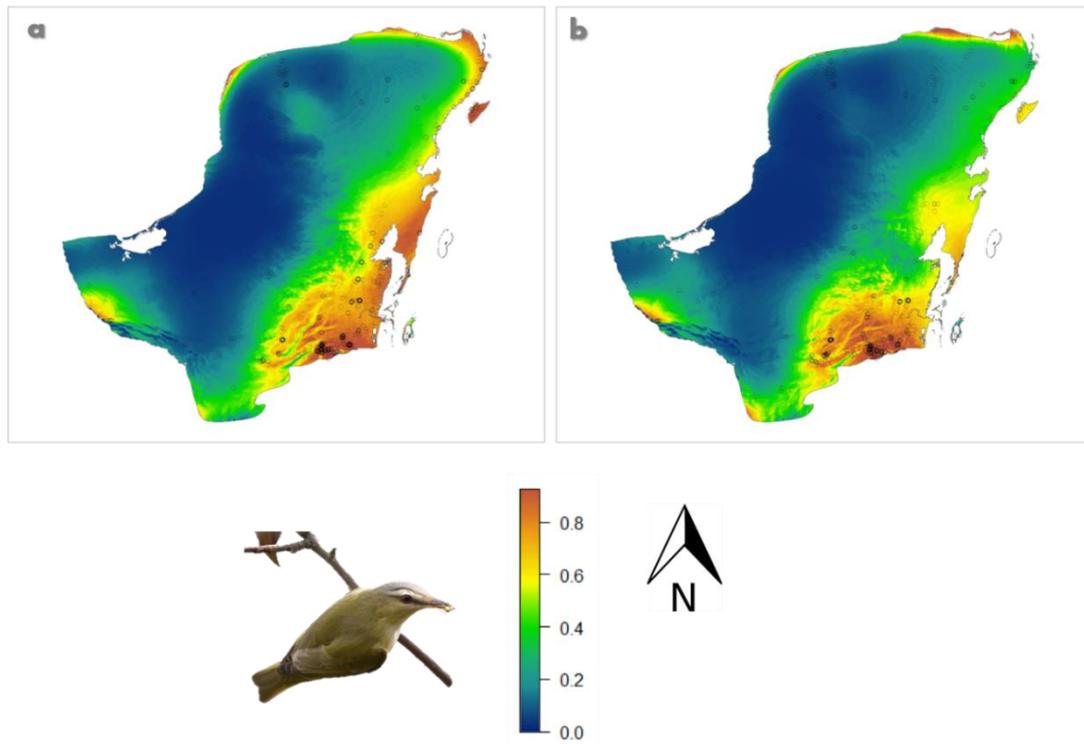


Figura 3. 10 Modelos de idoneidad de hábitat de *V. olivaceus*. Los colores más cálidos muestran áreas mayor idoneidad ambiental: a) temporada de otoño, b) primavera. Los círculos negros representan los puntos de ocurrencia de la especie.

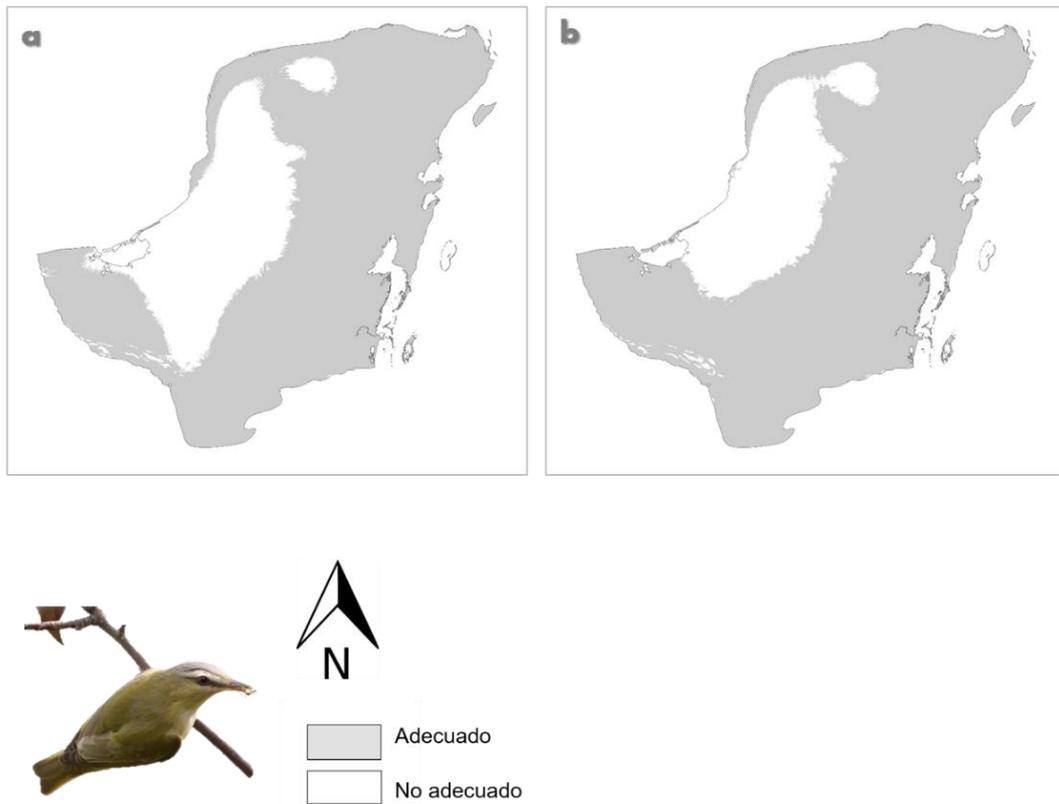


Figura 3. 11 Modelos binarios donde se pueden observar zonas adecuadas y no adecuadas para *V. olivaceus*: a) temporada de otoño, b) invierno y c) primavera.

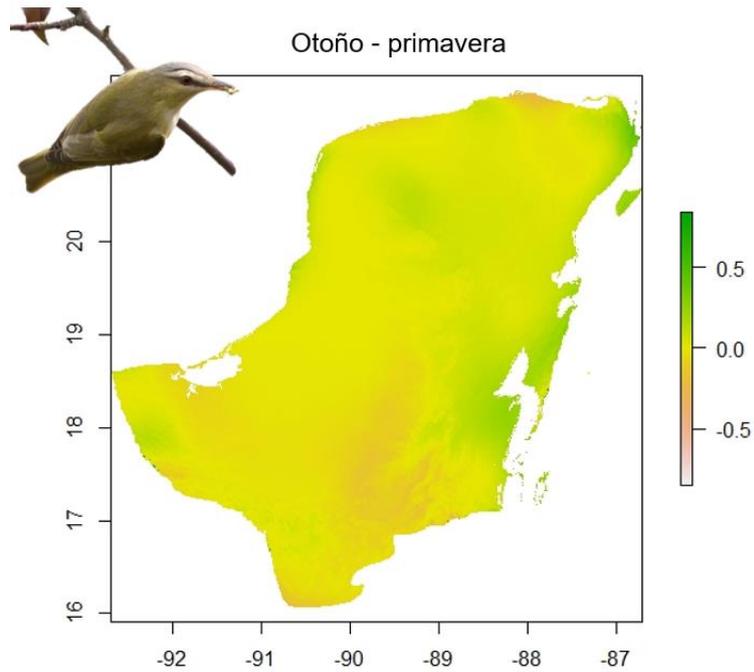


Figura 3. 12 Diferencias en la distribución de *Vireo olivaceus* entre temporadas. El color verde denota los sitios con mayores cambios entre temporadas, mientras que el color rosado indica los menores cambios.

3.2 SEGUIMIENTO DE NICHO EN EL ESPACIO AMBIENTAL

3.2.1 Descripción del espacio ambiental

Los parámetros bioclimáticos considerados en la construcción del espacio ambiental (Fig. 3.13) fueron la temperatura media anual (bio 1) y el rango diurno promedio (bio 2), contribuyendo con el 42.1% y 31.47% de la variación del PC1 y PC2, respectivamente (Anexo 3). La mayor intersección de los predictores se da en los valores más altos de ambas variables, en la geografía estos ambientes se localizan en elevaciones por debajo de los 100 msnm. La temperatura media anual muestra una asociación con la elevación de la superficie terrestre, a medida que incrementan dichas elevaciones la temperatura comienza a descender. El rango diurno promedio, al ser una variable construida a partir de la media mensual de temperaturas máximas y mínimas, tiene sus valores mínimos asociados a la costa de toda la región, con los valores máximos al interior de esta (Anexo 4).

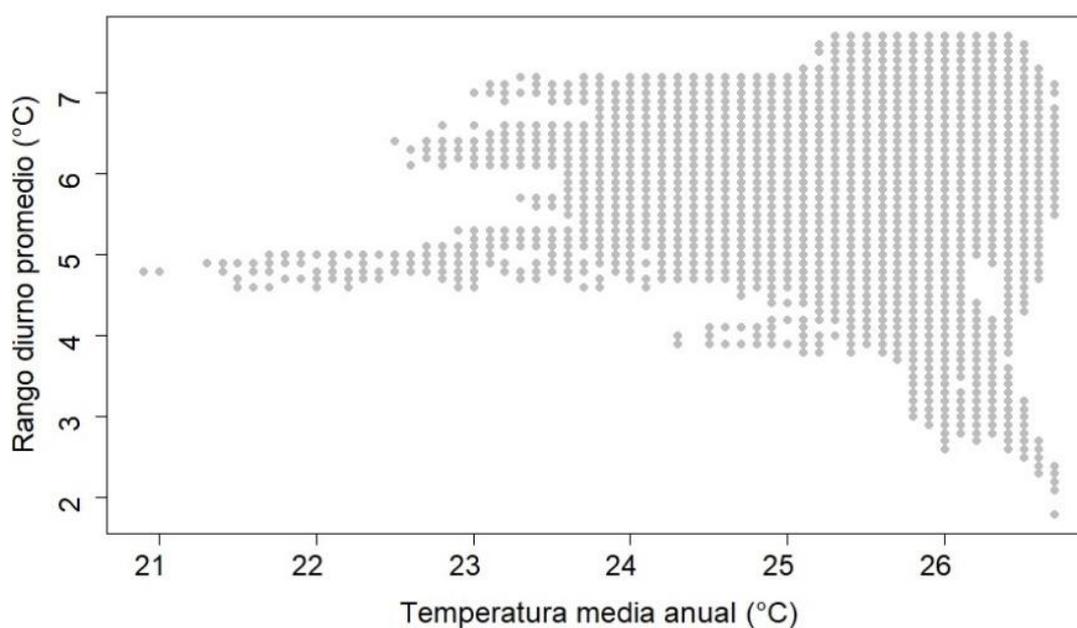


Figura 3. 13 Representación gráfica de la construcción del espacio ambiental de la PBPY.

3.2.2 Posición de las especies en el espacio ambiental

3.2.2.1 *Setophaga americana*

La ocupación de ambientes de la especie fue bastante similar en las tres temporadas, distribuyéndose en el 50% del entorno disponible (Fig. 3.14). *S. americana* utiliza ambientes con valores de 2.5 a 7 °C de rango diurno promedio y valores de 23.5 a 27 °C de temperatura media anual. Sin embargo, las altas densidades de ocurrencia se concentran en valores altos de temperatura media anual (26 °C) y valores medios de rango diurno promedio (3 - 4.5 °C), lo cual corresponde en el espacio geográfico a la costa norte y este de la PY. Durante el otoño la densidad de ocurrencias se concentra en el rango de valores 25.5 – 26.5 °C de temperatura media anual y 2.5 – 5 °C de rango diurno promedio. En el invierno, existe la mayor concentración de ocurrencias de la especie, mientras que en la primavera hay menor presencia mostrando un patrón coincidente con el otoño (Anexo 5).

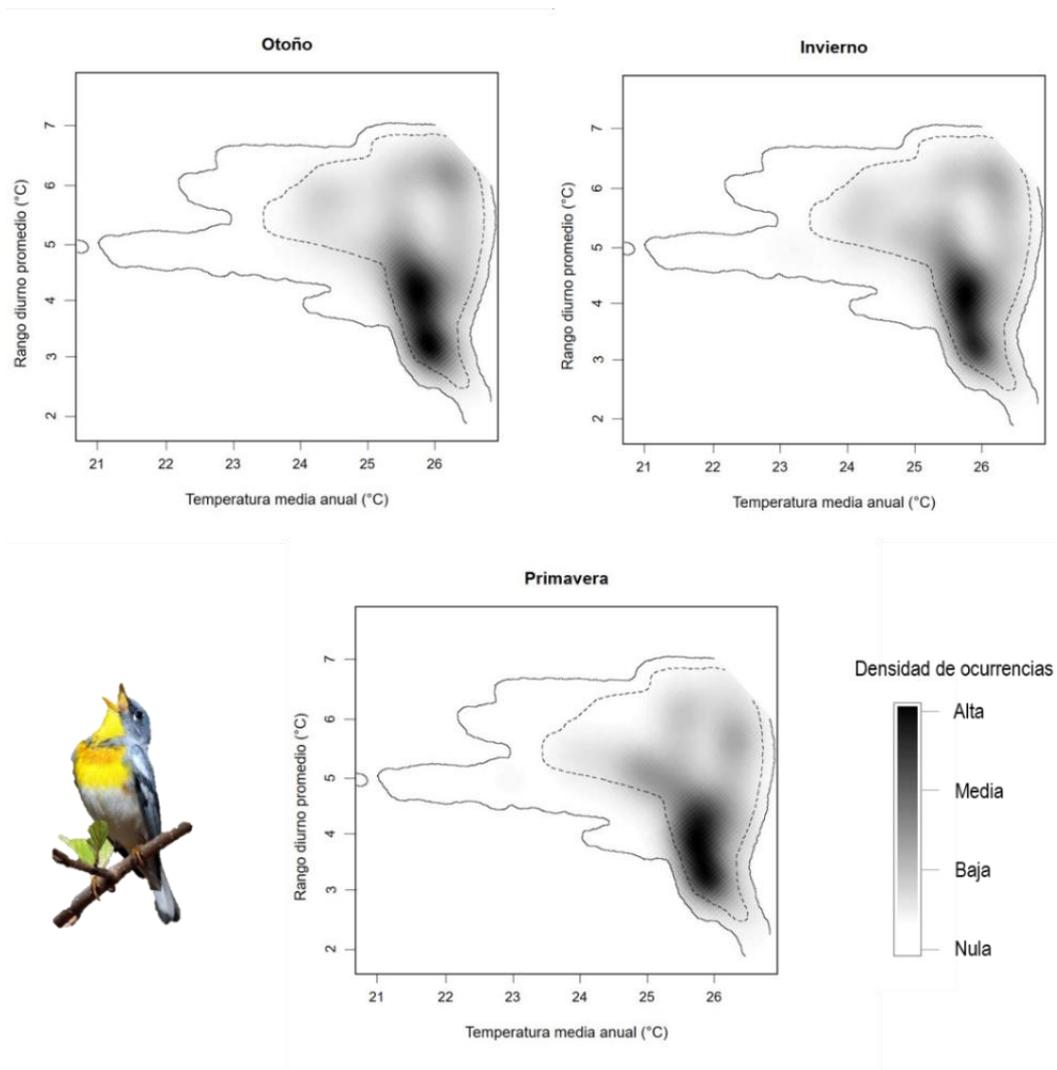


Figura 3. 14 Espacio de nicho para *Setophaga americana*, basado en la temperatura media anual y el rango diurno promedio por cada temporada. Las líneas de contorno continuas y punteadas corresponden al 100% y el 50% de los ambientes disponibles en toda el área de estudio, respectivamente. La sombra gris muestra la densidad de ocurrencias de la especie en el espacio ambiental, es decir, el nicho ocupado.

3.2.2.2 *Setophaga dominica*

La ocupación de ambientes de la especie se distribuye en el 50% del entorno disponible, desde 2.5 a 6.5 °C de rango diurno promedio y de 23.5 a 27 °C de temperatura media anual (Fig. 3.15), en la geografía, esto indica que la especie evita el interior de la PY. En general, la densidad de ocurrencias de *S. dominica* parece ser persistente con el cambio de temporada, ya que las altas densidades se concentran en una zona particular, esto es la costa norte y este de la región. A pesar de que las tres temporadas presentan una ocupación de ambientes muy parecida, en la primavera existe la mayor concentración de presencias en valores de 3.5 – 5 °C y 25.5 – 26.5 °C, de rango diurno promedio y temperatura media anual, respectivamente (Anexo 5).

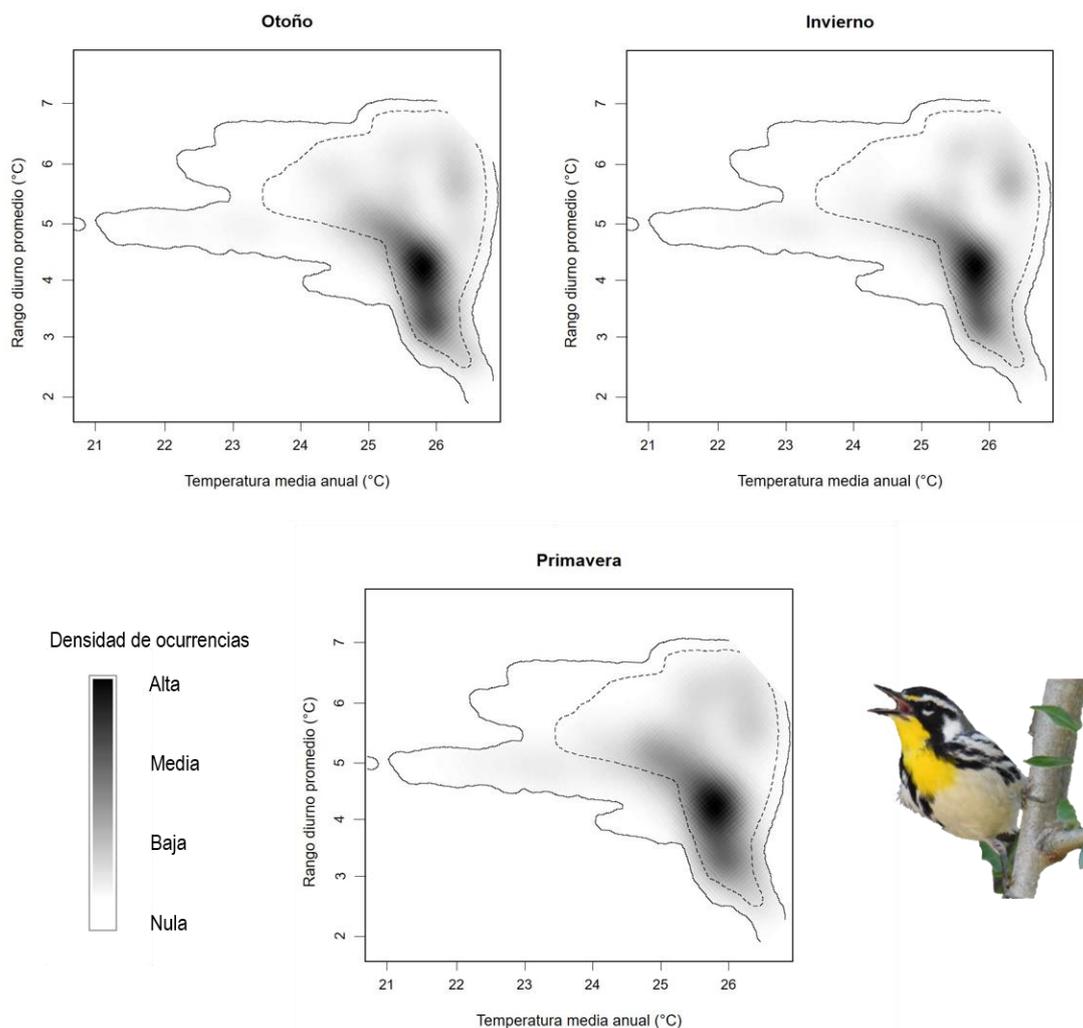


Figura 3. 15 Espacio de nicho para *Setophaga dominica*, basado en la temperatura media anual y el rango diurno promedio por cada temporada. Las líneas de contorno continuas y punteadas corresponden al 100% y el 50% de los ambientes disponibles en toda el área de estudio, respectivamente. La sombra gris muestra la densidad de ocurrencias de la especie en el espacio ambiental, es decir, el nicho ocupado.

3.2.2.3 *Vireo griseus*

La ocupación de ambientes de la especie se ajusta al 50% del entorno disponible, en valores de 2.5 a 6.5 °C de rango diurno promedio y valores de 23.5 a 27 °C de temperatura media anual (Fig. 3.16), geográficamente esto corresponde a zonas donde existen elevaciones por debajo de los 100 msnm. En general, la alta densidad de ocurrencias de *V. griseus* se encuentra restringida a la parte noreste y sureste de la península, siendo el invierno la temporada con la mayor concentración de ocurrencias en un rango de 4 – 4.5 °C de rango diurno promedio y de 25.5 – 26.5 °C de temperatura media anual. Durante la primavera, la alta densidad de ocurrencias se concentra mayormente en dos sitios, que corresponden al territorio de Belice y la zona noreste de la PY (Anexo 5).

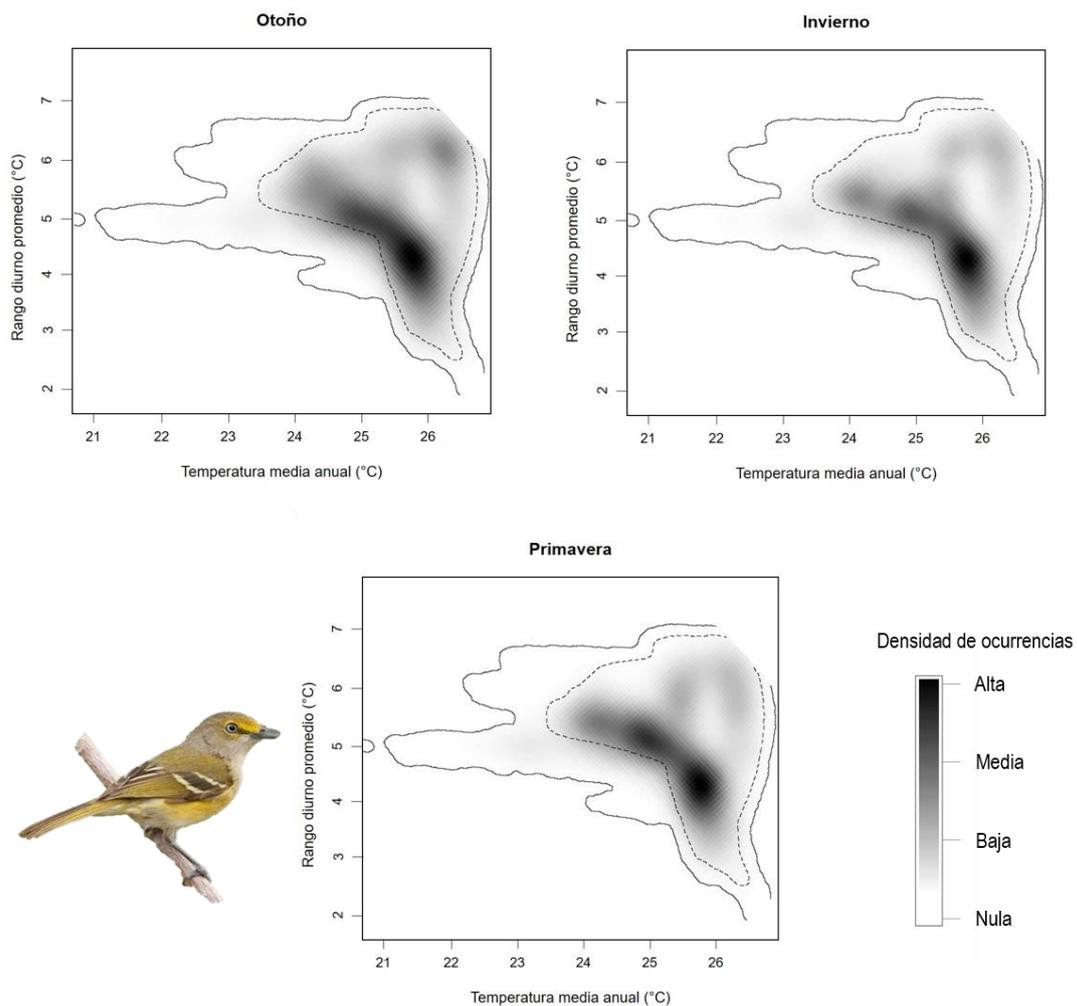


Figura 3. 16 Espacio de nicho para *Vireo griseus*, basado en la temperatura media anual y el rango diurno promedio por cada temporada. Las líneas de contorno continuas y punteadas corresponden al 100% y el 50% de los ambientes disponibles en toda el área de estudio, respectivamente. La sombra gris muestra la densidad de ocurrencias de la especie en el espacio ambiental, es decir, el nicho ocupado.

3.2.2.4 *Vireo olivaceus*

La ocupación de ambientes de la especie se distribuye en poco más del 50% del entorno disponible. El rango de ocupación se encuentra entre los 23 – 27 °C de temperatura media anual y 2.5 – 7 °C de rango diurno promedio (Fig. 3.17). Durante el otoño la alta densidad de ocurrencias se localiza entre los 26 y 4.5 °C, valores de temperatura media anual y rango diurno promedio, respectivamente. Dichos ambientes corresponden geográficamente a la región de Belice. Por otro lado, en la temporada de primavera, existe una ligera expansión en la ocupación de los ambientes, acentuando la alta densidad de ocurrencias entre los 24.5 – 25 °C de temperatura media anual y 5 – 5.5 °C de rango diurno promedio (Anexo 5).

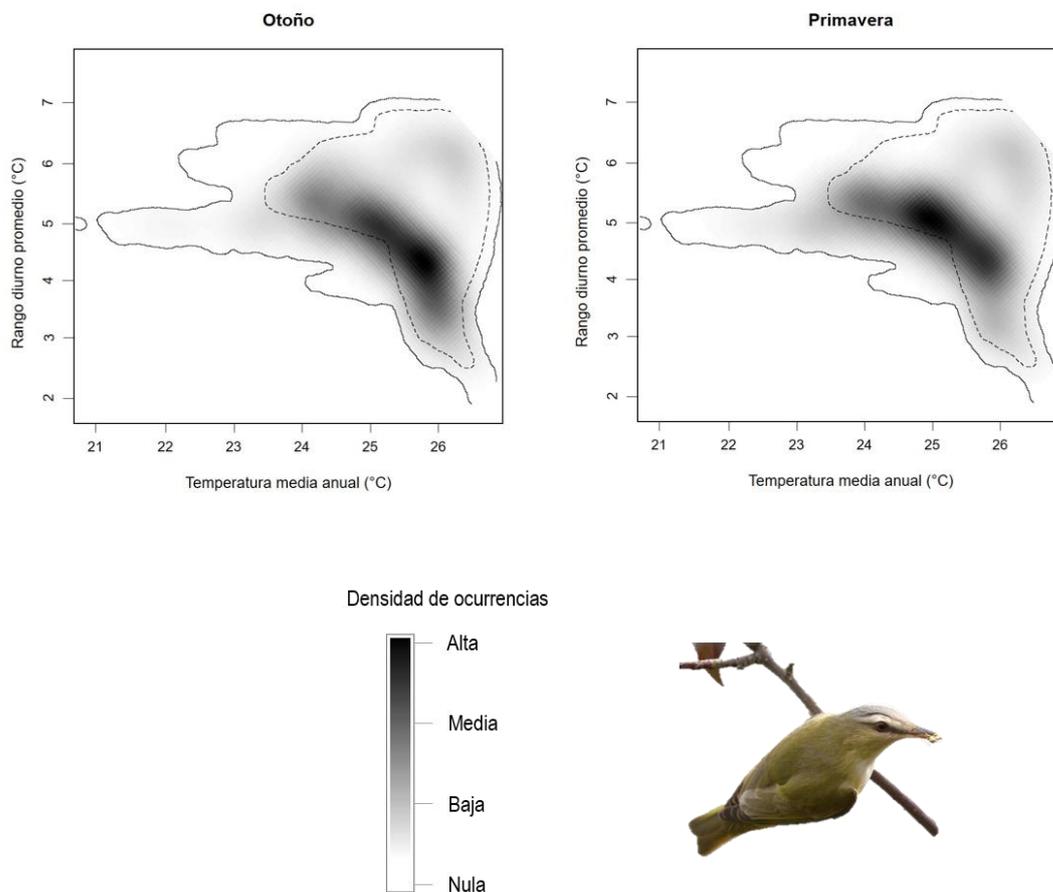


Figura 3. 17 Espacio de nicho para *Vireo olivaceus*, basado en la temperatura media anual y el rango diario promedio por cada temporada. Las líneas de contorno continuas y punteadas corresponden al 100% y el 50% de los ambientes disponibles en toda el área de estudio, respectivamente. La sombra gris muestra la densidad de ocurrencias de la especie en el espacio ambiental, es decir, el nicho ocupado.

3.2.3 Superposición de nichos entre temporadas por especie

El análisis de detección de superposición de nicho mostró distribuciones altamente superpuestas (> 0.75), nichos más parecidos entre estaciones, lo cual indica un seguimiento de nicho estacional. El mayor solapamiento lo presenta *S. dominica* entre el otoño e invierno con un valor de superposición de 0.88, mientras que el menor solapamiento fue el de *V. olivaceus* entre el otoño y primavera con una superposición de 0.76 (Cuadro 3.2).

Por su parte, la prueba de similitud indica que los nichos de las especies son más similares de lo que se esperaría por casualidad, lo que apunta a un mayor seguimiento de nicho estacional (Cuadro 3.2, Anexo 6).

Cuadro 3. 2 Resultados de la métrica de solapamiento y la prueba de similitud de nichos entre temporadas por cada especie.

Especie	Temporadas	Solapamiento (D)	Similitud (p)
<i>Setophaga americana</i>	Otoño-invierno	0.85	* 0.029
	Invierno-primavera	0.85	* 0.029
	Otoño-primavera	0.83	* 0.039
<i>Setophaga dominica</i>	Otoño-invierno	0.88	* 0.029
	Invierno-primavera	0.82	* 0.009
	Otoño-primavera	0.83	* 0.039
<i>Vireo griseus</i>	Otoño-invierno	0.83	* 0.029
	Invierno-primavera	0.79	* 0.039
	Otoño-primavera	0.82	* 0.039
<i>Vireo olivaceus</i>	Otoño-primavera	0.76	* 0.009

Un valor significativo (* $p \leq 0.05$) apunta a nichos más similares entre sí.

3.2.4 Superposición de nichos entre especies por temporada

El análisis de detección de superposición de nicho entre las especies de *Setophaga* mostró distribuciones medianamente superpuestas (Cuadro 3.3), lo que indica nichos medianamente parecidos. Sin embargo, existe una mayor similitud en los nichos durante la temporada de otoño y más diferencias en el invierno y primavera (Cuadro 3.3, Anexo 6).

Por su parte, las especies de *Vireo* mostraron los mayores sobrelapes entre temporadas (Cuadro 3.3), siendo sus nichos mucho más parecidos entre sí. Los resultados de la prueba de similitud muestran que los nichos de las especies son más similares de lo que se esperaría por casualidad (Cuadro 3.3, Anexo 6).

Cuadro 3. 3 Resultados de la métrica de sobrelape y la prueba de similitud de nichos entre las especies por cada temporada.

Especies	Temporada	Sobrelape (D)	Similitud (p)
Setophagas	Otoño	0.69	* 0.039
	Invierno	0.74	0.07
	Primavera	0.66	0.11
Vireos	Otoño	0.79	* 0.049
	Primavera	0.74	* 0.019

Un valor significativo (* $p \leq 0.05$) apunta a nichos más similares entre sí.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

A escala regional, los patrones de distribución en las áreas de invernada de aves migratorias, así como el estudio de su nicho climático han recibido poca atención (Pérez-Moreno *et al.*, 2016), sobre todo los patrones de evolución de nicho, los cuales son importantes para determinar las implicaciones del seguimiento o cambio de nicho en la evolución del fenómeno migratorio (Gómez *et al.*, 2016). En este sentido, nos preguntamos qué tanto la *estacionalidad climática* y la *temporalidad biótica* pueden influir en el seguimiento del nicho climático de aves migratorias durante la temporada no reproductiva. Elegimos la Península de Yucatán como área de estudio por ser un importante sitio de parada o estadía para las aves migratorias luego de largos y costosos vuelos. Utilizando los modelos de nicho ecológico y el marco estadístico de Broennimann *et al.*, (2012), pudimos demostrar que algunos migrantes de larga distancia buscan las condiciones de su nicho a través de temporadas cortas.

La primera parte de esta investigación se centró en determinar la influencia de la *estacionalidad climática* en el seguimiento de nicho, prediciendo una variación en la distribución potencial de las especies entre temporadas. Los patrones de distribución encontrados indican que las aves migran más entre Florida y la Península de Yucatán, que entre la costa norte del Golfo y la Península de Yucatán. En la mayoría de los modelos es posible observar altas idoneidades ambientales hacia la costa norte de la PY, así como la región del Caribe y Belice, mientras que la parte oeste de la región presenta las menores idoneidades ambientales. Nuestros hallazgos están respaldados por el trabajo de Deppe y Rotenberry (2005) quienes sugieren que algunas especies migratorias, entre ellas *Setophaga americana* (objeto de esta investigación) podrían estar saliendo de la península de Florida, impulsadas por la frecuencia de vientos que les facilita volar hacia el sur, de manera que, estas aves estarían llegando a lo largo de la costa norte de la Península de Yucatán. Asimismo, identificamos coincidencias en las favorabilidades ambientales entre la temporada de otoño y la temporada de primavera, lo cual podría deberse a que las aves siguen la misma ruta migratoria al regresar a sus zonas de reproducción. En nuestros resultados, la dinámica de distribución de las aves lleva una dirección de este a sur, evitando siempre el suroeste y oeste de la PY, lugares que pueden estar desocupados debido a la estructura del hábitat, ya que, nuestras especies tienen preferencia por estratos bajos o arbustivos. También podríamos considerar factores como el costo energético del vuelo migratorio, ya que, al elegir una

ruta más corta, las especies tendrían niveles de energía superiores, lo cual elevaría el éxito para ir en busca de alimento o para elegir un hábitat adecuado (Zurell *et al.*, 2018). Por lo tanto, volar desde la península de Florida hacia la costa norte de la PY, implicaría menos costo energético que salir de la costa norte del Golfo.

De manera general, los mapas de distribución de las especies muestran que durante la temporada de otoño las aves llegan por la costa norte de la PY estableciéndose principalmente en esta región. La interpretación de estos modelos sugiere que los patrones de distribución se deben al orden de llegada de las especies. Aquellos sitios que corresponden con altas idoneidades ambientales podrían considerarse óptimos para nuestras especies, mientras que los de baja favorabilidad serían subóptimos, los cuales son utilizados una vez que los primeros se saturan (Bar-Massada, 2015). La investigación de Pérez-Moreno *et al.*, (2016) plantea que, los individuos que llegan primero a las zonas de invernada eligen las mejores áreas para establecerse, y esto a su vez se ve reflejado en sitios con altas idoneidades ambientales. De acuerdo con los datos de eBird, nuestros migrantes arriban a la PY durante septiembre, el inicio de la migración de otoño, por lo tanto, pueden considerarse especies tempranas. Durante el invierno, probablemente las especies se han establecido por completo en los sitios óptimos dejando libres sitios subóptimos para individuos tardíos, y solo abandonarán estos espacios hasta el momento de volver a sus zonas de reproducción. Además, las aves tempranas abandonan antes los sitios óptimos para darle oportunidad de reenergizarse a los individuos tardíos y de esta manera puedan emprender el vuelo en la migración de primavera (Pérez-Moreno *et al.*, 2016).

Por otro lado, evaluamos también el seguimiento de nicho en el espacio ambiental, bajo la influencia de la *temporalidad biótica*. Nuestros análisis arrojaron altos valores de superposición y nichos más similares entre temporadas para todas las especies, aportando evidencia a favor del seguimiento de nicho estacional, el cual está vinculado con altas superposiciones en los nichos superpuestos, además de una similitud significativa entre ellos (Gómez *et al.*, 2016). Cabe resaltar que, cuanto más amplios son los nichos de las especies existe una mayor superposición entre ellos (Bar-Massada, 2015), además de que el seguimiento de nicho puede estar mediado por la mayor amplitud de nicho climático de las especies (Dufour *et al.*, 2020; 2019). Posiblemente nuestras aves tengan una amplitud de nicho muy similar, ya que los valores de superposición encontrados no difieren en gran medida. Aunque en este trabajo no se calculó la amplitud de nicho, se ha documentado que las especies migratorias tienen nichos amplios, influenciados por la estacionalidad climática local (Gómez *et al.*, 2016).

Es importante mencionar que las currucas parulidae y las currucas de *Sylvia* han sido objeto de estudio en la dinámica del seguimiento y cambio de nicho, investigaciones como la de Laube *et al.*, (2015), sugieren que las currucas de *Sylvia* no rastrean su nicho climático, por el contrario, Gómez *et al.*, (2016) encontraron un seguimiento de nicho en currucas parulidae. El contraste de resultados se debe a que Laube *et al.*, (2015), no consideraron la variación climática entre estaciones, por lo tanto, se desconoce si existe un cambio de nicho por elección de las especies, o el cambio se dio en el espacio ambiental. Además, los análisis de esta investigación no incluyeron una prueba de similitud más robusta para la evaluación del seguimiento de nicho estacional. Por el contrario, Gómez *et al.*, (2016) analizaron el rastreo de nicho bajo la prueba de similitud para la temporada reproductiva y no reproductiva de sus especies, considerando la variación climática y variables topográficas. Nuestra investigación llevó a cabo pruebas de similitud como en Gómez *et al.*, (2016) y la aplicación de la métrica de solapamiento como en Laube *et al.*, (2015) para la determinación del seguimiento de nicho estacional.

El análisis de similitud en los nichos de cada especie entre temporadas resultó en una mayor coincidencia en la ocupación de ambientes para la mayoría. Lo que puede deberse a la distribución de las aves en el espacio geográfico, ya que tienen preferencia hacia la costa norte y este de la península ocupando siempre el 50% de los ambientes disponibles. En cuanto a la evaluación de nichos entre pares de especies, obtuvimos nichos más distintos entre las especies de *Setophaga*, lo cual podría explicarse por la especialización de nicho individual, pues individuos estrechamente relacionados no pueden ocupar nichos ecológicamente idénticos (Schirmer *et al.*, 2020). A pesar de que los nichos de las *S. dominica* y *S. americana* en el invierno y primavera resultan en una mayor disimilitud, las especies presentan altos valores de solapamiento. Esto es consistente con la idea de que las especies migratorias estrechamente relacionadas no deberían tener grandes diferencias cuando se superponen sus nichos estacionales (Gómez *et al.*, 2016).

Las especies de *Vireo* por su parte, presentaron nichos climáticos más parecidos en el otoño y primavera, con altos valores de superposición. Esto indica que las aves están seleccionando ambientes muy similares entre temporadas, y en consecuencia podría existir una mayor competencia entre ellas. A pesar de que ambas especies comparten ambientes en buena parte de su distribución, no encontramos evidencia de que *V. griseus* expanda su nicho en ausencia de *V. olivaceus* durante el invierno. Aunque ambas especies guardan una estrecha relación en su forma de alimentación, así como preferencia por hábitats dentro de la PY, las especies que presentan mayor

superposición de su nicho climático tienden a estar más segregadas espacialmente, (Bar-Massada, 2015; Slagsvold y Wiebe, 2007). En este sentido, el nivel de competencia entre estas especies podría ser menor a escalas finas, lo que permite su coexistencia aun presentando altos niveles de solapamiento en sus nichos. Si bien, nichos ecológicos similares corresponden con altos niveles de competencia por recursos (Weinstein *et al.*, 2017), la cual aumenta cuando las especies tienen un comportamiento similar (Schirmer *et al.*, 2020), *V. griseus*, presenta estrategias para evitar la competencia con otras especies, como el cambio de hábitat (Hopp *et al.*, 2019), mientras que *V. olivaceus* tiene alta tolerancia social (Callo *et al.*, 2013).

Contrario a lo esperado, es posible que *V. griseus* esté condicionando la ocupación de ambientes de *V. olivaceus* durante la primavera. Pese a que *V. olivaceus* presentó un seguimiento de nicho entre el otoño y primavera con un valor de solapamiento relativamente alto, estos nichos no fueron tan coincidentes entre sí, a diferencia de las especies de *Setophaga* donde obtuvimos valores de superposición más altos entre dichas temporadas. La principal diferencia entre las cuatro especies de estudio es que *V. olivaceus* es un ave transeúnte, por lo que podría ser más susceptible a la *estacionalidad climática*, así como a la competencia por espacio y recursos (Chen *et al.*, 2019). Los visitantes estacionales, tienen la ventaja de establecerse en la Península de Yucatán durante toda la temporada invernal, y si llegan pronto durante el otoño, pueden llegar a ocupar sitios óptimos que abandonan al final de temporada (Pérez-Moreno *et al.* 2016). Es posible que *V. olivaceus* pueda llegar a ocupar sitios óptimos durante el otoño, sin embargo, esos sitios son abandonados en el invierno al continuar su migración hacia la cuenca Amazónica, quedando restringido en su regreso a la península, a los espacios que otras especies le permitan ocupar, ya que la selección de los sitios de invernada por las aves migratorias está en función de la disponibilidad de recursos, la productividad o la competencia con las especies residentes (Pérez-Moreno *et al.* 2016), o en este caso con *V. griseus*.

Como se ha demostrado, dividir el nicho en temporadas cortas nos permite vislumbrar sucesos que no sería posible al trabajar bajo el nicho completo de las especies, además de resaltar el desafío al modelar especies como las aves migratorias. Es evidente que existen diversos mecanismos o interacciones que tienen efecto sobre la dinámica del nicho climático de las especies que estamos estudiando. Sin embargo, nuestro objetivo era determinar la influencia de la *estacionalidad climática* y la *temporalidad biótica*, en el seguimiento de los nichos climáticos de aves migratorias en su paso por la Península de Yucatán. Al ser el espacio de nicho n-dimensional, son diversas las variables que

influyen en este rastreo, pueden ser factores históricos, como la herencia migratoria, factores ambientales, como los medidos aquí, interacciones bióticas, como la competencia por espacio, recursos, etc. (Pérez-Moreno *et al.*, 2016), determinar su influencia resulta un gran reto que llega a ser casi imposible. Claro está que esta investigación es un acercamiento al estudio de los nichos de aves migratorias, y que se necesitan de más análisis que den mayor soporte a nuestras contribuciones.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

5.1 Conclusiones

Nuestros resultados proporcionan evidencia a escala regional de cómo los nichos climáticos estacionales se relacionan con la variabilidad ambiental y los patrones de coocurrencia en aves migratorias. Además, podemos apoyar la hipótesis del seguimiento de nicho estacional, lo cual es una valiosa contribución a la migración aviar, así como a la conformación de su nicho climático. Asimismo, deducimos una relación entre la estacionalidad climática, la temporalidad biótica y la amplitud del nicho climático, basándonos en trabajos como el de Gómez *et al.*, (2016) y Bar-Massada, (2015). También es importante considerar que en escalas de tiempo cortas como las que medimos aquí, las tolerancias fisiológicas explican bien la distribución de las especies (Wiens, 2011), por lo tanto, concluimos que las variables medidas resultan ser importantes en la dinámica del nicho climático de aves migratorias.

5.2 Perspectivas

Esta investigación contribuyó al conocimiento de los factores que influyen en el nicho climático de las aves migratorias, sin embargo, sabemos que existen otros factores que pueden ser determinantes en la dinámica del nicho. Lo que nos lleva a nuevas investigaciones, como el hecho de probar el mismo efecto de las variables evaluadas, comparando especies residentes contra migratorias, con la intención de valorar la dinámica del nicho climático y a su vez el comportamiento migratorio. Por otro lado, sería interesante realizar modelos mensuales como en el trabajo de Pérez-Moreno *et al.*, (2016), con predictores mensuales, con el fin de estudiar la dinámica del nicho a escalas temporales más cortas y de esta manera obtener resultados más precisos. Al mismo tiempo, es necesario incluir otras métricas que parecen tener una buena contribución a esta investigación como la amplitud de nicho (Bar-Massada, 2015). Finalmente, es importante considerar nuevas variables en nuestros análisis como la inclusión de predictores topográficos o tipos de vegetación de tal forma que el espacio de nicho sea más específico, ya que este tipo de variables parecen determinar la preferencia de nicho a escalas pequeñas (Gómez *et al.*, 2016). Cabe resaltar la importancia de nuestros aportes en los patrones de evolución de nicho que siguen siendo poco estudiados y son importantes en la evolución de la migración.

BIBLIOGRAFÍA

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., B. Vilela y R. P. Anderson (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541-545.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162, 211-232.
- Bar-Massada, A. (2015). Complex relationships between species niches and environmental heterogeneity affect species co-occurrence patterns in modelled and real communities. *Proceedings. Biological Sciences*, 282, 20150927.
- Barnagaud, J., Devictor, V., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., I. Le Viol y F. Archaux (2012). Relating habitat and climatic niches in birds. *PloS One*, 7, e32819.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., W. Thuiller y F. Courchamp (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365-377.
- Berlanga, H. (2001). Conservación de las aves de América del Norte. *CONABIO. Biodiversitas*, 38,1-8.
- Boria, R. A., Olson, L. E., S. M. Goodman y R. P. Anderson (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275, 73-77.
- Broennimann, O. y Guisan A. (2008). Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4, 585-589.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz,... Zimmermann, N. E., C. H. Graham y A. Guisan (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 481-497.
- Callo, P. A., E. S. Morton y Bridget J. M. Stutchbury (2013). Prolonged spring migration in the red-eyed vireo (*Vireo olivaceus*). *The Auk*, 130, 240-246.

- Carlisle, J. D., Olmstead, K. L., C. H. Richart y D. L. Swanson (2012). Food availability, foraging behavior, and diet of autumn migrant landbirds in the boise foothills of Southwestern Idaho. *The Condor*, 114, 449-461.
- CATHALAC. (2011). Informe Final: Mapa Centroamericana de Cobertura y Uso de la Tierra, Cambios de Cobertura y Uso de la Tierra 1980-1990-2000-2010. Programa Regional para la Reducción de la Vulnerabilidad y Degradación Ambiental, PREVDA. Panamá, República de Panamá. pp.166.
- Chablé, S. J. y E.R. Pasos (2010). Aves, en: Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán, Durán R. y M. Méndez (eds). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. pp. 264-266.
- CHELSEA. (2019). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. Instituto Federal Suizo de Investigación de Bosques, Nieve y Paisaje. Disponible en: <http://chelsea-climate.org/> [Acceso septiembre 2018].
- Chen, C., Holyoak, M., Wang, Y., X. Si y P. Ding (2019). Spatiotemporal distribution of seasonal bird assemblages on land-bridge islands: Linking dynamic and static views of metacommunities. *Avian Research*, 10, 1-12.
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., N. Barve y L. Osorio-Olvera (2019). kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using maxent. *PeerJ*, 7, e6281.
- Colwell, R. K. y Rangel T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19651-19658.
- CONABIO. (2019). División política municipal, 1:250000. Catálogo de metadatos geográficos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis> [Acceso octubre 2018].
- Cortés, G. R., A. M. Gordillo y A. S. Navarro (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 530-542.
- Costa, G. C., Wolfe, C., Shepard, D. B., J. P. Caldwell y L. J. Vitt (2008). Detecting the influence of climatic variables on species distributions: A test using GIS niche-

- based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography*, 35, 637-646.
- Coxen, C. L., Frey, J. K., S. A. Carleton y D. P. Collins (2017). Species distribution models for a migratory bird based on citizen science and satellite tracking data. *Global Ecology and Conservation*, 11, 298-311.
- Crick, H. (2004). The impact of climate change on birds. *British ornithologists Union, Ibis*, 146, 48-56.
- Deppe, J. L. y Rotenberry, J. T. (2005). Temporal patterns in fall migrant communities in Yucatan, Mexico. *The Condor*, 107, 228-243.
- Deppe, J. L. y Rotenberry, J. T. (2008). Scale-dependent habitat use by fall migratory birds: vegetation structure, floristics, and geography. *Ecological Monographs*, 78, 461-487.
- Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F. T., D'Amen, M., Randin, C., . . . A. Guisan (2017). ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40, 774-787.
- Dudík, M., S. J. Phillips y R. E. Schapire (2007). Maximum entropy density estimation with generalized regularization and an application to species distribution modeling. *Journal of Machine Learning Research*, 8, 1217–1260.
- Dufour, P., Descamps, S., Chantepie, S., Renaud, J., Guéguen, M., Schiffers, K., . . . S. Lavergne (2020;2019). Reconstructing the geographic and climatic origins of long-distance bird migrations. *Journal of Biogeography*, 47, 155-166.
- Duno-de Stefano, R., Can-Itza, L. L., A. Rivera-Ruiz y L. M. Calvo-Irabién (2012). Regionalización y relaciones biogeográficas de la península de yucatán con base en los patrones de distribución de la familia leguminosae. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 83, 1053-1072.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., . . . M. Araujo (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Y. E. Chee y C. J. Yates (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57.

- Elton, CS (1927). *Ecología animal*. Sidgwick y Jackson, Londres.
- Engler, J. O., Rödder, D., D. Stiels y M. I. Förschler (2014). Suitable, reachable but not colonised: Seasonal niche duality in an endemic mountainous songbird. *Journal of Ornithology*, 155, 657-669.
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., G. Medina-Vogel y A. T. Peterson (2014). Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: Use of maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health*, 9, 221-229.
- Freeman, B., J. Sunnarborg y A. T. Peterson (2019). Effects of climate change on the distributional potential of three range-restricted West African bird species. *The Condor*, 121.
- García, E. (1998). *Climas, escala 1:100000*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- Greenberg, R., Niven, D. K., S. Hopp y C. Boone (1993). Frugivory and Coexistence in a Resident and a Migratory Vireo on the Yucatan Peninsula. *The Condor*, 95, 990-999.
- Greenberg, R., J. S. Ortiz y C. M. Caballero (1994). Aggressive competition for critical resources among migratory birds in the neotropics. *Bird Conservation International*, 4, 115-127.
- Greenberg, R., M. S. Foster y L. V. Márquez (1995). The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 619-639.
- Grinnell J (1917). The niche relationship of the California thrasher. *Auk*, 34, 427-433.
- Gómez, C., Tenorio, E. A., P. Montoya y C. D. Cadena (2016). Niche-tracking migrants and niche-switching residents: evolution of climatic niches in New World warblers (Parulidae). *Proceedings. Biological Sciences*, 283, 20152458.
- Guevara, L., Gerstner, B. E., J. M., Kass y R. P. Anderson (2018). Toward ecologically realistic predictions of species distributions: A cross-time example from tropical montane cloud forests. *Global Change Biology*, 24, 1511-1522.

- Heikkinen, R. K., M. Luoto y R. Virkkala (2006). Does seasonal fine-tuning of climatic variables improve the performance of bioclimatic envelope models for migratory birds? *Diversity and Distributions*, 12, 502-510.
- Hopp, S. L., A. Kirby y C. A. Boone (2019). White-eyed Vireo (*Vireo griseus*). Neotropical Birds Online (TS Schulenberg, Editor). Laboratorio de Ornitología de Cornell, Ithaca, NY, EE. UU. Disponible en: <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/whevire>. [Acceso marzo 2018]
- Hutchinson GE. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol.* 22, 415- 427.
- INEGI. (2016). Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación. Escala 1:250 000. Serie VI (Capa Union), escala: 1:250 000. edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- Jarvie S. y Svenning J. C. (2018). Using species distribution modelling to determine opportunities for trophic rewilding under future scenarios of climate change. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 373, 20170446.
- Jiguet, F., Gregory, R. D., Devictor, V., Green, R. E., Vorisek, P., A. Van Strien y D. Couvet (2010). Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology*, 16, 497-505.
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-auza, R. W., . . . M. Kessler (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170122.
- Laube, I., C. H. Graham y K. Böhning-Gaese (2015). Niche availability in space and time: migration in *Sylvia* warblers. *Journal of Biogeography*, 42, 1896-1906.
- Lentz, D., R. Bye y V. Sánchez-Cordero (2008). Ecological Niche Modeling and Distribution of Wild Sunflower (*Helianthus annuus*L.) in Mexico. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 541-549.
- Levey, D. J., y Stiles, F. G. (1994). Variabilidad de recursos, habitat y movimientos estacionales en aves neotropicales: Implicaciones para la evolución de la migración a larga distancia. *Bird Conservation International*, 4, 109-113.

- Llamosa, N. E. (2011). Aves comunes de la Península de Yucatán. Editorial: Dante. Primera edición.
- Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y R. Real (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145-151.
- Lynch, J. F. (1989). Distribution of Overwintering Nearctic Migrants in the Yucatan Peninsula, I: General Patterns of Occurrence. *The Condor*, 91, 515-544.
- Maciel, M. C., Manríquez, M. N., P. Aguilar y R. G. Sánchez (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria Multidisciplinary Scientific Journal*, 25, 3-19.
- MacKinnon, H. B. (2017). *Sal a Pajarear Yucatán [Guía de aves] Segunda Edición*.
- Magory Cohen, T., McKinney, M., S. Kark y R. Dor (2019). Global invasion in progress: Modeling the past, current and potential global distribution of the common myna. *Biological Invasions*, 21, 1295-1309.
- Meerman, J. and Clabaugh, J. (2017). Biodiversity and Environmental Resource Data System of Belize. [Online] Disponible en: <http://www.biodiversity.bz> [Acceso octubre 2018].
- Molina, M., J. Sarukhán y J. Carabias (2017). La respuesta de los ecosistemas y de las especies al cambio climático, y su impacto en la salud humana, en: *El cambio climático. Causas, efectos y soluciones*. FCE, SEP y Conacyt. pp 76-97.
- Moore, F. R., y Yong, W. (1991). Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 85-90.
- NASa (2018). Chipe Pecho Manchado (*Setophaga americana*). National Audubon Society. Guía de Aves de América del Norte. Disponible en: <https://www.audubon.org/es/guia-de-aves/ave/chipe-pecho-manchado> [Acceso mayo 2018]
- NASb (2018). Chipe Garganta Amarilla (*Setophaga dominica*). National Audubon Society. Guía de Aves de América del Norte. Disponible en: <https://www.audubon.org/es/guia-de-aves/ave/chipe-garganta-amarilla> [Acceso mayo 2018]

- NASc (2018). Vireo Ojos Rojos (*Vireo olivaceus*). National Audubon Society. Guía de Aves de América del Norte. Disponible en: <https://www.audubon.org/es/guia-de-aves/ave/vireo-ojos-rojos> [Acceso mayo 2018]
- Nakazawa, Y., Peterson, A. T., E. Martínez-Meyer y A. G. Navarro-Sigüenza (2004). Seasonal niches of nearctic-neotropical migratory birds: Implications for the evolution of migration. *The Auk*, 121, 610-618.
- Ocampo, N. (2010). El Fenómeno de la migración en aves: una mirada desde la Orinoquia. *Orinoquia*, 14, 188-200.
- Odling, F. S., K. Laland y M. Feldman (2003). The evidence for niche construction, en: *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution (MPB-37)*. Princeton University Press. pp 36-115.
- Orellana, R. L., M. C. Espadas y M. F. Nava (2010). Climas, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. Durán R. y M. Méndez (eds). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. pp. 10-11.
- Osorio-Olvera, L. A., M. Falconi y J. Soberón (2016). Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 87, 1080-1088.
- Papeş, M., A. T. Peterson y G. V. N. Powell (2012). Vegetation dynamics and avian seasonal migration: Clues from remotely sensed vegetation indices and ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 39, 652-664.
- Pearson, R. G. y Dawson T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371.
- Pérez-Moreno, H., Martínez-Meyer, E., J. Soberón Mainero y O. Rojas-Soto (2016). Climatic patterns in the establishment of wintering areas by North American migratory birds. *Ecology and Evolution*, 6, 2022-2033.
- Pérez-Sarabia, J. E., Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G., Ramírez Morillo, I., Méndez-Jiménez, N., Zamora-Crescencio, P., . . . W. Cetzal-Ix (2017). El conocimiento florístico de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 44, 39-49.

- Peterson, A. T. (2001). Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103, 599-605.
- Peterson, A. T., L. G. Ball y K. P. Cohoon (2002). Predicting distributions of mexican birds using ecological niche modelling methods: Distributions of mexican birds. *British ornithologists Union, Ibis*, 144, E27-E32.
- Peterson, A. T., M. E. Cobos y D. Jiménez-García (2018). Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429, 66-77.
- Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R., Anderson, R., Martínez, E. M., M. Nakamura y M. Araújo (2011). Concepts of Niches, en: *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press. pp 7-22.
- Petric, M., Lalic, B., Ducheyne, E., V. Djurdjevic y D. Petric (2017). Modelling the regional impact of climate change on the suitability of the establishment of the Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) in Serbia. *Climatic Change*, 142, 361-374.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Phillips, SJ y Dudik, M. (2008). Modelado de distribuciones de especies con MaxEnt: nuevas extensiones y una evaluación exhaustiva. *Ecografía*, 31, 161-175.
- Pocheville, A. (2015). The Ecological Niche: History and Recent Controversies, en: *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. T. Heams et al. (eds). Springer Science. pp. 547-586.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- Ralston, J., DeLuca, W. V., R. E. Feldman y D. I. King (2016). Realized climate niche breadth varies with population trend and distribution in North American birds: Trends influence realized climate niche. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1173-1180.

-
- Rich, J. L., D. J. Currie y A. Hurlbert (2018). Are North American bird species' geographic ranges mainly determined by climate? *Global Ecology and Biogeography*, 27, 461-473.
- Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., L. E. Loe y A. Mysterud (2019). Future suitability of habitat in a migratory ungulate under climate change. *Proceedings. Biological Sciences*, 286, 20190442.
- Salewski, V., y Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration-a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94, 268-279.
- Schirmer, A., Hoffmann, J., J. A. Eccard y M. Dammhahn (2020). My niche: Individual spatial niche specialization affects within- and between-species interactions. *Proceedings. Biological Sciences*, 287, 20192211.
- Schoener (1970) Schoener, T.W. (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51, 408-418.
- Schurr, F. M., Pagel, J., Cabral, J. S., Groeneveld, J., Bykova, O., O'Hara, ... N. E. Zimmermann (2012). How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*, 39, 2146-2162.
- Şekercioğlu, Ç. H., R. B. Primack y J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, 148, 1-18.
- Sillero, N. (2011). What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling*, 222, 1343-1346.
- SINIT (2019). Descargas SINIT. Departamentos de Guatemala (IGN). Disponible en: <http://ide.segeplan.gob.gt/descargas.php> [Acceso octubre 2018].
- Slagsvold, T., y Wiebe, K. L. (2007). Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 19-23.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123.
- Soberón, J. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33, 159–167.

- Soberón, J., y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19644-19650.
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Soberón, J., L. Osorio-Olvera y A. T. Peterson (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 88, 437-441.
- Solano, E., Solano, E., T. P. Feria y T. P. Feria (2007). Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1885-1900.
- Steven J. Phillips, M. Dudík y R. E. Schapire (2019). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Disponible en: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. [Acceso marzo 2018].
- Tingley, M. W., Monahan, W. B., S. R. Beissinger y C. Moritz (2009). Birds track their grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19637-19643.
- Toews, D. P. (2017). Habitat suitability and the constraints of migration in New World warblers. *Journal of Avian Biology*, 48, 1614-1623.
- Uribe, E. (2015). El cambio climático y la biodiversidad en América Latina: estado del arte, en: *El cambio climático y sus efectos en la biodiversidad en América Latina*. Comisión Económica para América Latina y el Caribe (CEPAL). pp. 13-21.
- Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868-2883.
- Weinstein, B. G., C. H. Graham y J. L. Parra (2017). The role of environment, dispersal and competition in explaining reduced co-occurrence among related species. *PloS One*, 12, e0185493.

- Wiens John J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 2336-2350.
- Williams, H. M., M. Willemoes y K. Thorup (2017). A temporally explicit species distribution model for a long-distance avian migrant, the common cuckoo. *Journal of Avian Biology*, 48, 1624-1636.
- Woodworth, B. K., C. M. Francis y P. D. Taylor (2014). Inland flights of young red-eyed vireos *Vireo olivaceus* in relation to survival and habitat in a coastal stopover landscape. *Journal of Avian Biology*, 45, 387-395.
- Young, B. E., Franke, I., Hernandez, P. A., Herzog, S. K., Paniagua, L., C. Tovar y T. Valqui (2009). Using spatial models to predict areas of endemism and gaps in the protection of andean slope birds. *The Auk*, 126, 554-565.
- Zuckerberg, B., Fink, D., La Sorte, F. A., Hochachka, W. M., S. Kelling y B. Bradley (2016). Novel seasonal land cover associations for eastern North American forest birds identified through dynamic species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 22, 717-730.
- Zurell, D., Gallien, L., C. H. Graham y N. E. Zimmermann (2018). Do long-distance migratory birds track their niche through seasons? *Journal of Biogeography*, 45, 1459-1468.

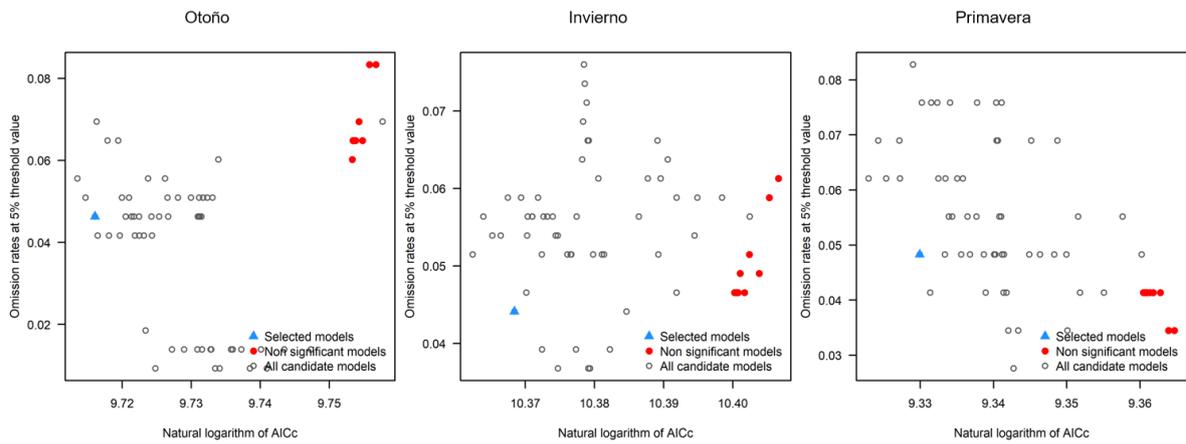
ANEXOS

Anexo 1. Descripción de las variables ambientales utilizadas en el proceso de modelación de nichos.

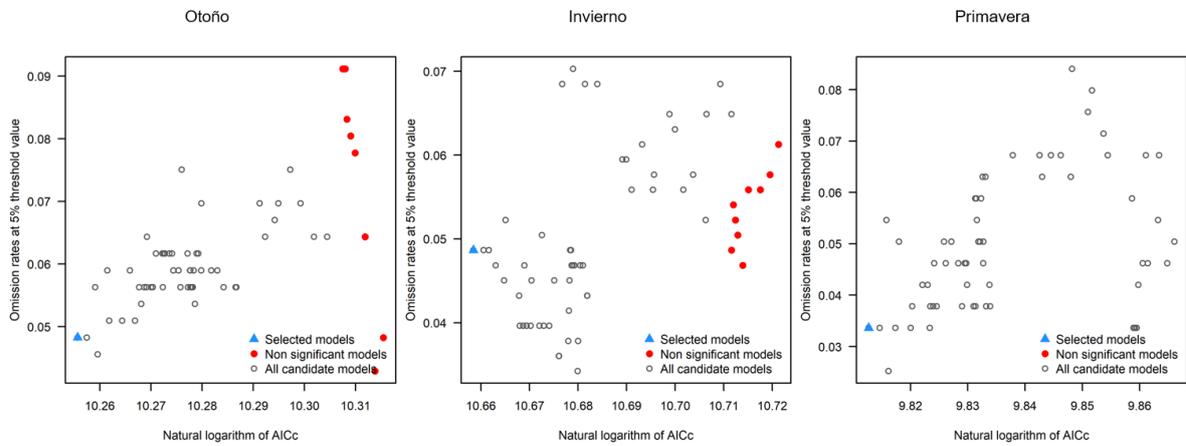
Código	Nombre de la variable	Descripción
Bio 1	Temperatura media anual	
Bio 2	Rango diurno promedio	Promedio de la temperatura mensual [temp max - temp min]
Bio 3	Isotermia	$(\text{Bio 2} / \text{Bio 7}) * (100)$
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura	Desviación estándar * 100
Bio 5	Temperatura máxima del mes más cálido	
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío	
Bio 7	Rango anual de temperatura	
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido	
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío	
Bio 12	Precipitación anual	
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo	
Bio 14	Precipitación del mes más seco	
Bio 15	Estacionalidad de la precipitación	Coficiente de variación
Bio 16	Precipitación del trimestre más húmedo	
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco	

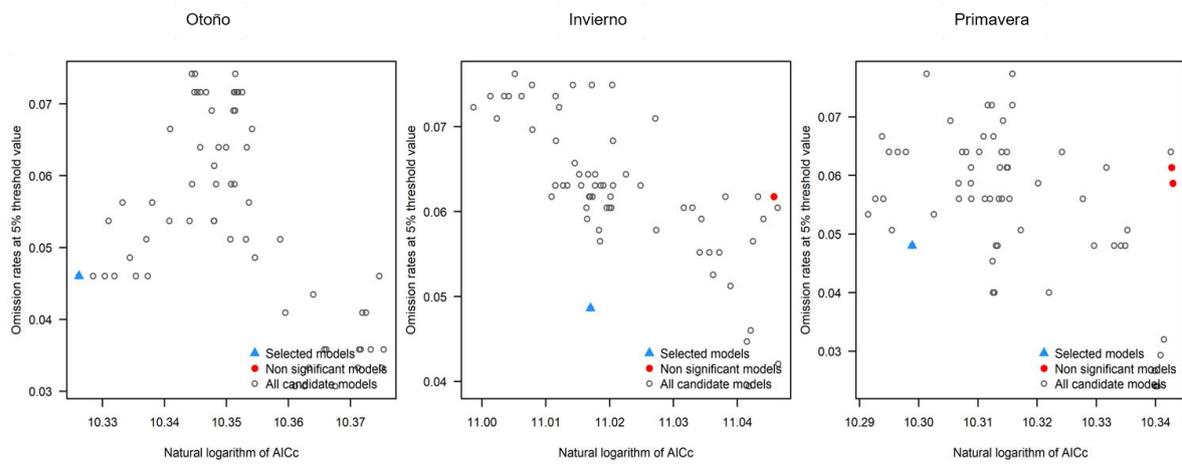
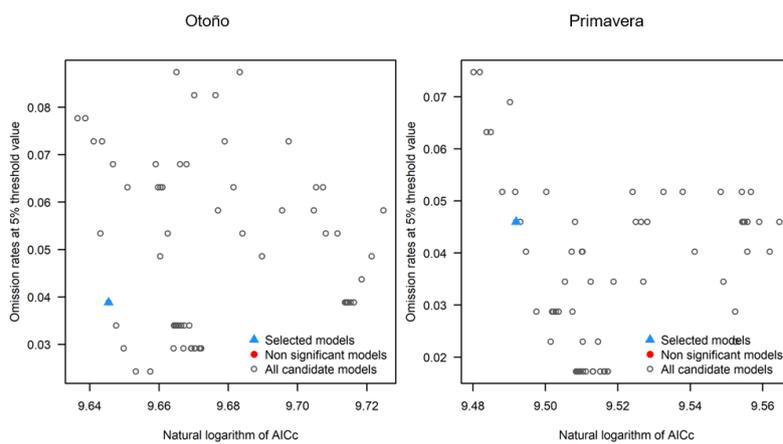
Anexo 2. Posición de los modelos seleccionados en la distribución de todos los modelos candidatos en términos de significancia estadística, tasas de omisión y valores de AICc, para cada especie y temporada.

Setophaga americana



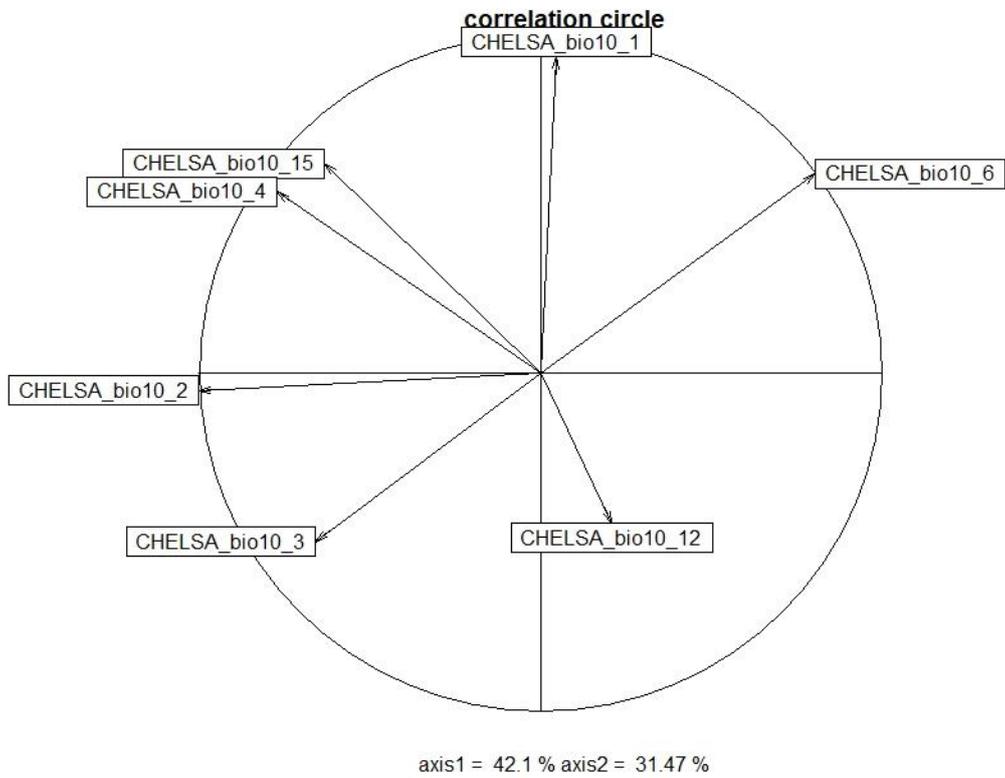
Setophaga dominica



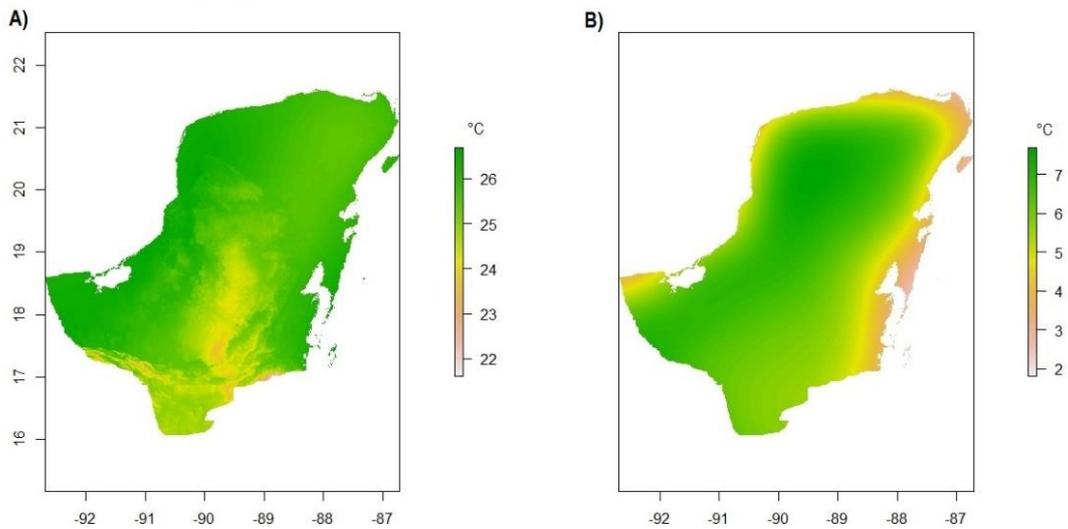
Vireo griseus*Vireo olivaceus*

Nota: Las estadísticas de rendimiento y el resto de los modelos candidatos generados se pueden proporcionar si se desea.

Anexo 3. Contribución de las variables climáticas en los dos ejes del PCA y el porcentaje explicado.

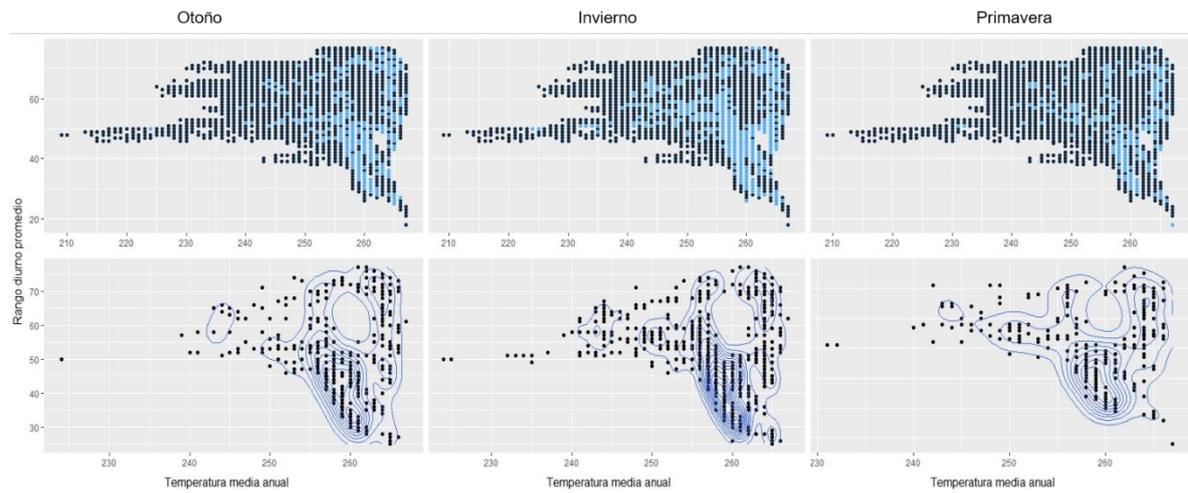


Anexo 4. Representación gráfica de los parámetros bioclimáticos: A) temperatura media anual, B) Rango diurno promedio, en la construcción del espacio ambiental.

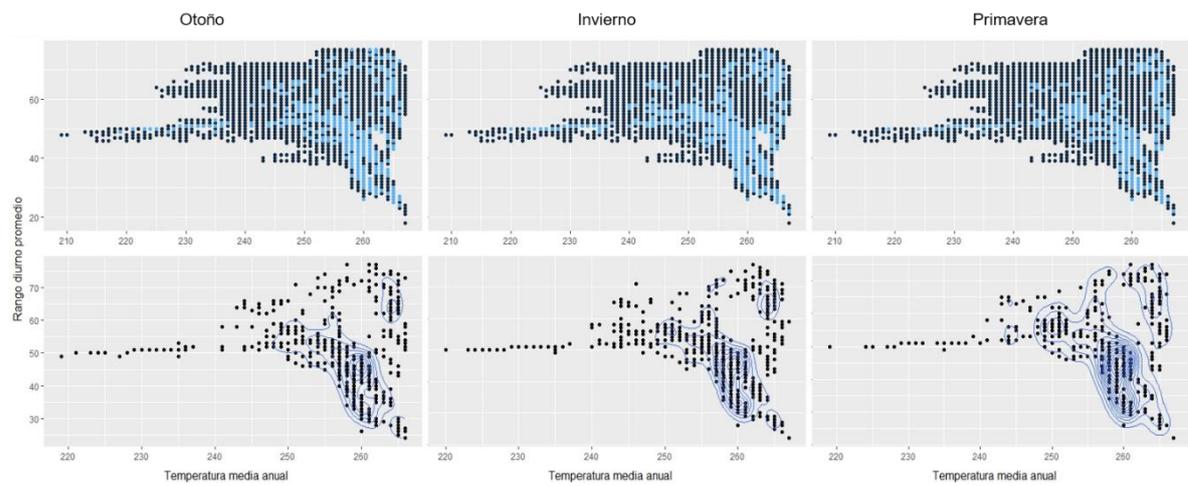


Anexo 5. Representación gráfica del espacio ambiental para cada especie y temporada, construido en dos dimensiones.

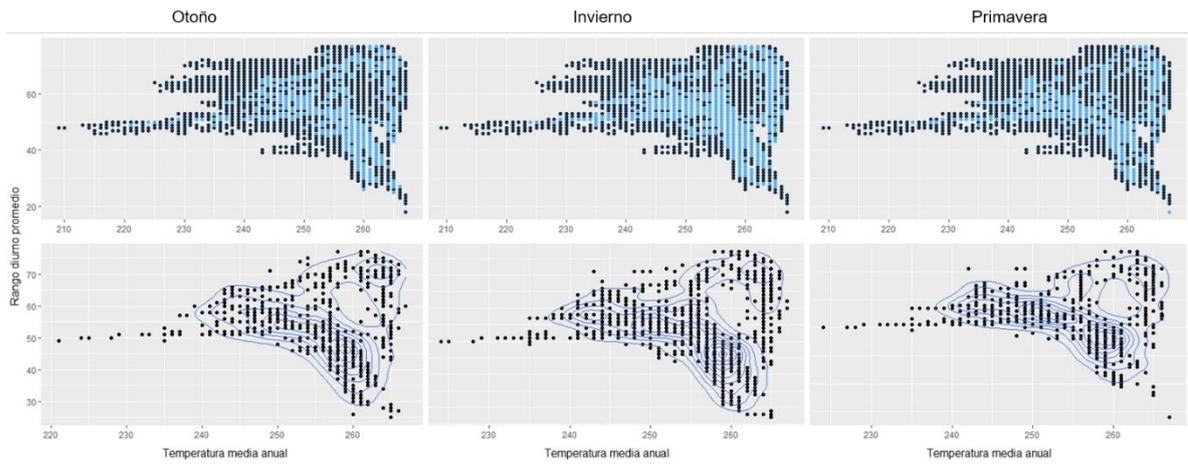
Setophaga americana



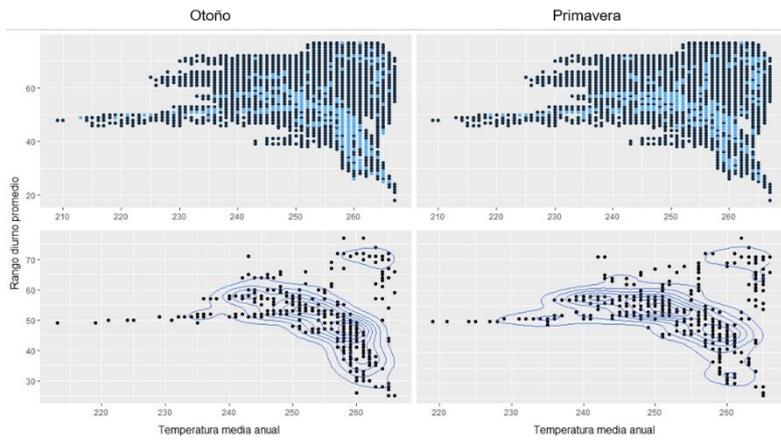
Setophaga dominica



Vireo griseus

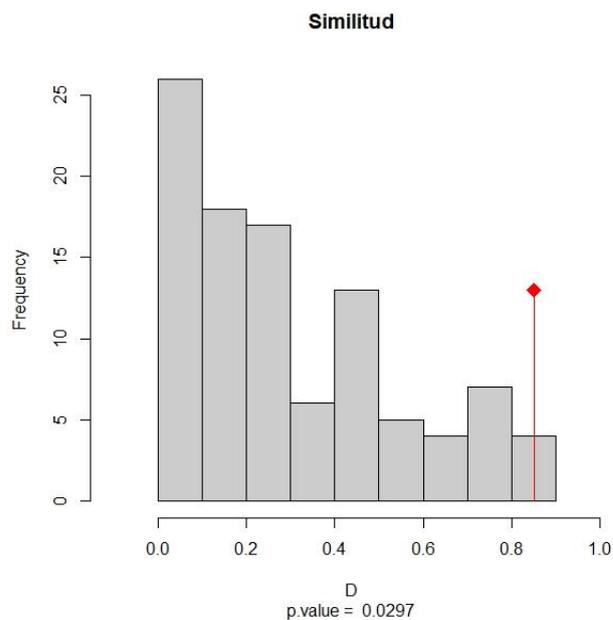


Vireo olivaceus

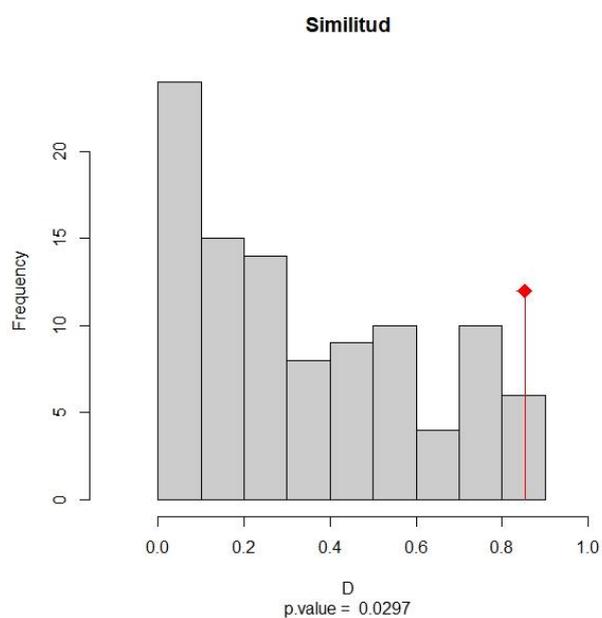


Anexo 6. Histogramas de valores simulados generados en la prueba de similitud, los cuales muestran la superposición de nicho observada D (línea roja con un diamante) y la superposición de nicho simulado (barras grises) entre las especies a partir de 100 iteraciones.

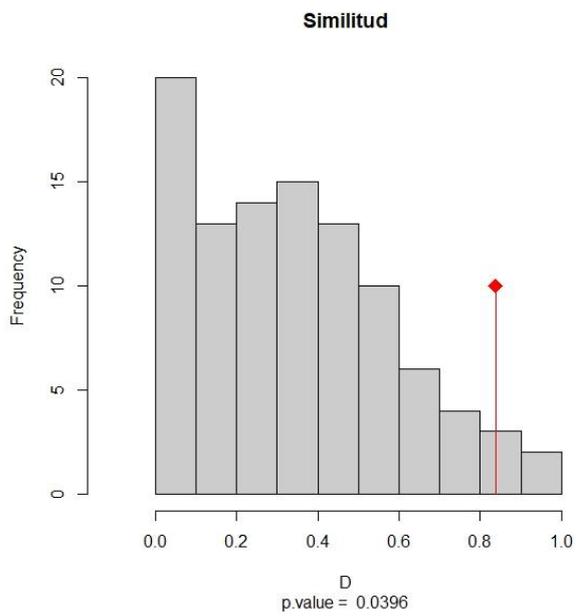
Setophaga americana – Otoño – invierno



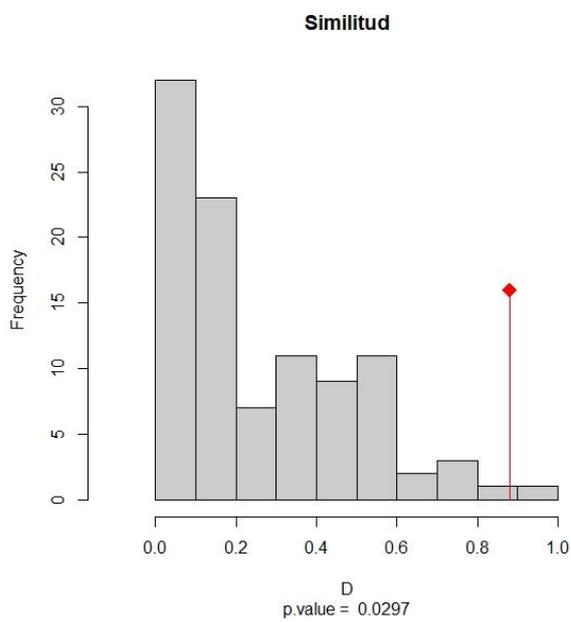
Setophaga americana – Invierno – primavera

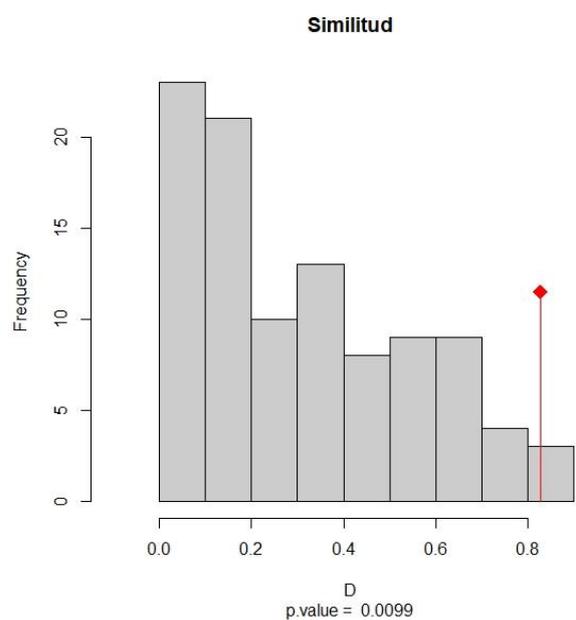
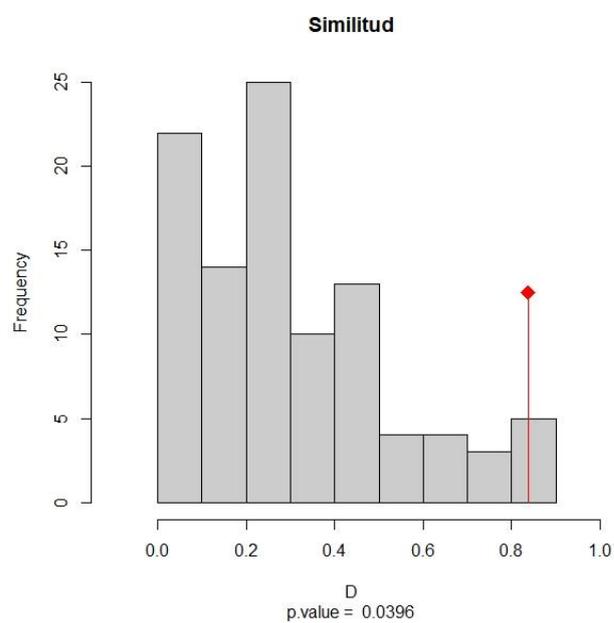


Setophaga americana – Otoño – primavera

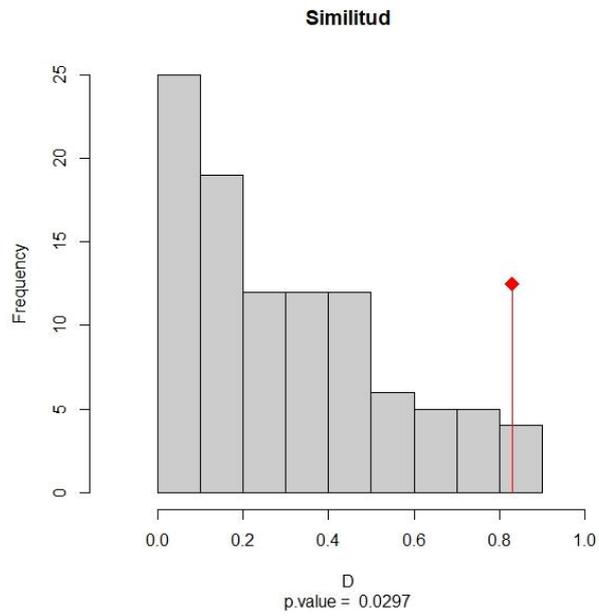


Setophaga dominica – Otoño - invierno

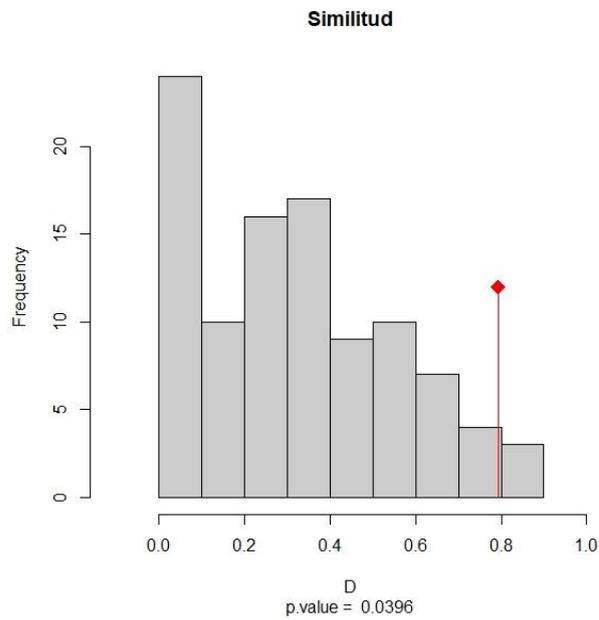


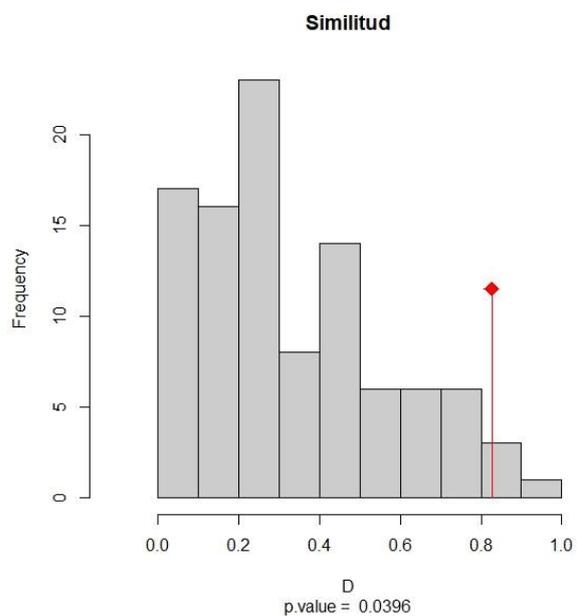
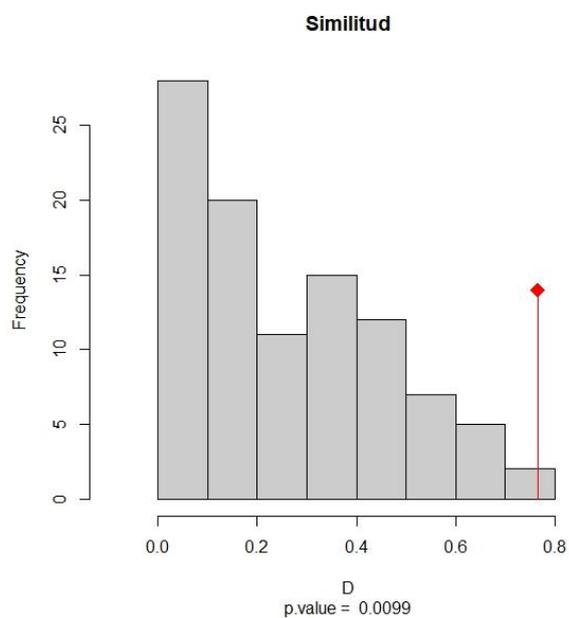
Setophaga dominica – Invierno – primavera*Setophaga dominica* – Otoño - primavera

Vireo griseus – Otoño – invierno

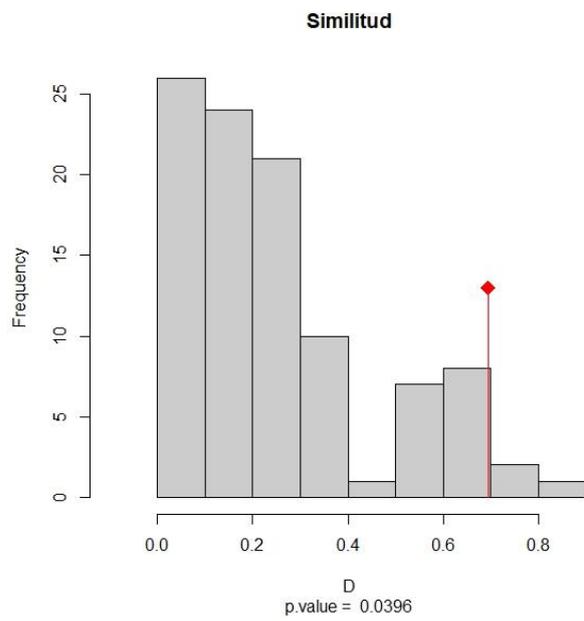


Vireo griseus – Invierno - primavera

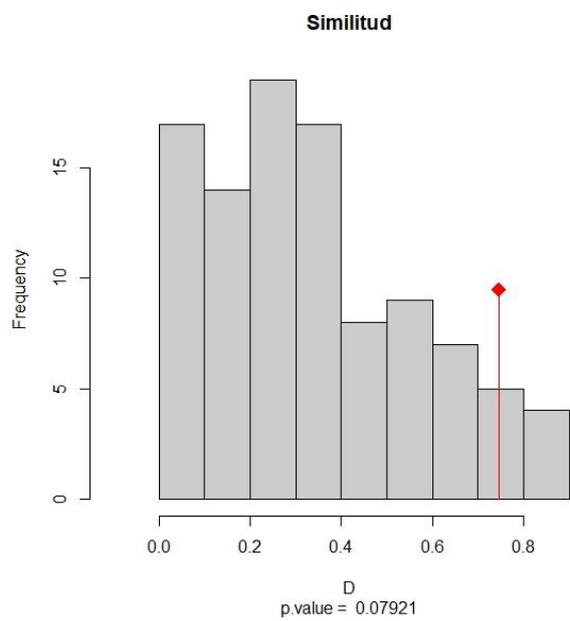


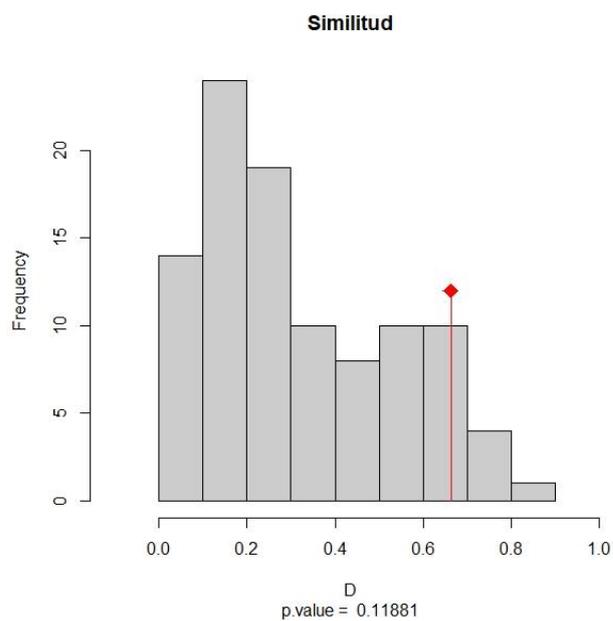
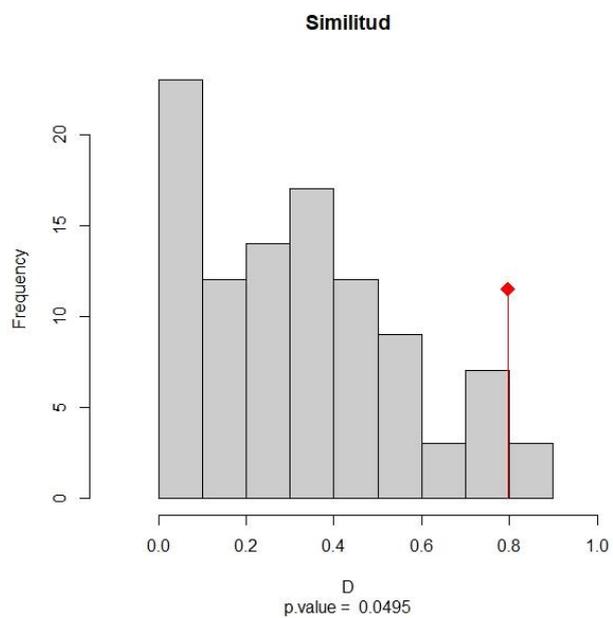
Vireo griseus – Otoño - primavera*Vireo olivaceus* – Otoño – primavera

Setophagas – Otoño



Setophagas – Invierno



Setophagas – Primavera*Vireos – Otoño*

Vireos – Primavera

