



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO COMO FACTOR
LIMITANTE EN LA DISTRIBUCIÓN DEL TORDO
SARGENTO (*Agelaius phoeniceus*) EN LA PENÍNSULA
DE YUCATÁN

Tesis que presenta

DAVIRA YOLANDA PALMA CANCINO

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS
(Ciencias Biológicas: [Opción Recursos Naturales](#))

Mérida, Yucatán, México
2023

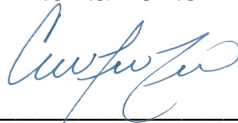
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Davira Yolanda Palma Cancino** titulado “**Los sistemas de apareamiento como factor limitante en la distribución del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán**”, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de investigación Servicios Ambientales, en el laboratorio de Microbiología Química Aplicada a la Ecología y el laboratorio de Marcadores Moleculares del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la **Dra. María Azucena Canto Aguilar** y la Codirección del **Dr. Richard Evan Feldman**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente

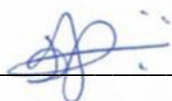


Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 18 de agosto de 2023.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en las secciones de: Materiales y Métodos, Resultados y Discusión de este documento, proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que, a razón de lo anterior, y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a 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 se regirán, en todo caso, por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma:  _____

Nombre: Davira Yolanda Palma Cancino

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de **Recursos Naturales** del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado “**Enfoques moleculares para el conocimiento y conservación de la biodiversidad del sureste de México**” (316771) De financiamiento CONACYT Fondo FOP02-2021-04 de Infraestructura, bajo la dirección de la **Dra. Azucena Canto Aguilar** y el **Dr. Richard Evan Feldman**.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONAHCYT por la beca de doctorado otorgada con el número de apoyo 733724, lo cual me permitió mudarme a una nueva ciudad, mantenerme y hacer ciencia.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, en especial a la Unidad de Recursos Naturales por otorgarme la oportunidad, las instalaciones y el apoyo económico para desarrollar mis estudios de posgrado y realizar mi investigación.

Al Dr. Richard Feldman, porque sin conocerme personalmente confió en mis habilidades y se arriesgó al aceptarme como su estudiante. Porque además de ser un gran tutor, también se convirtió en colega y más importante me brindó su amistad. Agradezco enormemente todo lo que me enseñó y sigue enseñando en el aula, y en campo. Por sus consejos y paciencia, y por todos los bonitos momentos de convivencia que tuvimos.

A la Dra. Azucena Canto, que desde el principio me mostró interés en mi tema de investigación a pesar de no ser completamente de su línea. Siempre buscó la manera de apoyar mi trabajo, dar consejos y observaciones que ayudaron a moldear el trabajo final. Agradezco la paciencia, tiempo y energía que me dedicó, así como su amistad y consejos.

Al Dr. Luis De León Reyna, quien, a pesar de nunca habernos conocido en persona, siempre estuvo alentándome, apoyando y guiando a la distancia. Un claro ejemplo de que vivir en países diferentes no interfiere en el desarrollo de la ciencia en conjunto. Agradezco su tiempo e interés por mi investigación, así como el apoyo otorgado a la misma.

A los Doctores Germán Carnevali, Mariana Chávez Pesqueira, Alfredo Barrera y José Luis Hernández-Stefanoni, por el tiempo y esfuerzo dedicado a la revisión y observaciones para mejorar mi documento de tesis. Por resolver mis dudas y enseñarme cosas nuevas.

A los técnicos de la Unidad de Recursos Naturales Alfredo Dorantes, Rosalina Rodríguez y Matilde Ortiz, siempre estaré agradecida por el enorme apoyo que me brindaron en campo y laboratorio para poder llevar a cabo mi investigación. Todas las horas, desveladas, ensayos y errores que compartieron conmigo para poder obtener datos en que basarme. Además de toda la energía que invirtieron en mí, gracias por las pláticas y consejos.

Gracias al personal administrativo del CICY que siempre me apoyó y resolvió mis dudas, en especial a Karla Reynoso y a Alejandra Arceo.

A los propietarios y encargados de terrenos que nos permitieron el acceso, así como a ayudantes de la zona que nos facilitaron el muestreo en campo en Progreso, Río Lagartos, Celestún y Dzilam de Bravo, especialmente a Chucho y a Victoria.

Un agradecimiento especial a Mickayla Johnston, por haber sido mi compañera de campo, apoyo invaluable para mi investigación, así como por compartir la pasión por el tordo sargento.

A Ingrid Tello López, quien fue pieza clave en mi investigación. Estaré para siempre agradecida por tu apoyo incondicional tanto en campo como en lo personal. Sin ti, muchas cosas de esta investigación no hubieran sido posibles. Te admiro como investigadora y amiga.

A Aldo Echeverría, gracias por apoyarnos en campo a pesar de tener que madrugar. Tu pasión por las aves y la investigación lleva a que brindes tu apoyo y conocimiento sin pedir algo a cambio. Además, agradezco todos los consejos y ayuda que me brindaste para lograr muchas cosas en R.

A Pedro Ruiz, por su ayuda y asesoría técnica, gracias por tomarte el tiempo de enseñarme y aconsejarme. Así como de brindarme tu amistad, chocopaisano.

A mis compañeros y amigos del laboratorio Ecoaves: Gerardo, Aldo, Sebastián, Rebeca e Ingrid, por darme consejos, apoyarnos mutuamente y en especial, por brindarme su amistad. Siempre atesoraré los momentos y aventuras que pasamos, y las que faltan por tener.

A las amistades que formé a lo largo de estos años en Mérida, gracias por hacer más amena y divertida mi estancia aquí.

A Dulce Sosa y Anahí Gaona por su invaluable amistad, por siempre darme ánimos, consejos y apoyo. Por siempre celebrar y llorar conmigo.

A mi familia paterna y materna, muchas gracias por su constante apoyo y ánimos para seguir adelante, gracias por tanto cariño.

A mis hermanos David y Pablo por siempre apoyarme, quererme y molestarme.

A mis cuñadas Naybi y Edith, por su cariño, apoyo y compartir momentos muy divertidos, así como una familia.

A mi suegra Miroslava Peña quien siempre me ha mostrado su apoyo incondicional, así como alentarme para seguir mis metas.

A mis padres, a los cuales les debo todo lo que soy y lo que he logrado. Tienen todo mi respeto y orgullo, son una constante fuente de inspiración. Los amo, gracias por tanto.

Y finalmente, agradezco eternamente a mi esposo Augusto Peña, por amarme tanto, así como soy. Porque siempre me apoya para seguir mis sueños, y día a día me enseña y reafirma lo que es el amor verdadero.

DEDICATORIAS

A todas las personas que día a día luchan por preservar y conservar los recursos naturales

A todas las personas que tienen interés y pasión por las aves

Al Tordo Sargento

A mi familia

A bebé

PRODUCTOS ASOCIADOS

Artículo

Palma-Cancino, D.Y., Feldman, R.E., De León, L.F., Canto, A. (2022) Relación especie-hábitat del Tordo Sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 9(3): e3413

Congresos

Presentación del cartel titulado: Ocurrencia estacional del Tordo Sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. En el XIX Congreso para el estudio y conservación de las aves en México, 2022.

Ponencias, pláticas y talleres

Participación en el Ciclo de Seminarios Científicos de Investigación y Docencia 2020, en en los programas académicos de Doctorado y Maestría en Ciencias en Ecología y Biotecnología, de la Universidad Veracruzana. Como ponente invitado con el tema: Tordo sargento: un ave es migrante y residente.

Seminario “Ocupación estacional del Tordo sargento en la península de yucatán” durante el seminario de divulgación - estudiantes URN 2021-I

Plática de Historias de Aves “Tordo sargento” a través de Facebook Live en el marco de la 20° edición del Festival de las Aves Toh 2021.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	5
ANTECEDENTES.....	5
1.1 DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES.....	5
1.2 DISPERSIÓN	5
1.3 LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO	7
1.3.1 SISTEMA DE APAREAMIENTO Y VARIACIÓN DE ALELOS EN LA POBLACIÓN.....	9
1.3.2 MÉTODOS PARA INFERIR PARENTESCO.....	11
1.4 OCUPACIÓN DEL HÁBITAT.....	13
1.4.1 DATOS DE CIENCIA CIUDADANA.....	15
1.4.2 MODELOS RANDOM FOREST	17
1.5 EL TORDO SARGENTO COMO CASO DE ESTUDIO EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.....	18
1.5.1 CARACTERÍSTICAS DEL TORDO SARGENTO.....	19
1.5.2 EVOLUCIÓN DE LA POLIGINIA EN EL TORDO SARGENTO.....	21
1.5.3 CARACTERÍSTICAS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.....	22
JUSTIFICACIÓN	23
HIPÓTESIS.....	25
OBJETIVO GENERAL.....	25
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	26
CAPÍTULO II	27

ESTRUCTURA GENÉTICA Y SISTEMA DE APAREAMIENTO EN POBLACIONES DE TORDO SARGENTO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN	27
2.1 INTRODUCCIÓN	27
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	31
2.2.1 ELECCIÓN DE SITIOS DE MUESTREO	31
2.2.2 CAPTURA Y TOMA DE MUESTRAS	32
2.2.3 EXTRACCIÓN DE ADN	34
2.2.4 AMPLIFICACIÓN DE LOCI MICROSATÉLITES Y GENOTIPADO.....	36
2.2.5 ANÁLISIS DE DATOS	38
2.3 RESULTADOS	40
2.3.1 INDIVIDUOS MUESTREADOS.....	40
2.3.3 VARIACIÓN GENÉTICA Y ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	42
2.3.4 ANÁLISIS DE PARENTESCO	46
2.4 DISCUSIÓN	48
CAPÍTULO III.....	59
RELACIÓN ESPECIE-HÁBITAT DEL TORDO SARGENTO (<i>AGELAIUS PHOENICEUS</i>) EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.....	59
3.1 INTRODUCCIÓN	60
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	61
3.2.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	61
3.2.2 ESPECIE DE ESTUDIO	62
3.2.3 DATOS DE DETECCIÓN/NO DETECCIÓN.....	63

3.2.4 VARIABLES EXPLICATIVAS	64
3.2.5 MODELADO DE PROBABILIDAD DE OCURRENCIA.....	66
3.2.6 DISTRIBUCIÓN DEL TORDO SARGENTO POR TEMPORADA	66
3.3 RESULTADOS	67
3.3.1 MODELADO DE PROBABILIDAD DE OCURRENCIA.....	67
3.3.2 DISTRIBUCIÓN DEL TORDO SARGENTO POR TEMPORADA	69
3.4 DISCUSIÓN	71
3.4.1 LOS HÁBITATS ASOCIADOS CON LA OCURRENCIA DEL TORDO SARGENTO.....	71
3.4.2 LA DIFERENCIA EN LA DISTRIBUCIÓN DEL TORDO SARGENTO ENTRE TEMPORADAS	72
3.5 CONCLUSIONES	74
CAPÍTULO IV	77
4.1 DISCUSIÓN GENERAL	77
4.2 CONCLUSIONES GENERALES.....	80
4.3 PERSPECTIVAS.....	81
BIBLIOGRAFÍA	83
GLOSARIO.....	113

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. 1** Individuo macho (A) y hembra (B) de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) capturados en la península de Yucatán. 19
- Figura 2. 1** Localidades para la captura, toma de datos y muestras de sangre de individuos de tordo sargento, y el tipo de cobertura del suelo (MCD12Q1-2019) de la costa norte de la península de Yucatán.....32
- Figura 2. 2** Señuelo con la imagen de un macho de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) con una bocina encima reproduciendo vocalizaciones de la especie, colocado a la mitad de la red de niebla en vegetación de manglar.33
- Figura 2. 3** Toma de muestras de sangre en una hembra de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) (A) almacenadas en viales (B) con etanol.....34
- Figura 2. 4** Sexo de los individuos capturados de tordo sargento por localidad, durante la temporada reproductiva y no reproductiva.41
- Figura 2. 5** Número de individuos de tordo sargento capturados en las diferentes categorías de edades por localidad, durante la temporada reproductiva y no reproductiva.41
- Figura 2. 6** Diferenciación genética entre poblaciones de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. La figura indica la ubicación de las poblaciones de estudio, la diferenciación genética (F_{st}), y número de migrantes por generación (Nm) entre ellas. Se observa que entre las poblaciones más lejanas geográficamente hay un menor flujo génico y mayor diferenciación genética.43
- Figura 2. 7** Estructura genética en poblaciones del tordo sargento en la península de Yucatán. La figura muestra la probabilidad de asignación de cada individuo (barras verticales) a dos grupos genéticos ($K = 2$), diferenciados con los colores gris y rojo en la península.45
- Figura 2. 8** Análisis de coordenadas principales de los individuos genotipados de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en cada localidad (cuatro poblaciones) muestreada en la península de Yucatán.....45
- Figura 2. 9** Pares de hermanos completos (A) y medios hermanos (B) asignados por COLONY

de los 85 individuos genotipados. En los ejes Hijo 1 e Hijo 2, las dos primeras letras representan la población seguido del número del individuo.47

Figura 2. 10 Relación entre las poblaciones y la temporada (línea turquesa = ambos individuos de la misma temporada, línea amarilla = un individuo de la temporada reproductiva y otro de la no reproductiva), que comparten hermanos completos (línea continua) y medios hermanos (línea punteada), entre más gruesa la línea representa que comparten un mayor número de hermanos.48

Figura 3. 1 Distribución de los tipos de cobertura del suelo de acuerdo a la clasificación de MODIS en la Provincia Biótica Península de Yucatán en el año 2019.65

Figura 3. 2 Importancia de las variables predictivas para explicar la detección del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada. Luces ciudad (M) = media de la intensidad y Luces ciudad (ds) = desviación estándar de la intensidad.68

Figura 3. 3 Relación de las variables más explicativas dentro de los modelos con la probabilidad de ocurrencia del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada: A) sabana, B) inicio de la observación, C) bosque perenne de hoja ancha, D) luces ciudad (media), E) sabana leñosa, F) duración de la observación, G) distancia recorrida, H) luces ciudad (desviación estándar), I) pastizales, J) humedales, K) agua y L) número de observadores.69

Figura 3. 4 Mapas de las predicciones de probabilidad de ocurrencia del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la Provincia Biótica Península de Yucatán por temporada reproductiva y no reproductiva.71

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2. 1 Loci microsatélite, secuencia de los primers utilizados exitosamente en estudios genéticos del tordo sargento, código de GenBank y referencia de donde se tomó la información.	37
Cuadro 2. 2 Estadísticas de diversidad genética de las cuatro poblaciones de tordo sargento en la península de Yucatán. Los valores indican el porcentaje de loci polimórficos (% P), número de individuos (N), número de alelos (Na), número efectivo de alelos (Ne), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada (He) e índice de fijación (F).....	42
Cuadro 2. 3 Resultados de la prueba de AMOVA con dos estratos población/temporada. Sigma representa la varianza (σ^2) de cada estrato y el porcentaje (%) del total de la varianza explicado por cada estrato. Phi muestra la estadística de diferenciación de población, un valor mayor de Phi representa una mayor cantidad de diferenciación.	44
Cuadro 3. 1 Valores del error cuadrático medio (MSE) y área bajo la curva (AUC) de los modelos calibrados de random forest balanceados para modelar la ocurrencia del tordo sargento (<i>Agelaius phoeniceus</i>) por temporada.	67
Cuadro 3. 2 Superficie y municipios con mayor probabilidad de ocurrencia por temporada del tordo sargento en la Provincia Biótica Península de Yucatán.....	70

RESUMEN

La dispersión es un factor clave en la distribución de las especies, con consecuencias importantes en la estructura genética de las poblaciones. El sistema de apareamiento y la variación estacional de los recursos pueden influir en la distribución regional de una especie. Comprender la estructura poblacional, la variación de los sistemas de apareamiento, y los mecanismos de dispersión que usan las especies para enfrentar la estacionalidad en hábitats tropicales nos proporciona datos relevantes sobre las estrategias de vida y evolución de las especies. En esta tesis, el objeto de estudio es el ave tordo sargento. La especie depende de humedales para su reproducción, los cuales están amenazados resultando en fragmentación del paisaje, lo que puede ocasionar la disminución de conectividad entre poblaciones. La especie ajusta su dieta entre temporadas, lo cual puede propiciar un cambio estacional en la asociación con los hábitats. En este sentido, los objetivos de este estudio fueron i) analizar la estructura genética y sistema de apareamiento genético en las poblaciones del tordo sargento en humedales de la península de Yucatán y ii) analizar la asociación entre tipo de hábitat y la distribución regional de la especie, y su variación entre temporadas reproductiva y no reproductiva. Se usaron (i) marcadores moleculares y los programas GenAlex, STRUCTURE y COLONY; y (ii) datos de ciencia ciudadana (eBird) y modelos de ocurrencia con random forest de regresión. Se observó que las poblaciones de tordo sargento en la península de Yucatán no están aisladas entre sí y tienen una baja diferenciación genética entre ellas. Se detectaron dos grupos genéticos, que muestran la existencia de una estructura poblacional de la especie en el trópico. El análisis de asignación de parentesco concuerda con el sistema de apareamiento generalmente reportado para la especie, que es la poliginia. A lo largo del año, la especie ocurre en hábitats cercanos a la costa o en zonas con vegetación inundable, y evita las zonas urbanas y el bosque perenne. Sin embargo, durante la temporada no reproductiva, la especie amplía su rango de distribución hacia el sur. Los resultados enfatizan la importancia de humedales, sabanas y pastizales inundables para la especie en general y para la península de Yucatán. Este estudio es un primer análisis de estructura, estrategias reproductivas, y asociación entre el hábitat y la ocurrencia del tordo sargento en la península de Yucatán y proporciona datos para entender los factores que influyen en la distribución de la especie en esta latitud. Se resalta la importancia del hábitat de zonas costeras para su distribución, reproducción y sostenibilidad, lo que es relevante porque, a pesar de que el tordo sargento no es una especie amenazada, los ambientes clave para la especie están siendo continuamente afectados por las presiones antropogénicas.

ABSTRACT

Dispersal is a key factor of species distribution, profoundly impacting genetic population structure. The mating system and seasonality of resources significantly shapes its regional distribution. Grasping the nuances of population dynamics, mating system variations, and dispersal mechanisms that species employ to navigate the challenges of seasonality within tropical ecosystems yields essential insights into the life strategies and evolution of species. This thesis centers on the Red-Winged Blackbird as the focal point of investigation. The Red-Winged Blackbird depends on wetland ecosystems for reproductive success, which are facing threats culminating in landscape fragmentation. Such fragmentation can diminished inter-population connectivity. The species demonstrates dietary flexibility across seasons, likely inducing shifts in its preferred habitat associations. With this backdrop, the study's objectives were i) to analyze the genetic structure and genetic mating system within Red-Winged Blackbird populations inhabiting the wetlands of the Yucatan peninsula, and ii) to analyze the association between habitat types and the species' regional distribution, particularly exploring the variation between breeding and non-breeding seasons. Methodologically, we used i) molecular markers in tandem with software like GenAlex, STRUCTURE, and COLONY; and ii) citizen science data (eBird) along with occurrence models constructed through random forest regression. The findings have illuminated that Red-Winged Blackbird populations within the Yucatan peninsula are not genetically isolated, and manifesting low genetic differentiation between them. This genetic landscape unveils the presence of two distinct genetic clusters, signifying a nuanced population structure of the species in the tropics. The kin assignment analysis concurs with the generally acknowledged polygynous mating system of the Red-Winged Blackbird. Across the annual cycle, this avian species predominantly occupies coastal habitats and areas with flooded vegetation, actively avoiding urban areas and evergreen forests. Notably, during the non-breeding season, the species extends its geographical range southwards. These findings underscore the pivotal role of flooded wetlands, savannahs, and grasslands for the species in general and for the Yucatan peninsula. This study constitutes the first comprehensive analysis of Red-Winged Blackbird structure, reproductive strategies, and habitat affiliations within the Yucatan peninsula. Its insights are instrumental in unraveling the multifaceted determinants underpinning species distribution within this geographical latitude. The study underscores the paramount importance of coastal habitat zones, not only for the species distribution and reproduction but also for its long-term viability. This relevance is underscored by the relentless anthropogenic pressures continuing to affect the key habitats supporting the Red-Winged Blackbird, despite its non-threatened status.

INTRODUCCIÓN

La dispersión es un factor clave en la distribución de las especies que tiene consecuencias importantes en el flujo genético entre las poblaciones (Patchett *et al.*, 2022). Los movimientos de dispersión impactan en componentes de la historia de vida como la sobrevivencia y la reproducción (Schlägel *et al.*, 2020). En hábitats donde los individuos tienen experiencia en la explotación del ambiente, estos presentan ventajas para dispersarse y ubicarse de manera ventajosa, maximizando su eficacia biológica (capacidad de un organismo de sobrevivir y transmitir sus genes a la generación siguiente) (Fretwell y Lucas 1969). Por lo tanto, en un hábitat temporalmente variable los individuos presentarán movimientos y ocupación de diferentes áreas porque los beneficios para maximizar la eficacia biológica cambian temporalmente (Hinke *et al.*, 2019).

Las especies de aves requieren diferentes componentes del hábitat para realizar actividades que varían entre y dentro de diferentes etapas de su ciclo anual de vida (Börger *et al.*, 2008), por lo que han evolucionado para presentar diversas estrategias de dispersión (Abrahms *et al.*, 2017) y amortiguar el efecto de la fluctuación de los recursos (McClure *et al.*, 2013). Sin embargo, la mayoría de los estudios se enfocan en especies migratorias que usan diferentes zonas biogeográficas entre temporadas o estudios dentro de una sola estación, descuidando la variación local en la vegetación asociada al cambio de estación (Kawamura *et al.* 2019). Estudios que abarquen más de una temporada contribuyen al conocimiento de los patrones de distribución y ocurrencia estacional (Small-Lorenz *et al.*, 2013) dentro de una región. En los trópicos, esta información es escasa y se requieren estudios que vinculen directamente la estacionalidad de las aves con su distribución.

Un proceso de dispersión importante en las poblaciones de aves que contribuye a los patrones de distribución local es la dispersión de juveniles (Chuang y Peterson, 2016), definida como el movimiento de un individuo entre su sitio natal y el sitio donde se reproducirá (Greenwood y Harvey, 1982). El movimiento de dispersión de juveniles promueve el intercambio genético entre poblaciones y la expansión del rango geográfico (Patchett *et al.*, 2022). La disponibilidad y distribución de los recursos a través del paisaje influye en el tiempo y distancia para localizar sitios adecuados para reproducirse exitosamente, especialmente en hábitats fragmentados (Swift *et al.*, 2021). Por lo tanto, la estructura espacial del hábitat puede tener consecuencias

importantes en la dinámica de poblaciones, ya que puede limitar los movimientos y el flujo génico entre áreas de reproducción desiguales, impactando la estructura poblacional (Swift *et al.*, 2021).

En algunas especies, la dispersión de juveniles está sesgada por el sexo (Mabry *et al.*, 2013), el sexo de los individuos que se dispersan influye en la capacidad de dispersión y éxito para establecerse en otros hábitats (Urban *et al.*, 2012). Un factor importante que determina el sexo dispersor es el sistema de apareamiento (Williams y Rabenold, 2005). En poblaciones monógamas el sexo dispersor es la hembra y en poblaciones poligínicas lo es el macho (Mabry *et al.*, 2013). Se han realizado estudios de cómo la variación en la disponibilidad de recursos necesarios para la reproducción incide en la variación del sistema de apareamiento entre y dentro de las poblaciones (Davies, 1989; Greenlaw y Post, 1985). Por lo tanto, una especie que se enfrenta a ambientes estacionales y/o fragmentados podría presentar variación en el sistema de apareamiento y en el sexo dispersor. Además, el sistema de apareamiento de una especie con un rango amplio de distribución puede presentar variación determinada por las regiones biogeográficas, debido a que difieren en factores ecológicos, demografía y estrategias de vida (Llambías *et al.*, 2019). Las diferencias entre zonas biogeográficas que conllevan a cambios en el comportamiento reproductivo de las especies, y a su vez la estructura y dinámica poblacional, es un tema de gran interés (Wilson, 2009).

En el trópico encontramos ambientes con marcada estacionalidad en la precipitación (Vázquez y Stevens, 2004) que influye en la disponibilidad de alimento y reproducción, lo que sugiere que algunas especies tropicales pueden experimentar ciertas variables climáticas estacionales a una mayor extensión que sus contrapartes en zonas templadas (Laube *et al.*, 2015). Un patrón emergente en la variación en los sistemas de apareamiento es que las especies de aves tropicales presentan más monogamia que las especies a mayores latitudes (Stutchbury y Morton, 2008). Sin embargo, los estudios de especies en zonas templadas son más abundantes (Stutchbury y Morton, 2008). Por lo tanto, es poca la evidencia de que realmente las especies o poblaciones tropicales son diferentes (Macedo *et al.*, 2008).

Comprender la variación de los sistemas de apareamiento, la estructura poblacional y los mecanismos de dispersión local que pueden usar las especies para contrarrestar la estacionalidad en hábitats tropicales nos proporcionará datos relevantes para el estudio de estrategias de vida y evolución de las especies (Davies, 1991; Shuster y Wade, 2003). Se tomó como objeto de estudio las poblaciones del ave tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. El tordo sargento es una especie que se distribuye desde Canadá hasta

Costa Rica y presenta variación del sistema de apareamiento relacionado con la variación en la disponibilidad de recursos (Pribil y Searcy, 2001; Pribil y Picman, 1996). Además, la especie depende de humedales para su reproducción, los cuales están amenazados por factores antropogénicos resultando en su fragmentación (Naylor *et al.*, 2020), lo anterior, puede ocasionar la disminución de conectividad entre poblaciones de la especie. También, presenta cambio de dieta granívora-insectívora entre temporadas (Linz *et al.*, 2017), lo cual podría propiciar un cambio estacional en la asociación de hábitats. En este sentido, los objetivos de este estudio fueron analizar la estructura genética y sistema de apareamiento genético en las poblaciones del tordo sargento en humedales de la península de Yucatán, y analizar la asociación entre tipo de hábitat y la distribución regional de la especie, y su variación entre temporadas reproductiva y no reproductiva.

CAPÍTULO I

ANTECEDENTES

1.1 Distribución de las especies

La distribución de una especie corresponde con el espacio geográfico donde puede ser localizada e interactúa con su entorno (Maciel-Mata *et al.*, 2015). Los factores que determinan la distribución de las especies es uno de los aspectos más estudiados en la ecología (Gaston y Blackburn, 2000). En tiempos actuales, entender cómo se moldea la distribución es necesario para predecir cambios en el rango de las especies y sus consecuencias en la biodiversidad (Chaine, 2010). Los estudios de distribución son la base de casi todos los aspectos de la gestión de la biodiversidad, así como en el establecimiento de estrategias para el manejo y conservación (Sofaer *et al.*, 2019).

La distribución está moldeada por diversos procesos claves y factores biofísicos que dependen del clima y su variabilidad, la topografía, disturbios físicos, presiones antropogénicas como cambios en la cobertura del suelo y uso del suelo, y la variabilidad en los recursos (Randin *et al.*, 2020). La influencia de los factores varía conforme a la escala de estudio, de manera general se identifica al clima como el determinante del rango de las especies a escala amplia, mientras que la topografía y el hábitat pueden ser más importantes a una escala más fina (Randin *et al.*, 2020).

Evaluar el efecto de los diversos factores sobre la presencia o ausencia de una especie nos permite conocer las variables que están afectando su desplazamiento y/o abundancia en una región. El establecimiento, crecimiento o disminución de una población se ve afectado por la respuesta de la especie a las condiciones locales del hábitat que ocupan y a la capacidad de dispersión de los individuos (Maciel-Mata, *et al.*, 2015; Morrison *et al.*, 1998).

1.2 Dispersión

La dispersión juega un papel importante en la dinámica de las poblaciones ya que redistribuye a los organismos, y a sus genes dentro y entre poblaciones, por lo tanto, influye en la extensión o cambio de los rangos geográficos de las especies (Mabry *et al.*, 2013; Bowler y Benton, 2005). La decisión de un individuo de dispersarse está influenciada por la eficacia biológica que espera obtener en otro lugar comparado con la esperada en el área natal (Baguette y Van Dyck, 2007; Fretwell y Lucas, 1969). Si el individuo se beneficia o no de la dispersión puede depender del

estatus social dentro de su grupo si es una especie social, la densidad de la población, la calidad del hábitat (Verhulst *et al.*, 1997; Herzig, 1995) y la capacidad de dispersión (movimiento directos o indirectos que determinan qué sitios son accesibles para la especie desde su área original) (Urban *et al.*, 2012).

La dispersión tiene un costo energético importante, expone a los individuos que se desplazan a depredadores y eleva la probabilidad de no tener éxito para encontrar sitios adecuados para establecerse y en su caso reproducirse (Bonte *et al.*, 2012). Los beneficios de dispersarse incluyen evitar la endogamia, rastrear recursos disponibles, evitar competencia y depredación (Bonte *et al.*, 2012). Los costos y beneficios de dispersarse, pueden variar dependiendo de los cambios en el paisaje, la pérdida del hábitat incrementa los costos de dispersión al incrementar la distancia entre los parches de hábitat y disminuir el tamaño de estos (Johnson *et al.*, 2009). Además, los costos y beneficios de la dispersión pueden variar entre los sexos debido a las diferencias en ecología, comportamiento, y fisiología (Végvári *et al.*, 2018). Las diferencias entre el sexo dispersor pueden impactar la proporción de sexos dentro de las poblaciones, el comportamiento social y los efectos parentales adaptativos (Li y Kokko, 2019).

En algunas especies la dispersión puede ser sesgada al sexo, es decir, hay un sexo que se dispersa más lejos o más frecuentemente. Algunas de las hipótesis para explicar este sesgo son 1) evitar la endogamia (Pusey y Wolf, 1996), por lo que los individuos se dispersan para evitar reproducirse con individuos emparentados, incrementando la heterocigosis y la variabilidad genética dentro de la población. En el caso de que el macho sea territorial, las nuevas hembras se dispersarán en busca de otros machos para evitar reproducirse con el macho progenitor o hermanos; 2) competencia local por pareja (Dobson, 1982) en la cual, los individuos subordinados del sexo que presenta una competencia más intensa por pareja son los que se dispersan; y 3) competencia por recursos (Greenwood, 1980), en la cual la dispersión es un mecanismo para acceder a recursos necesarios para mejorar las oportunidades de reproducción o para reducir la presión por competencia donde los individuos subordinados son los que se dispersan.

El sesgo sexual de dispersión relacionado con la competencia por recursos y la competencia por parejas está relacionado con el sistema de apareamiento (Dobson, 2013; Perrin y Mazalov, 2000; Greenwood, 1980). En un sistema de apareamiento monógamo con defensa de recursos implicados en la reproducción, se presenta un sesgo de dispersión de hembras, las cuales se desplazan en busca de machos que defiendan territorios de buena calidad (Ostfeld, 1987;

Greenwood, 1980). En poblaciones poligínicas con defensa de parejas (cuando machos reproductivos defienden hembras que no están en asociación con ningún recurso crítico) el sesgo de dispersión es de machos en busca de nuevas parejas, mientras que, en poblaciones poligínicas con defensa de recursos (cuando los machos reproductivos defienden un territorio y tienen asociación con recursos en la presencia y/o ausencia de hembras reproductivas), el macho es el que se desplaza en busca de nuevos territorios que defender (Ostfeld, 1987; Dobson, 1982), cuando los machos ajustan el tamaño o posición del territorio después de la llegada de las hembras, también entra en juego la defensa de parejas (Ostfeld, 1987).

1.3 Los sistemas de apareamiento

La selección sexual es la ventaja que algunos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie respecto a la reproducción, es decir, que hay individuos que presentan ciertos rasgos que producen una ventaja en la competencia para asegurar una pareja y a su vez el éxito reproductivo (Shuker, 2010; Andersson, 1994; Darwin, 1871). De manera muy general, podemos identificar dos mecanismos para la selección sexual: la competencia por pareja y la selección de pareja (Cunningham y Birkhead, 1998; Johnstone *et al.*, 1996). La competencia por pareja se da cuando el sexo con el mayor potencial reproductivo (generalmente el macho) compite por conseguir recursos o territorios para atraer al sexo opuesto o luchan directamente por la pareja. La selección de pareja se da cuando el individuo elige a una pareja basado en alguna característica fenotípica o comportamiento que se ajuste a sus preferencias, generalmente el sexo con el menor potencial reproductivo es el que elige. Ambos mecanismos tienen como fin aumentar la eficacia biológica (Paul, 2002; Martín-Vivaldi y Cabrero 2002).

Teniendo en consideración lo anterior, las especies sexuales utilizan estrategias para maximizar la eficacia biológica de los individuos en una población, como los sistemas de apareamiento. El sistema de apareamiento depende principalmente de la cantidad de lazos de pareja que un individuo hace con el sexo opuesto durante una temporada reproductiva, en la monogamia se forma un lazo entre dos individuos y en la poliginia un individuo forma dos o más lazos con diferentes individuos (Kempnaers, 2022).

La monogamia ocurre cuando los machos y hembras típicamente forman solo una pareja. Dentro de la monogamia podemos encontrar la monandria: cada hembra forma pareja y se reproduce con un solo macho; la monoginia: cada macho forma pareja y se reproduce con una sola hembra; y la monogamia mutua: un macho y una hembra forman pareja y se reproducen solo entre ellos

(Kvarnemo, 2018). La poligamia ocurre cuando los machos y hembras típicamente forman pareja y se reproducen con más de un individuo. Dentro de este sistema, encontramos la poliandria: las hembras forman pareja y se reproducen con varios machos; poliginia: los machos forman pareja y se reproducen con más de una hembra; y la poliginandria: ambos sexos se reproducen con múltiples individuos (Kvarnemo, 2018).

Actualmente, la distribución y disponibilidad de los recursos son considerados los factores base para explicar la variación en los sistemas de apareamiento en animales. La distribución de los recursos es importante para dilucidar la estrategia de apareamiento preponderante y más exitosa para los individuos de una población, (Oh y Badyaey, 2006; Shuster y Wade, 2003). Si los recursos que la hembra necesita están limitados o no distribuidos uniformemente, se van a concentrar en ciertas zonas ricas en recursos y escogerán a los machos que tengan los territorios con recursos óptimos para su reproducción, favoreciendo la poliginia en la población (Shuster y Wade, 2003; Sanz, 2002; Carranza, 1994). En contraste, en ambientes donde la distribución y disponibilidad de los recursos es más homogénea, las hembras están más dispersas y puede ser más difícil para los machos monopolizar más de una hembra, favoreciendo así la monogamia (Emlen y Oring, 1977).

Lo anterior propone que en algunas especies el éxito reproductivo de las hembras estará limitado por el acceso a los recursos en un área geográfica determinada, mientras que el éxito reproductivo de los machos estará limitado por el acceso a las hembras con las que se pueda aparear (Trivers, 1972; Darwin 1871). La variación en el sistema de apareamiento dentro de una especie ha mostrado correlación entre el éxito de apareamiento y la habilidad del macho para controlar el acceso a las hembras o a los recursos que la hembra requiere (Wittenberger, 1980). Pleszczyńska y Hansell (1980) y Ewald y Rohwer (1982) realizaron experimentos con dos especies de aves *Calamospiza melanocorys* y *Agelaius phoeniceus*, respectivamente, en donde probaron que la distribución heterogénea de los recursos influye la poliginia en la población. Encontraron que las hembras eligen anidar en territorios de un macho que ya tiene una pareja, cuando el territorio de esos machos tiene mayor disponibilidad de recursos como alimento o cobertura comparado con territorios de machos solteros. Aunque lo anterior signifique que tengan menor ayuda por parte del macho para la crianza y defensa de sus nidos.

1.3.1 Sistema de apareamiento y variación de alelos en la población.

Se han desarrollado diversos métodos observacionales para inferir vínculos de apareamientos y crianza entre individuos de una población con el fin de caracterizar el sistema de apareamiento. Sin embargo, la exactitud de los lazos parentales derivado de los vínculos de parejas obtenidos solamente a través de observaciones puede verse comprometida debido a que en campo se pueden identificar de manera errónea (Bérénos *et al.*, 2014) y en muchas ocasiones el sistema de apareamiento social (asociaciones de vínculos entre individuos) observado en campo, no siempre coincide con el sistema de apareamiento genético (relaciones genéticas que resultan de los apareamientos entre individuos de diferente sexo) (Turjeman *et al.*, 2016; Griffith *et al.*, 2002). Por lo que es necesario estudios genéticos para asignar con exactitud las relaciones de parentesco (Clark *et al.*, 2014).

Identificar la fuente de variación en estrategias reproductivas puede mejorar nuestro entendimiento de la demografía y fuerzas selectivas que llevan a la evolución de los sistemas de apareamiento en animales como las aves (Liu, 2014). Evaluar la estructura de las poblaciones ofrece una percepción adicional de los patrones que conducen a los diferentes comportamientos en los sistemas de apareamiento, al mejorar las predicciones de las tendencias en las poblaciones, por ejemplo, la preferencia de parejas para copular (Pritchard *et al.*, 2000).

Entender el sistema de apareamiento genético es importante para mejorar la exactitud de las predicciones de sobrevivencia a largo y corto plazo de las especies, así como para establecer planes de recuperación futuros (Elphick *et al.*, 2007). Estimadores genéticos de las poblaciones como el coeficiente de endogamia, reflejan las consecuencias inmediatas de la reproducción en la eficacia biológica; mientras que la diversidad alélica, heterocigosidad y tamaño efectivo de la población, indican la habilidad a largo plazo de la población para responder a cambios ambientales (Redd y Frankham, 2003).

La cantidad de diversidad genética que se mantiene entre generaciones depende del número de adultos reproductivos (tamaño efectivo), lo que puede estar sesgado en sistemas de apareamiento donde unos pocos individuos de un sexo (generalmente machos) se aparean desproporcionalmente con la mayoría del sexo opuesto (Nunney, 1993). Si múltiples apareamientos promueven o reducen el sesgo reproductivo, diferentes predicciones se pueden formular sobre cómo el tipo de sistema de apareamiento altera la diversidad genética de una población y el tamaño efectivo de la misma a través de generaciones (Elphick *et al.*, 2007). Por

ejemplo, se espera que los sistemas de poliginia disminuyan la diversidad genética, porque ciertos individuos ganan la mayoría del éxito reproductivo, así como que tendrá un mayor impacto en el tamaño efectivo de la población que la monogamia (Evans y Charlesworth, 2003). En cambio, si los apareamientos múltiples debilitan el sesgo reproductivo al habilitar que más machos ganen éxito reproductivo, o si es utilizado como estrategia por las hembras para reducir la endogamia, la poliginia puede mantener la diversidad genética, llevando a poblaciones potencialmente más resilientes (Liu, 2014).

Entender los patrones de parentesco de una población puede proveer información indispensable para el estudio de la selección sexual (Jones, 2009), biología de la conservación (Planes *et al.*, 2009), tamaño efectivo de la población (Araki *et al.*, 2007), especiación y selección natural (Muhlfield *et al.*, 2009). Los pedigrís, describiendo las relaciones genealógicas entre individuos son requeridos para estimar la endogamia, herencia y selección de pareja, y son importantes para estimar el flujo génico y estudiar el sistema de apareamiento (Jones y Wang, 2010). Más allá de relaciones sociales diádicas, el conocimiento de la distribución de par de familiares y no familiares en una población, puede ser usado para identificar patrones de dispersión (Van Noordwijk *et al.*, 2012) o sesgo reproductivo (Vigilant *et al.* 2015).

La invención de las PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa), el desarrollo de marcadores genéticos y métodos estadísticos para el análisis de relaciones de parentesco en poblaciones silvestres, ha permitido el aumento en la precisión del estudio de la estructura genética dentro y entre poblaciones de organismos libres (Franckowiak *et al.*, 2017, Jones *et al.*, 2010). Muchos estudios han usado análisis de parentesco para caracterizar el sistema de apareamiento de poblaciones silvestres (Städele y Vigilant, 2016 Weinman *et al.*, 2015).

La idea fundamental de los análisis de parentesco viene de las leyes de Mendel, donde cada individuo hereda material genético de sus padres. Para especies diploides, cada progenie recibe un alelo de la madre y otro del padre en cada locus (Flanagan y Jones, 2019). Los análisis de parentesco se vuelven más desafiantes en situaciones donde no se conoce ninguno de los padres por observación. Esencialmente, el mismo principio de alelos compartidos y exclusión se puede aplicar, pero la asignación se vuelve más complicada cuando la identidad de los alelos maternos y paternos en el hijo es desconocida (Flanagan y Jones, 2019).

1.3.2 Métodos para inferir parentesco.

En poblaciones de aves silvestres, los grupos familiares pueden ser identificados erróneamente en campo. En especial los padres de las crías, ya que se encuentran en movimiento, ser difíciles de capturar o pueden no ser los verdaderos padres genéticos de los polluelos. Pero al muestrear un sitio con polluelos, se espera que en la muestra haya hermanos completos, medios hermanos o individuos no emparentados. Por lo tanto, la reconstrucción de hermandad es una herramienta poderosa dentro de los análisis de parentesco para identificar individuos relacionados (Wang y Santure 2009). La reconstrucción de hermandad tiene la ventaja de que no requiere conocimiento previo de las relaciones entre los individuos genotipados dentro una muestra (Flanagan y Jones, 2019). Los algoritmos usan patrones de relación o técnicas de máxima probabilidad para agrupar individuos genotipados en diferentes clústeres de relaciones, casi siempre hermanos completos, medios hermanos o individuos no emparentados (Jones *et al.*, 2010). Los métodos usan una aproximación de máxima probabilidad para evaluar y comparar entre pedigris propuestos, produciendo la mejor configuración (Flanagan y Jones, 2019).

Las técnicas actuales para la reconstrucción de hermandad se pueden dividir en dos categorías generales. La primera incluye métodos de máxima verosimilitud, en la cual el algoritmo intenta dividir la muestra de individuos en grupos de hermanos de tal manera que maximice la probabilidad de los datos (Wang 2004). La segunda categoría incluye aproximaciones mixtas, que toman ventaja de un fuerte enfoque en la segregación Mendeliana para conservar grupos de hermanos que se adhieren a las leyes de Mendel (Ashley *et al.*, 2008). La técnica de máxima verosimilitud es más exacta porque considera la relación entre todos los genotipos simultáneamente (Wang y Santure 2009). Una vez que los grupos de medios y hermanos completos son identificados, los genotipos parentales pueden ser reconstruidos y usados para análisis parentales (Jones *et al.*, 2010).

Los análisis de parentesco generalmente requieren de marcadores loci polimórficos (que tienen dos o más alelos por locus) (Flanagan y Jones, 2019). Para inferir parentesco en poblaciones naturales, se debe de tomar en consideración el número y calidad de marcadores, ya que estos incrementan la probabilidad de un asignamiento correcto y mitigan el efecto de un sorteo incompleto de las poblaciones parentales (Harrison *et al.*, 2013; Jones y Wang, 2010). Los marcadores moleculares como los microsatélites y los polimorfismos de nucleótido único (SNPs por sus siglas en inglés) son los más utilizados para inferir el pedigrí de poblaciones silvestres

para las cuales información de relaciones es difícil o imposible de obtener con solo observación (Jones y Wang 2010).

Los microsatélites son secuencias repetidas de ADN simples y cortas, tienen un gran número de alelos y altos niveles de heterogeneidad. Los SNPs son secuencias de ADN para la cual dos alelos de un locus particular difieren por solo un par de bases (Weinman *et al.*, 2015). El poder identificar individuos relacionados depende principalmente del número de alelos por locus y su heterogeneidad. Los SNPs generalmente solo tienen dos alelos independientes por locus, mientras que los microsatelites pueden tener muchos más y típicamente tienen gran heterogeneidad, razón por la cual estos últimos han dominado en los estudios de parentesco de organismos de vida libre (Jones *et al.*, 2010). Los microsatélites se han utilizado para caracterizar el sistema de apareamiento monógamo (Huck *et al.*, 2014), de poliandria (Barth *et al.*, 2014) y poligínico (Muralidhar *et al.*, 2014) en diversas especies.

Estudios han encontrado resultados similares al usar microsatélites y SNPs para análisis de parentesco, la decisión de cuál marcador utilizar puede terminar dependiendo de una cuestión de costos y tiempo de desarrollo (Weinman *et al.*, 2015). Los métodos modernos de secuenciación han hecho la identificación de loci microsatelites más fácil y accesible (Guichoux *et al.*, 2011). Los marcadores microsatélite son una opción viable si ya están establecidos y disponibles, y tienen el poder para proveer el nivel deseado de resolución (Flanagan y Jones, 2019).

El análisis de microsatélites basado en PCR provee marcadores codominantes, no vinculados, donde los alelos y genotipos pueden ser identificados por el tamaño del fragmento de ADN amplificado (Ashley *et al.*, 2009). Los loci pueden ser altamente polimórficos, por lo que un gran número de individuos dentro de una población pueden ser distinguidos los unos de los otros usando relativamente pocos loci (Ashley *et al.*, 2009). Cualquier método de reconstrucción de hermandad con microsatélites necesita poder acomodar una baja frecuencia de errores de lectura y mutaciones ocasionales (Ashley *et al.* 2009).

Hay un gran número de programas de computación disponibles para llevar a cabo inferencias de pedigrí, pero muchos son inflexibles en los términos del requerimiento de datos y las suposiciones que hacen, por ejemplo, que solo se pueden usar en especies diploides, solo aceptan marcadores codominantes o que solo realizan inferencia de hermanos completos o de paternidad, pero no ambos, y asumen que no hay errores de genotipado (Jones y Wang 2010).

El método de verosimilitud del pedigrí completo infiere paternidad y hermandad simultáneamente entre todos los individuos, en lugar de solo considerar por pares de individuos (Jones y Wang 2010). Por lo tanto, la exactitud de la inferencia es generalmente más significativa que los métodos de pares de bases (Wang y Santure 2009). Generalmente hay una enorme cantidad de potenciales configuraciones de pedigrí, aún con una muestra pequeña de individuos. Por lo tanto, utilizar un método de verosimilitud del pedigrí completo con una simulación de algoritmo de “annealing” para buscar en el espacio de parámetros para la mejor configuración (Jones y Wang 2010) permite una mayor confianza en las asignaciones de parentesco. El programa COLONY es una buena herramienta para la reconstrucción de hermandad y asignación de parentesco ya que utiliza el método de verosimilitud del pedigrí completo y, además, considera el sesgo en el muestreo y errores de genotipado (Jones y Wang 2010).

Además de los marcadores genéticos, tener información de la edad, estatus social o membresía del grupo puede ser útil para identificar falsos positivos en los asignamientos de parentesco. Por ejemplo, dependiendo de la historia de vida de la especie, la edad puede ser útil para identificar el tipo o el grado de parentesco (Städele y Vigilant, 2016).

1.4 Ocupación del hábitat

La ocupación de un hábitat es cuando la especie está presente en ese hábitat de forma permanente durante un periodo de tiempo determinado (MacKenzie *et al.*, 2002). De manera ideal, las especies ocuparán primero los hábitats donde su eficacia biológica sea mayor, seguido progresivamente por hábitats subóptimos (Johnson, 2007). En ambientes estacionales algunos recursos del hábitat, como la disponibilidad de alimento, fluctúan en el espacio y tiempo. Por lo tanto, la asociación entre la ocupación y el tipo de hábitat puede variar conforme a la disponibilidad de estos recursos, por lo cual los animales como las aves tienden a mostrar movimientos que les permitan rastrear los recursos óptimos moviéndose entre hábitats o regiones (Rechetelo *et al.*, 2016; Fretwell y Lucas, 1969).

Generalmente los estudios de las asociaciones especie-hábitat se enfocan en la temporada reproductiva (Fahrig, 2003; Debinski y Holt, 2000). Enfocarse en una sola temporada del año limita el alcance de las investigaciones debido a que las consecuencias en las poblaciones al estar expuestas a perturbaciones durante un periodo del ciclo anual afectarán el desempeño de los individuos en la siguiente temporada (Inger *et al.*, 2010; Norris y Marra, 2007). Las especies pueden utilizar diferentes hábitats durante la reproducción y el invierno para abarcar diferentes

necesidades ecológicas (Streby *et al.*, 2014; Marshall *et al.*, 2003; Rivera *et al.* 1998). Muchas especies utilizan un tipo de hábitat para la anidación, pero prefieren un hábitat diferente al natal para el periodo después del abandono del nido (Streby *et al.*, 2014; Stoleson, 2013). Estudiar la variación en la distribución local respecto a la temporada del ciclo anual nos permite obtener una mejor perspectiva de como las especies responden a la variación estacional en la distribución de los recursos dependiendo de sus necesidades por temporada (Tarjuelo *et al.*, 2020).

Evaluar la ocupación de hábitats por una especie puede ayudar a predecir sitios que las especies probablemente colonizarán o abandonarán, durante y entre temporadas reproductivas (MacKenzie *et al.*, 2006). Zuckerberg *et al.* (2016) estudiaron la asociación de la cobertura del suelo en aves de bosque del Este de Norte América y, encontraron que tanto las aves residentes como las migrantes, se asociaron con menos tipos de cobertura del suelo durante la temporada reproductiva y más durante las temporadas de transición de primavera y otoño.

Los modelos de distribución de especies pueden ayudar a llenar huecos en el conocimiento de patrones locales de especies al proveer información acerca de las variables del hábitat importantes para la distribución de la especie y predecir respuestas ante perturbaciones (Elith y Leathwick, 2009; Pearce y Boyce 2006). La mayoría de los modelos correlacionan datos de presencia-ausencia como registros de museos, observaciones de campo, o datos de rastreo de animales con covariables ambientales para predecir sitios que puede ocupar la especie (Guillera-Arroita *et al.*, 2015; Elith *et al.*, 2011; Pearce y Boyce, 2006).

Los estudios de rastreo con transmisores de radio o satelitales pueden proveer información nueva acerca del movimiento de las especies y ocupación del hábitat, mientras que también proveen datos de ocurrencia a escala fina que pueden ser usados para modelar a través de grandes superficies. Sin embargo, esta tecnología está asociada a altos costos de recursos y problemas logísticos (Jackson *et al.*, 2015; Limiñana *et al.*, 2015). Los transmisores tradicionales de radio se utilizan para rastrear animales, pero puede ser difícil mantener una buena señal entre la antena que recibe y el transmisor, especialmente con especies altamente móviles como las aves o aquellas que habitan terrenos de difícil acceso (Coxen *et al.*, 2017). Los transmisores satelitales superan algunos problemas de los de radio, pero muchas especies de aves aún son incapaces de cargar estos aparatos sin que les estorbe (Bridge *et al.*, 2011) además de que representan altos costos monetarios.

Programas dedicados al monitoreo de la biodiversidad (recolección y análisis de observaciones o mediciones repetidas con el fin de evaluar cambios) se han realizado por años en muchos países, particularmente en Europa y Norteamérica. Sin embargo, mantener los programas de monitoreo a través de los años requieren una inversión considerable y mucha organización, y usualmente dependen de un gran número de voluntarios capaces y dispuestos a aplicar métodos estandarizados a lo largo de grandes áreas y grandes periodos de tiempo (Schmeller *et al.*, 2009). Muchos de los países ricos en biodiversidad, carecen de los recursos para tales programas, por lo cual es necesario identificar otras fuentes de datos y métodos para monitorear la biodiversidad. La ciencia ciudadana oportunista puede ser usada para monitorear especies a gran escala por prácticamente poca inversión de recursos (Boersch-Supan *et al.*, 2019; Horns *et al.*, 2018).

1.4.1 Datos de ciencia ciudadana

Los datos de ciencia ciudadana son una fuente de datos que está creciendo rápidamente para estudios ecológicos, los cuales están basados en plataformas web de fácil manejo (Sullivan *et al.*, 2014). Sin embargo, muchos de los desarrollos recientes en las plataformas permiten que contribuidores sin entrenamiento elijan cuándo, dónde y cómo coleccionar los datos (Hochachka *et al.*, 2012). Debido a la gran cantidad de datos obtenidos a través de la ciencia ciudadana, es necesario determinar cómo utilizar de la mejor manera los datos para estudios ecológicos, lo cual mejorará las perspectivas biogeográficas, las decisiones de conservación y los resultados de la conservación (La Sorte *et al.*, 2018).

Los programas de monitoreo estructurado generalmente proveen conteos o índices de abundancia, mientras que los datos de ciencia ciudadana sin estructura generalmente solo proveen datos de ausencia/presencia debido a la alta variabilidad en el esfuerzo del registro en espacio y tiempo (Isaac *et al.*, 2014). Pero los datos de presencia/ausencia nos puede permitir inferir la abundancia de una población (Royle y Nichols, 2003). Las tendencias de una población pueden ser detectables con datos de ciencia ciudadana sin estructura, pero suelen ser menos confiables que las tendencias derivadas de programas de monitoreo con mayor contenido de información (Johnston *et al.*, 2015). Por lo tanto, el potencial de los datos de ciencia ciudadana puede mejorar usando solo registros con un gran número de contenido de información.

Los proyectos semi estructurados de ciencia ciudadana tienen una colección de datos no estructurada, pero algunas plataformas también coleccionan datos del proceso de observación, esta información puede ser utilizada para tomar en cuenta muchas de las fuentes del ruido introducido

por la colección de los datos (Altwegg y Nichols, 2019; Kelling *et al.*, 2019). Una deficiencia típica de muchas bases de datos públicas en línea es la falta de diferenciación entre listas completas de especies y registros accidentales de un subconjunto de las especies que realmente se observaron (van Strien *et al.*, 2013).

Los datos que consisten en la observación de especies por voluntarios presentan tres retos generales, 1) las locaciones seleccionadas por los participantes para coleccionar los datos normalmente presentan un sesgo espacial (Mair y Ruete, 2016; Tulloch *et al.*, 2013; Botts *et al.*, 2011), 2) El proceso de observación es heterogéneo, es decir, presenta una gran variación en esfuerzo de muestreo dependiendo de la hora del día, número y experiencia de los observadores, y el clima, que puede afectar la detectabilidad de la especie (Hochachka, *et al.*, 2021; Ellis y Taylor, 2018), 3) Preferencia por ciertas especies, lo que puede llevar al registro preferencial de algunas especies sobre otras (Troudet *et al.*, 2017), muchos observadores tienden a reportar solamente especies raras o inusuales (van Strien *et al.*, 2013).

Reducir el sesgo y el ruido de un conjunto de datos de ciencia ciudadana puede ser alcanzado con filtrados y/o con técnicas estadísticas (Bird *et al.* 2014; Isaac *et al.*, 2014). El filtrado remueve observaciones problemáticas, como valores atípicos, o aquellos que contribuyen al sesgo espacial o temporal. Mientras que las técnicas estadísticas ajustan modelos que abarcan el sesgo de muestreo y la heterogeneidad en las observaciones (Robinson *et al.*, 2018; Tye *et al.*, 2017). Johnston *et al.*, (2021) sugiere combinar ambos acercamientos para incrementar la confianza de las inferencias que se hagan usando observaciones de ciencia ciudadana.

Los datos de ocurrencia de la plataforma gratuita de ciencia ciudadana eBird (Sullivan *et al.*, 2014) se han utilizado para desarrollar modelos de distribución de especies para modelar cambios futuros potenciales en la adecuación del hábitat para las aves con respecto al cambio climático (McQuillan y Rice, 2015; Nixon *et al.*, 2016), para informar análisis de movimiento de isótopos estables (Fournier *et al.*, 2017), para conducir análisis jerárquicos de nichos ambientales (Cardador *et al.*, 2016), para probar las interacciones bióticas entre las especies (Freeman y Mason, 2015), para predecir expansiones de rango (Aguilar *et al.*, 2016), para monitorear la migración (Horton *et al.*, 2018) modelar la ocurrencia geográfica (Callaghan y Gawlik, 2015; La Sorte *et al.*, 2014) y modelar tendencias poblacionales (Fink *et al.*, 2020; Horns *et al.*, 2018).

eBird es un proyecto de ciencia ciudadana semi estructurado, lo que significa que la mayoría de las listas de eBird tienen asociado metadatos que describe el esfuerzo del proceso de la

observación (Kelling *et al.*, 2019), lo que permite modelar la variación en la probabilidad de detección. eBird tiene un proceso robusto de revisión, enfocado en asegurar la ubicación correcta e identificación correcta de la especie, que es llevado a cabo antes de que los datos entren a la base de datos básica (eBird Basic Dataset) (Sullivan *et al.*, 2014).

Johnston *et al.*, (2021) sugiere tres procesos de refinamiento de datos para abarcar el ruido en los datos de eBird para modelar. El primero es seleccionar solo listas completas, el segundo es hacer un submuestreo espacial de los datos para reducir la influencia del sesgo espacial, y el tercero es seleccionar las listas dentro de un rango de esfuerzo de muestreo estándar (observaciones dentro de 1 km de distancia y 1 hora de duración a la hora pico de detección de la especie, la hora varía según la especie), para reducir la influencia de listas con esfuerzo de muestreo insual. Entre menor la duración y distancia del muestreo es más valiosa la información, listas largas sobre grandes extensiones resultan en datos que con menor información acerca de dónde y cuándo exactamente ocurre un ave (eBird, 2021).

1.4.2 Modelos random forest

Uno de los retos para modelar la distribución de las especies es que las variables predictivas pueden estar altamente correlacionadas, para afrontar este reto, las técnicas de aprendizaje automatizado (machine learning) como boosted regression trees, random forest y Maxent son robustas a la inclusión de varias variables correlacionadas (Archer y Kimes, 2008). Además, permiten flexibilidad para ajustar las funciones, métodos automáticos de selección de variables, capacidad para manejar diferentes tipos de datos y reportes frecuentes de rendimiento predictivo (Elith *et al.*, 2006). Algunas desventajas de las técnicas de aprendizaje automatizado es que pueden ser difíciles de interpretar, complejos, y pueden ser intensivos computacionalmente (Oppel *et al.*, 2012; Thuiller *et al.*, 2009).

Dentro de las técnicas disponibles de aprendizaje automatizado para modelar y hacer mapas de la distribución de especies, los random forest (Breiman, 2001) se han convertido en una opción muy popular (Zhang *et al.*, 2019) debido a que tienen buenas predicciones con un ajuste mínimo de parámetros, pueden utilizar características numéricas o categóricas y datos faltantes, incluye inherentemente interacciones en el modelo ajustado, puede manejar un gran número de variables de entrada e identificar cuáles son las más significativas, y las estimaciones de la importancia de las variables están disponibles rápidamente (Freeman *et al.*, 2015). Una de las

desventajas es que tienen el potencial de estar sobreajustados debido al poco control que ofrecen sobre la forma de la función ajustada y el nivel de interacción (Roberts *et al.*, 2017).

Un modelo de random forest está formado por un conjunto de árboles de decisión individuales, cada uno entrenado con una muestra aleatoria extraída de los datos de entrenamiento originales mediante un bootstrapping. Esto implica que cada árbol se entrena con unos datos ligeramente distintos. En cada árbol individual, las observaciones se van distribuyendo por bifurcaciones llamados nodos, que van generando la estructura del árbol hasta alcanzar un nodo terminal. La predicción de una nueva observación se obtiene agregando las predicciones de todos los árboles individuales que forman el modelo (Breiman, 2001).

Los modelos de random forest pueden ser de clasificación o regresión dependiendo de si la variable respuesta es cualitativa o cuantitativa, respectivamente. Cuando se usan datos de presencia/ausencia, se ha registrado una mejor predicción con modelos de random forest de regresión (Valavi *et al.*, 2021). Malley *et al.* (2012) encontró que, para datos binarios, las probabilidades estimadas con random forest de regresión son más exactas y consistentes que las estimadas con random forest de clasificación. Además, propuso que en lugar de estimar si los datos pertenecen a un grupo u otro, es mejor estimar la probabilidad de pertenencia a uno de los grupos, tratando la estimación de la probabilidad como un problema de regresión no paramétrica (Malley *et al.*, 2012). Esta aproximación se ha utilizado en estudios de modelos de distribución de aves con datos de ciencia ciudadana, obteniendo buenos resultados en la estimación de la ocurrencia y precisión de las predicciones (Keyser *et al.*, 2022; Cohen *et al.*, 2021; Robinson *et al.*, 2020)

1.5 El tordo sargento como caso de estudio en la península de Yucatán

El tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) es una especie de ave paseriforme de la familia Icteridae que está ampliamente distribuida desde Canadá y Estados Unidos hasta Costa Rica, ocupando dos zonas biogeográficas. En la zona templada de su distribución, la especie no presenta gran diferenciación genética entre las poblaciones continentales (Williams *et al.*, 2004), tiene variación en el sistema de apareamiento relacionado con la disponibilidad de los recursos para su reproducción, pero son principalmente poligínicos (Searcy y Yasukawa, 1995), y se ha adaptado a diversos hábitats, algunos de los cuales son zonas modificadas por el ser humano como regiones agrícolas, áreas semi-urbanas y urbanas; incluso llegando a ser consideradas como plagas para las cosechas en algunas zonas (Blackwell y Dolbeer, 2001).

En la península de Yucatán, la especie se ha visto restringida a una pequeña franja de hábitats costeros y humedales tropicales cercanos a pequeñas poblaciones rurales, pero sin ocupar regularmente zonas urbanas. Durante la temporada no reproductiva, llegan individuos migratorios de diferentes especies a los hábitats costeros de la península lo que puede generar una disminución de recursos disponibles (Munoz y Colorado, 2021). El forrajeo en las poblaciones rurales cercanas a los humedales parece ser más frecuente en la temporada no reproductiva, lo anterior nos puede estar indicando un cambio de hábitat estacional para contrarrestar la disminución de los recursos. La pérdida y fragmentación del hábitat costero que ocupa la especie, puede disminuir la conectividad entre sitios, aumentando la diferenciación genética entre poblaciones dentro de la región (Naylor *et al.*, 2020; Haase *et al.*, 2019). Además, las especies que se reproducen en zonas tropicales tienden a ser monógamas comparado con sus conspecíficos en zonas templadas. Por lo cual, el tordo sargento es una buena especie de estudio para comparar los patrones de diversidad genética, reproductivos y de mecanismos de dispersión entre zonas templadas y tropicales.

1.5.1 Características del tordo sargento

Presenta un marcado dimorfismo sexual en el tamaño (el macho es más grande) y en el color de plumaje (**Figura 1.1**), las hembras son principalmente marrones con vetado ventral y los machos son negros con parches rojos y una banda amarilla sobre las alas (Yasukawa y Searcy, 2020).

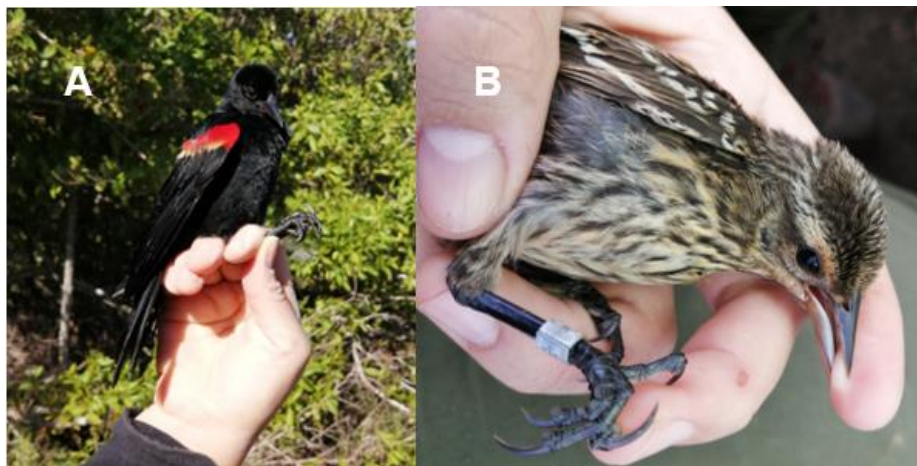


Figura 1. 1 Individuo macho (A) y hembra (B) de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) capturados en la península de Yucatán.

A lo largo de su distribución, hay poblaciones residentes y migratorias de tordo sargento (Yasukawa y Searcy, 2020): las poblaciones migratorias generalmente son aquellas que se encuentran en la parte más norte de su distribución (Canadá y norte de los Estados Unidos

Americanos) y migran de octubre a noviembre para pasar el invierno (diciembre a febrero) en zonas más al sur de su distribución, la mayoría a la zona central y sur de los Estados Unidos Americanos (Yasukawa y Searcy, 2020; Dolbeer, 1978). La migración de primavera cuando regresan a los territorios reproductivos ocurre aproximadamente de mediados de febrero a abril (Yasukawa y Searcy, 2020; Dolbeer, 1978). Los machos generalmente dejan el territorio invernal antes que las hembras para establecer su territorio y muchos individuos regresan al mismo territorio del año anterior o a zonas adjuntas (Yasukawa y Searcy, 1995). Las poblaciones del sur de Estados Unidos hasta Costa Rica, son principalmente residentes (Yasukawa y Searcy, 2020). En la península de Yucatán las poblaciones de la especie son principalmente residentes.

En cuanto a su comportamiento, durante la temporada no reproductiva el tordo sargento es gregario y se le puede encontrar en pequeñas parvadas o en parvadas de hasta cientos de individuos de la misma especie o asociado con otras especies (Yasukawa y Searcy, 2020). En algunas zonas de Estados Unidos como Tennessee se registra al tordo sargento en parvadas mixtas con otras especies de tordos y estorninos, que pueden llegar hasta los millones de individuos (White *et al.*, 1985). Durante la temporada reproductiva, el tordo sargento es muy territorial, establece territorios para sitios de anidación bien definidos variando en tamaño dependiendo del tipo de hábitat, densidad de la población y la tenacidad de los machos mayores a regresar al mismo sitio (Homan *et al.*, 2004; Picman, 1987). Todo el aspecto de su comportamiento territorial puede ser fácilmente observado, los machos vocalizan enérgicamente mientras despliegan las alas, mostrando los colores de una franja rojo brillante con un borde amarillo (Yasukawa y Searcy, 2020). Esta actitud es considerada como una de las más importantes para mantener sus territorios durante el principio de la etapa de reproducción (Peek, 1972).

De acuerdo a la literatura, existe variación en el sistema de apareamiento en la especie que principalmente es la poliginia, la cual está influenciada por que la hembra selecciona al macho dependiendo de los recursos del territorio que este defiende, por ejemplo, sitios de anidación sobre el agua (Searcy y Yasukawa, 1995). Las características del macho (tamaño, canto, postura) tienen más que ver con la defensa del territorio por sus recursos que con atracción directa de la hembra (Pribil, 2000; Pribil y Picman, 1996; Searcy y Yasukawa, 1995; Hurly y Robertson 1985). Las hembras dominantes se establecen con los machos de mejores territorios, mientras que las subordinadas (normalmente las más jóvenes) llegan a los territorios de anidación después lo que puede ocasionar que se establezcan en territorios más pobres en recursos o en algunos casos reniegan la crianza (Hurly y Robertson, 1985). El tamaño del harén (grupo de hembras

monopolizadas por un macho) está determinado por diversos factores, pero se asume que cada hembra adicional que entra a un harén va a disminuir la eficacia biológica esperada de los miembros del harén (Orians 1969; Verner y Willson, 1966).

Los tordos sargentos prefieren anidar en sitios con vegetación herbácea alta (76+ cm), con tallos gruesos y que forman parches de vegetación pequeños y no muy densos, donde la hembra coloca al nido en una planta alta (Linz *et al.*, 2017; Pribil, 1998). Se ha encontrado que el éxito reproductivo de la especie está correlacionado con la profundidad del agua en los sitios de anidación, altura del nido, cobertura del nido, proximidad del nido a depredadores y la disponibilidad de alimento (tasas de aparición de odonatos) (Turner y McCarty, 1998; Yasukawa *et al.*, 1992; Picman, 1980). El hábitat de reproducción preferido por la especie son los humedales emergentes, pero también logran anidar exitosamente en hábitat de tierras altas, particularmente en campos de heno, pastura, barbechos, tierras de reserva para la conservación y arbustos (Dolbeer, 1976). Los tordos sargento adultos son principalmente granívoros, pero cambian su dieta por insectos durante la temporada reproductiva y las crías son casi exclusivamente insectívoras (Whittingham y Robertson, 1994).

1.5.2 Evolución de la poliginia en el tordo sargento.

Orians (1980) propone que las características de los hábitats de humedales, incluyendo una relativa uniformidad topológica, mayor abundancia estacional de recursos y una alta variación espacial en la disponibilidad de los recursos, favorece la poliginia. Entonces la invasión de los tordos a los humedales fue lo que contribuyó significativamente al origen de su sistema de apareamiento. Bajo el esquema de la invasión de los humedales como impulsor de la poliginia, Searcy *et al.*, (1999) mapearon ciertos rasgos de comportamiento (preferencia de hábitat, sistema de apareamiento, cuidado parental, territorialidad) de un grupo de 57 especies pertenecientes a la familia Icteridae en la filogenia de la familia para encontrar las características del ancestro del tordo sargento. Los resultados fueron que el ancestro era monógamo, territorial con preferencia por los bosques y con cuidado biparental. El modelo que aplicaron muestra que la evolución de la poliginia y el cuidado parental sesgado a la hembra coinciden con el cambio de hábitat de bosque a humedales.

Estudios recientes proponen que los humedales en los trópicos y las zonas templadas tienen diferente asociación con la poliginia. Barker *et al.*, (2008) proponen dos escenarios para la evolución de la poliginia desde un ancestro monógamo del grupo *phoeniceus* con origen en el

Caribe que habitaba bosques. En el primer escenario (inversión) el ancestro en las Antillas Mayores fundó una población disjunta en la tierra firme de Norteamérica la cual invadió hábitats de humedales y evolucionó la poliginia. Después esta especie continental se dividió en dos formas continentales. Una de las cuales recolonizó las Antillas Mayores y se mantuvo especializada en humedales, experimentando diferentes presiones selectivas que la llevaron a regresar a un estado cercano al ancestral con monogamia. En el segundo escenario (retención) el ancestro monógamo del grupo que habitaba bosques, invadió hábitats de humedales locales dentro de las Antillas Mayores, resultando en la diferenciación filogenética en el grupo. La población en las Antillas Mayores se convirtió en la fuente de dos invasiones en diferentes tiempos (6.6 mya y 1.9 mya) a Norte América. Una de ellas llevó al actual tordo sargento y la otra, al tordo tricolor, ambas especies encontraron la ecología de los humedales continentales diferente a los del Caribe desarrollando la poliginia. Los escenarios de inversión y retención tienen implicaciones en cuanto a la importancia del hábitat como determinante del sistema de apareamiento en los tordos (Barker *et al.*, 2008). La notable diferencia entre los tordos de Cuba y los continentales (ambos presentes en hábitats de humedales) señala una relación entre las características de los humedales, el comportamiento y la morfología. Sin embargo, las propuestas de la zona tropical están basadas en poblaciones de islas y no se puede asegurar que en áreas continentales tropicales se observe el mismo patrón (Barker *et al.*, 2008).

Diferencias entre los humedales templados y tropicales pueden indicar cómo características particulares de estos hábitats determinan la evolución del sistema social y de apareamiento en los tordos (Barker, *et al.*, 2008). Por ejemplo, durante la temporada reproductiva los humedales de la zona templada presentan temperaturas más altas (10 - 25 °C) que en invierno (>10 °C) y un periodo de lluvias de primavera que coincide con gran parte de la temporada reproductiva, lo que aumenta la disponibilidad de alimento. En cambio, en algunos humedales tropicales la temporada de reproducción coincide con periodos de sequía y aumento en la temperatura alcanzando más de 35 °C (De la Barreda *et al.*, 2020), lo que puede menguar la disponibilidad de alimento.

1.5.3 Características de la península de Yucatán.

La península de Yucatán está localizada en el neotrópico lo cual determina condiciones ambientales diferentes comparadas con las de EU y Canadá. Los rasgos más característicos son 1) las precipitaciones altamente estacionales y de temporal (Márdero *et al.*, 2012), 2) el gradiente de humedad de norte a sur que crea un aumento en la precipitación y disminución de la

temperatura, el noroeste siendo la franja más semiárida (Folan *et al.*, 1983) y dos periodos de sequía, la pre-estival (enero-abril) y la intra-estival (julio-agosto) (Orellana *et al.*, 2009), 3) la temperatura media menor es de 23°C en enero y de mayo a septiembre de 25 a 28°C, 4) la fluctuación mensual de temperatura en el año es menor a los 10°C, 5) la gran influencia de precipitación frontal, con fuertes vientos del norte asociados con algunos brotes polares llamados “nortes”, 6) la tendencia a un doble pico de precipitación, uno en junio y otro en septiembre-octubre y 7) el pico en la precipitación de junio está relacionado a la ocurrencia de huracanes (Espejel, 1987).

Es importante mencionar que en la península de Yucatán dominan los suelos calcáreos (Espejel, 1987). Estos paisajes kársticos exhiben una variabilidad ambiental substancial a través de un gradiente que va desde colinas de piedra caliza en el sur hasta paisajes planos de piedra caliza en el norte. En las tierras bajas del sur, cerca del 30 al 40% del paisaje está compuesto por varios tipos de humedales. La parte norteña de la península contiene pocos humedales, el tipo más común es el manglar costero (Olmsted, 1993).

Dentro de los tipos de vegetación predominantes en la costa están los matorrales de dunas, duna costera, manglares, selva mediana subcaducifolia, selvas bajas caducifolias y selva tropical perenne (Espejel, 1987). La distribución de la comunidad vegetal de los humedales, así como su riqueza de especies, parece ser controlada por dos factores principales: la duración de las inundaciones o régimen hidrológico y el tipo de suelo (Solleiro-Rebolledo *et al.*, 2011). El oeste de Yucatán es el área más seca de la península; la presencia de manglares y selva baja tropical caducifolia detrás de la duna costera produce una combinación de especies xeromórficas, arbustos y árboles. La mitad de la costa norte de Yucatán, también tiene un clima seco pero los matorrales de duna son diferentes de los otros sitios semi-áridos (Espejel, 1987). El borde natural de la vegetación de duna es principalmente manglar, pero también algunas bandas angostas de bosque bajo caducifolio. Es muy característico de la zona los manantiales de agua dulce, los cuales permiten que las especies de selva tropical se establezcan y se mezclen con la vegetación de duna. (Espejel, 1987).

JUSTIFICACIÓN

Comprender los factores que conllevan a la distribución espacial de las especies es un tema clave ante la crisis ambiental actual (Bateman *et al.*, 2016; Ehlén y Morris, 2015), ya que nos permite hacer predicciones sobre la distribución y permanencia de las poblaciones locales de las

especies de interés. El sistema de apareamiento puede limitar la distribución de una especie en una región, al condicionar el sesgo sexual de los individuos que se dispersan. Esto a su vez, afecta el posterior establecimiento en nuevas zonas, influyendo en el rango de distribución de la especie. Estudiar la relación entre el sistema de apareamiento y los mecanismos de dispersión en una zona tropical, donde generalmente hay mayor diversidad y densidad de especies, por lo tanto, mayor competencia para establecerse en nuevas áreas, permite entender los factores que moldean la ampliación del rango geográfico en una especie.

Estudiar al tordo sargento en zonas tropicales con variabilidad espacial y temporal de los recursos, como la península de Yucatán, permite obtener información en cuanto al comportamiento reproductivo de una especie que se distribuye en zonas tropicales y templadas. Estudios previos han mostrado que la especie tiene variación en el sistema de apareamiento entre sus poblaciones asociada a la calidad de los sitios de anidación, por lo que comprender la forma en la que varía en los hábitats de la península de Yucatán permitirá enriquecer el conocimiento adaptativo sobre la especie y la manera en la que ha evolucionado la poliginia que presenta.

A pesar de que el tordo sargento es una especie no amenazada, hay registros de disminución de las poblaciones relacionada a la pérdida de hábitats naturales para su anidación (Robinson y Chesney, 2022). En la península de Yucatán, la zona costera está severamente perturbada (Serrano-Rodríguez *et al.*, 2022) llevando a la fragmentación del paisaje. Por lo tanto, la persistencia de la especie puede verse afectada debido a la asociación que presenta a los hábitats de humedales. La fragmentación del paisaje se ha relacionado con una pérdida de conectividad entre sitios que puede llevar a que poblaciones de aves estén diferenciadas genéticamente dentro de una región (Méndez *et al.*, 2011). En este sentido, distinguir la estructura poblacional a una escala local constituye una herramienta útil para la detección de poblaciones vulnerables a un declive poblacional, estos datos son relevantes para considerarlos en programas locales enfocados al manejo y la preservación de los sitios reproductivos de las especies. Además, la estructura genética de las poblaciones no siempre se ve reflejada en la proximidad geográfica de las poblaciones, también pueden estar genéticamente estructuradas debido a barreras al flujo génico no identificadas (Evanoff *et al.*, 2005), por lo cual es importante detectar dichas barreras.

Debido a la importancia de la calidad de los sitios de anidación para la especie, es necesario estudiar los tipos de hábitat a los que está asociada durante las diferentes temporadas en la

península. La distribución local de una especie puede no ser estable todo el año, cambiando dependiendo del uso del hábitat para las actividades primordiales de cada temporada. Estudiar la variación en la distribución local entre temporadas nos permite establecer patrones de ocupación y asociación entre la especie y su ambiente durante su ciclo anual. Esta caracterización es importante debido a que la variabilidad en el uso de los recursos afecta la calidad de la dieta, abundancia de alimento y la calidad del hábitat durante el periodo no reproductivo de las especies, lo que afecta el éxito reproductivo de los individuos en temporadas posteriores.

HIPÓTESIS

Hipótesis capítulo II.

1. Debido a la fragmentación y pérdida de hábitat que conlleva a la disminución en la conectividad entre los sitios de anidamiento de tordo sargento, se espera encontrar que las poblaciones en la península de Yucatán estén diferenciadas genéticamente.
2. Debido a que en los ambientes tropicales se promueve el establecimiento de un sistema de apareamiento principalmente monógamo, en la península se espera que así sea independientemente de la variabilidad en la distribución de la abundancia de recursos que se presenta en la región.

Hipótesis capítulo III.

3. Debido a la estrategia conductual de contrarrestar la fluctuación de los recursos del ambiente y satisfacer los requerimientos particulares que determina cada temporada, reproductiva y no reproductiva, se espera que la ocurrencia del tordo sargento en la península de Yucatán presente diferencias estacionales, distribuyéndose en más tipos de hábitats durante la temporada no reproductiva que en la temporada reproductiva.

OBJETIVO GENERAL

Determinar como la asociación entre estructura genética y sistema de apareamiento se relacionan con el tipo de hábitat en el que ocurre el tordo sargento en la península de Yucatán.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar genéticamente las poblaciones de tordo sargento de la costa norte de la península de Yucatán con marcadores moleculares.
- Analizar si hay correlación entre la distancia genética y distancia geográfica entre las poblaciones de tordo sargento de la costa norte de la península de Yucatán.
- Determinar relaciones genéticas a través de análisis de parentesco de las poblaciones de tordo sargento en la costa norte de la península de Yucatán.
- Modelar la probabilidad de ocurrencia del tordo sargento en la península de Yucatán con datos obtenidos de ciencia ciudadana (eBird).
- Comparar la asociación con el tipo de hábitat y cambios en la distribución de la probabilidad de ocurrencia del tordo sargento entre las temporadas reproductiva y no reproductiva en la península de Yucatán.

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA GENÉTICA Y SISTEMA DE APAREAMIENTO EN POBLACIONES DE TORDO SARGENTO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

2.1 INTRODUCCIÓN

La diversidad genética de las poblaciones de aves es un reflejo de la historia ambiental que experimenta cada población y del flujo genético de una población con otras conspecíficas (Gavin et al., 1991). Por ejemplo, las especies de aves con amplio rango de movimiento tienden a mostrar baja variación genética entre poblaciones (Quillfeldt et al., 2017; Fourcade et al., 2016). Por otro lado, poblaciones menos móviles pueden presentar alta variación genética entre poblaciones, resultando en adaptación local, aún con la presencia de flujo génico (De León et al., 2010). Los factores que afectan la diferenciación genética entre poblaciones, incluyen la presencia de barreras ambientales, históricos, diferentes historias de vida y la distancia geográfica (Balloux y Lugon-Moulin, 2002). Dichos factores pueden moldear la información genética entre poblaciones de una especie dando lugar a la estructura genética, lo que resulta en la evolución de poblaciones con características autónomas (Balloux y Lugon-Moulin, 2002).

La pérdida de hábitat y la subsecuente fragmentación de las poblaciones ha sido reconocida como una de las mayores amenazas que afectan a las aves (Hoffman et al., 2010; Rands et al., 2010) y que influye sobre la estructura espacial de la diversidad genética y la reducción del flujo génico entre poblaciones (Höglund, 2009). Por ejemplo, cuando se incrementa la pérdida del hábitat, la separación entre áreas adecuadas de reproducción, junto con los comportamientos de territorialidad, la alta fidelidad a sitios de reproducción y lazos de pareja con larga duración, pueden reducir la movilidad y capacidad de dispersión de las aves, disminuyendo el flujo génico y, por lo tanto, promoviendo la diferenciación local entre poblaciones (Haase et al., 2019). El análisis de la variación genética poblacional puede ayudar a entender los patrones de dispersión y conectividad entre poblaciones (Koenig et al., 1996); por lo que, se ha vuelto relevante en la conservación de las especies (Haig et al., 2011). Estos análisis también permiten la identificación de poblaciones genéticamente distintivas, donde se espera que diferentes tendencias reproductivas ocurran (Liu et al., 2015; Huber et al., 2007)

Se ha encontrado que los sistemas de apareamiento y en particular los apareamientos al azar incrementan el tamaño efectivo de la población y son un factor importante en la retención de

diversidad genética (Pearse y Anderson, 2009; Sugg y Cheeser, 1994). En sistemas de apareamiento donde se produce un sesgo reproductivo en un sexo, se origina una contribución sesgada de solo algunos individuos de ese sexo, lo que lleva a una reducción del tamaño efectivo de la población y la pérdida de variación genética puede acelerarse (Nooker y Sandercock, 2008; Bouzat y Johnson, 2004). Por lo tanto, las especies polígamas tienen menor nivel de diversidad genética que las especies monógamas, bajo expectativas neutrales, debido a que solo algunos machos de la población están contribuyendo genéticamente (Gohli *et al.*, 2013). Sin embargo, algunas estrategias como la paternidad extra pareja por parte de la hembra o promiscuidad promueven el mantenimiento de la diversidad genética (Gohli *et al.*, 2013; Griffith *et al.*, 2002).

Los sistemas de apareamiento también están vinculados con la dispersión de juveniles, determinando el sexo que se dispersará más (Williams y Rabenold, 2005; Perrin y Mazalov, 2000). La dispersión de juveniles promueve el intercambio genético entre poblaciones ya que los individuos se desplazan para establecerse y encontrar oportunidades reproductivas fuera de su sitio natal (Patchett *et al.*, 2022). Lo anterior se puede ver afectado en hábitats fragmentados al limitar la conectividad y tamaño de habitat adecuado para el establecimiento de los individuos dispersores (van Strien *et al.*, 2015). Generalmente en poblaciones monógamas las hembras se dispersarán más y en poblaciones poliginicas el macho será el sexo dispersor (Mabry *et al.*, 2013).

En las aves, el sistema de apareamiento de especies con amplio rango de distribución puede presentar alta variación determinada por características ambientales de las regiones geográficas que ocupa, por la variación de la dinámica demográfica poblacional y por la estrategia de vida específica (Llambías *et al.*, 2019). La diversidad reportada en los comportamientos reproductivos de una especie a través de sus poblaciones indica que los costos-beneficios de dichos comportamientos son dinámicos y varían geográficamente (Liu *et al.*, 2015). Un patrón geográfico emergente en la variación en los sistemas de apareamiento es que las especies de aves paseriformes tropicales presentan más monogamia social (formación de un lazo de pareja-asociación con un solo individuo del sexo opuesto durante una temporada reproductiva y cuidado biparental) que las especies que se encuentran en mayores latitudes (Macedo *et al.*, 2008; Stutchbury y Morton, 2008). En el trópico i) hay una menor sincronía reproductiva (% de hembras fértiles simultáneamente) y , lo que disminuye la formación de lazos de pareja de un macho con más de una hembra al mismo tiempo (Stutchbury *et al.*, 2005; Stutchbury *et al.*, 2007), y en general, una menor densidad de individuos reproductivos, lo que disminuye las oportunidades de interacción y aumenta el costo de buscar más parejas (Møller y Birkhead, 1993); ii) hay una

mayor sobrevivencia en promedio que sus contrapartes de zonas templadas (Martin, 2004), una mayor sobrevivencia se asocia con una mayor probabilidad de que las hembras sufran retaliaciones (pérdida de defensa de los nidos y cuidado de crías por parte de los machos) si buscan copular fuera de su lazo de pareja (Mauck *et al.*, 1999). Además, una alta sobrevivencia restringe oportunidades de cambiar de territorio y pareja en adultos, así como elección de territorio y pareja en juveniles (Morton *et al.*, 2000); iii) la asistencia del macho en el trópico es menos indispensable debido a la alta depredación, causando una limitación a la hembra para buscar otras oportunidades de apareamiento, por la necesidad de asistencia del macho (Martin *et al.*, 2000). Lo anterior, puede disminuir las posibilidades de que los machos formen lazos de pareja con más de un individuo durante una temporada reproductiva, o de que las hembras usen estrategias de apareamiento como la copulación extra pareja, para promover la diversidad genética de las poblaciones. Sin embargo, los estudios de especies en zonas templadas son más abundantes (Stutchbury y Morton, 2008) y poca evidencia existe que especies tropicales presenten estrategias reproductivas diferentes (Macedo *et al.*, 2008).

Para estudiar la asociación entre los patrones de variación genética con el sistema de apareamiento en aves en zonas tropicales, se tomó como caso de estudio al tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*). El tordo sargento es una especie que se distribuye ampliamente desde Canadá hasta Costa Rica (Yasukawa y Searcy, 2020). De Canadá hasta el centro de Estados Unidos las poblaciones son migratorias, mientras que las poblaciones en el Sur de Estados Unidos hasta Costa Rica, son principalmente residentes (Yasukawa y Searcy, 2020). A pesar de que no está listada como especie amenazada, hay registros de disminuciones de las poblaciones, principalmente causadas por la disminución de la calidad o pérdida del hábitat reproductivo (Robinson y Chesney, 2022). Las poblaciones continentales de tordo sargento en las regiones templadas no presentan gran diferenciación genética entre ellas (Williams *et al.*, 2004), pero sí hay evidencia de una limitada diferenciación entre tordos sargentos en la zona de transición entre la región neártica y neotropical en México (Ball *et al.*, 1988). En otras especies de paseriformes también se ha reportado el aislamiento genético asociado a la fragmentación del hábitat en extensiones de área reducidas (Barr *et al.*, 2015; Lindsay *et al.*, 2008). Teniendo esto en mente, se espera que las especies de aves con grandes distancias de dispersión, como el tordo sargento, reciban los primeros impactos de barreras al flujo génico en hábitats fragmentados (Landguth *et al.*, 2010). En este sentido, en los humedales naturales (manglares) donde se reproduce el tordo sargento que han sido perturbados y fragmentados por diversos

factores antropogénicos (Naylor *et al.*, 2020), se espera que la conectividad entre las poblaciones del ave disminuya y, por lo tanto, limite el flujo génico y favorezca la diferenciación genética.

El tordo sargento es una especie principalmente poligínica (Yasukawa y Searcy, 2020), pero se ha reportado variación entre algún grado de monogamia y poliginia completa en su sistema de apareamiento (Westneat y Mays, 2005; Pribil y Searcy, 2001; Searcy y Yasukawa, 1995). Orians (1980) relacionó el sistema de apareamiento de la especie con características de los humedales que favorecen la poliginia. Barker *et al.*, (2008) proponen que las diferencias entre los hábitats de humedales templados y tropicales resultó en la evolución de la poliginia en la zona templada mientras que los humedales tropicales favorecieron la monogamia. Searcy *et al.*, (1999) sugieren que el cambio a cuidado parental sesgado a la hembra, coincide con la evolución de la poliginia en la especie. Por lo tanto, la ocupación de humedales tropicales y la necesidad por cuidado biparental de las crías en el trópico (Martin *et al.*, 2000) pueden favorecer la monogamia de la especie en la región.

La península de Yucatán se localiza en la región subtropical, lo cual, de acuerdo con lo mencionado anteriormente, favorecería la monogamia social en las especies. La península de Yucatán es una de las zonas en México que han sufrido de destrucción considerable de sus zonas de humedales como manglares, sabanas inundables y diversas aguadas y cenotes a cielo abierto (Kumagai *et al.*, 2020). Además, los humedales en la península tienen una alta estacionalidad en la precipitación (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001; Herrera-Silveira, 1994), lo que, en conjunto con la fragmentación, puede formar parches heterogéneos en la distribución de recursos que el tordo sargento requiere para su sobrevivencia y reproducción. Por lo tanto, la península de Yucatán es una buena opción para estudiar cómo la pérdida de hábitat y fragmentación puede limitar la dispersión y movimientos de la especie, restringiendo la conectividad entre las zonas aptas para su reproducción, así como influir en las estrategias reproductivas de las poblaciones residentes.

Los objetivos del presente estudio son i) evaluar la diferenciación y estructura genética de las poblaciones del tordo sargento en la península de Yucatán y ii) llevar a cabo un análisis de parentesco entre los individuos para inferir genéticamente las estrategias reproductivas de la especie en la región, poliginia versus monogamia. Esperamos encontrar que las poblaciones de tordo sargento en una región tropical perturbada presentará diferenciación genética grande y estructura poblacional entre sitios, además, el sistema de apareamiento genético en las poblaciones de estudio será monógamo.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Elección de sitios de muestreo

Para elegir los sitios de muestreo, se realizaron recorridos en humedales en la zona noroeste-norte de la costa de la península de Yucatán para detectar avistamientos del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*). Los recorridos se llevaron a cabo de 6 am a 12 pm en los meses de febrero a abril y julio a agosto de 2020. Se realizaron 18 transectos (2 transectos en 9 localidades) con puntos de avistamiento cada 250 m para evitar contar dos veces al mismo individuo. Los transectos variaron en longitud con respecto a los cambios drásticos de vegetación de manglar y humedal. En cada punto de avistamiento, se registró por un periodo de 15 minutos, la presencia del tordo sargento a partir de la visualización o detección de vocalizaciones.

Se eligieron las localidades (cuatro) con registro de avistamiento de la especie y accesibilidad para la captura y toma de muestras de ADN de individuos de tordo sargento (**Figura 2.1**). Se descartaron 5 localidades ya que en los transectos trazados no se registró a la especie o no se escucharon vocalizaciones, además de que no hubo fácil acceso a los sitios.

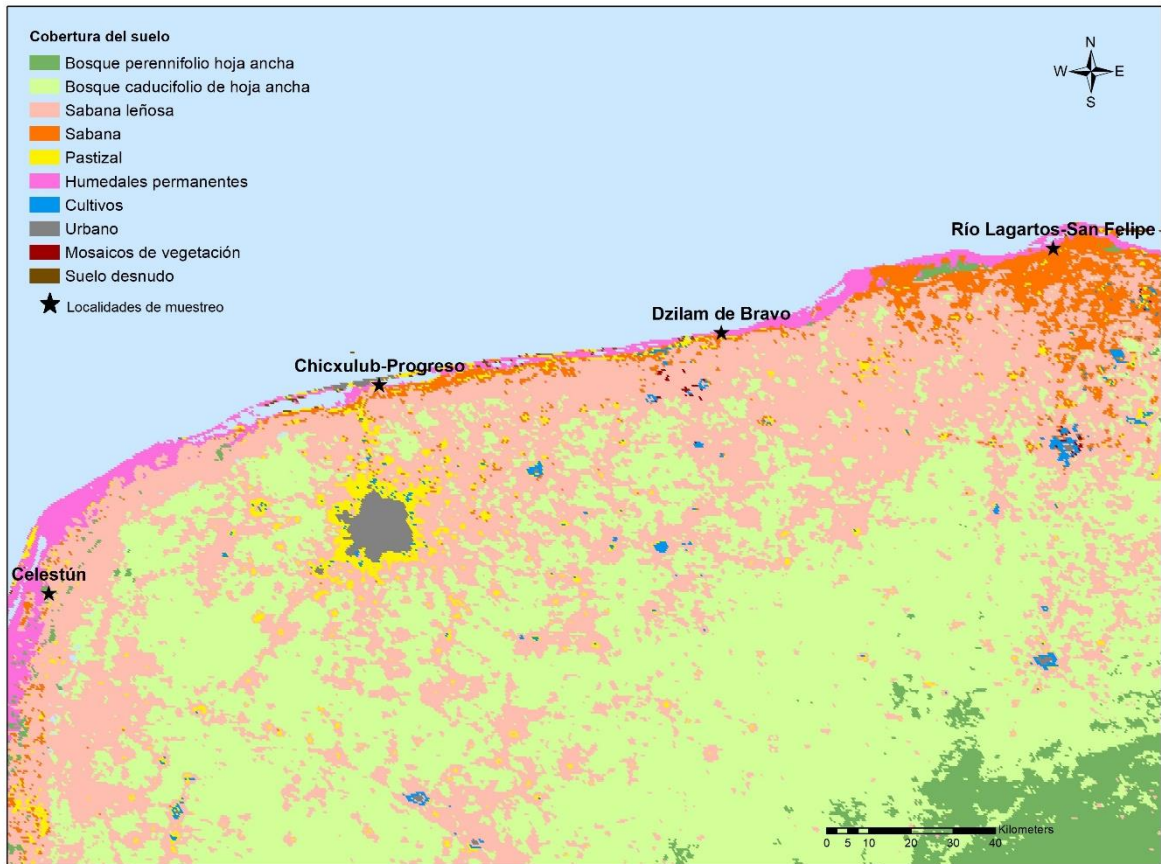


Figura 2. 1 Localidades para la captura, toma de datos y muestras de sangre de individuos de tordo sargento, y el tipo de cobertura del suelo (MCD12Q1-2019) de la costa norte de la península de Yucatán.

En cada una de las localidades seleccionadas se llevaron a cabo dos temporadas de muestreo en 2020, uno en invierno y uno en verano para incluir la variación originada por dispersión de temporada. El primer muestreo se realizó durante la temporada no reproductiva de la especie del 9 al 21 de enero, lo que permitió la captura potencial de individuos migratorios invernales. El segundo muestreo se realizó dentro de la temporada reproductiva del 29 de julio al 8 de agosto del 2020, para asegurar la captura de individuos de nueva generación que acaban de salir del nido. En una localidad, Río Lagartos-San Felipe, solo se tomaron muestras en la temporada no reproductiva.

2.2.2 Captura y toma de muestras

Para la captura de individuos, se colocaron redes de niebla en conjunto con vocalizaciones de la especie para atraer a los individuos hacia las redes (Sogge *et al.*, 2001). En cada localidad se

colocaron 3-4 redes de niebla de 12 x 2.5 m, con 5 a 15 m de distancia entre cada red dependiendo de la vegetación.

Durante la temporada no reproductiva, las redes se colocaron cercanas a vegetación con árboles o arbustos en la zona de transición entre el manglar y senderos, caminos, zonas pobladas u otros tipos de vegetación. Lo anterior debido a observaciones previas de parvadas de individuos que cruzaban por estas zonas para forrajear. Durante la temporada reproductiva los individuos no se alejaban tanto del manglar, por lo tanto, se cambió la ubicación de las redes hacia dentro de la vegetación natural de ciénega de manglar, acahuales con cuerpos de agua cerca o pastizales inundados. En esta temporada de muestreo las aves no estaban cayendo en las redes con solo las vocalizaciones, por lo que se manufacturó unos señuelos con la imagen de un macho y otro con la imagen de una hembra. Estos señuelos se colocaron en medio de la red y encima la bocina con las vocalizaciones para incrementar la oportunidad de capturarlos (**Figura 2.2**).



Figura 2. 2 Señuelo con la imagen de un macho de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) con una bocina encima reproduciendo vocalizaciones de la especie, colocado a la mitad de la red de niebla en vegetación de manglar.

Las redes de niebla se operaron durante aproximadamente seis horas al día, generalmente empezando al amanecer y terminando a las 12:00 hrs, tiempo durante el cual se monitorearon constantemente con binoculares.

¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.

El procesado de las aves consistió en el anillamiento y toma de los siguientes datos: edad basada en plumaje y osificación del cráneo, sexo, tamaño del cráneo, presencia de la protuberancia cloacal, presencia del parche de incubación, nivel de grasa, muda cuerpo, muda plumaje de vuelo, desgaste de vuelo, plumaje juvenil, largo de ala, largo de cola, masa, estado del individuo (saludable, lastimado, muerto), fecha y latitud/longitud. El anillamiento evitó la toma de muestras de aves previamente capturadas, así como permitió llevar un registro de la dispersión de individuos en caso de ser recapturadas en otros sitios o en años siguientes.

Se extrajo sangre de la vena braquial (vena alar) de los individuos capturados que estuvieran en condiciones para soportar la toma de muestras. Primero se limpió la zona de la articulación con alcohol y se procedió a pinchar la vena con una aguja hipodérmica y se apoyó un tubo capilar directamente sobre la gota de sangre (**Figura 2.3 A**). Se depositó la sangre (20 μ l aproximadamente) en tubos viales de 1.5 ml, uno con Queen's Lysis Buffer y otro con etanol al 90 % (**Figura 2.3 B**). Después de la toma de la muestra de sangre se les aplicó talco hemostático en la punción para rápida coagulación. Todas las muestras se etiquetaron y almacenaron en un congelador a -20°C para su posterior análisis.

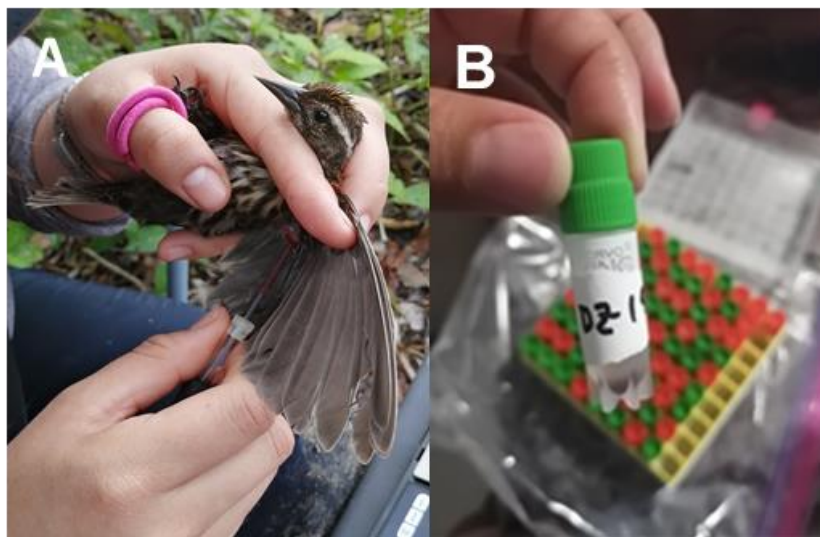


Figura 2. 3 Toma de muestras de sangre en una hembra de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) (A) almacenadas en viales (B) con etanol.

2.2.3 Extracción de ADN

Para la extracción de ADN genómico se utilizó un kit de extracción E.Z.N.A. Tissue DNA Kit D3396-02 del proveedor Omega Bio-Tek y se siguió el procedimiento sugerido en el manual para muestras de sangre y fluidos corporales, con algunas modificaciones.

Para las muestras almacenadas en etanol, previo a la extracción se secaron y rehidrataron. Se retiró el etanol del tubo vial y se tomó la mitad de los pelets de sangre para transferirlos a un tubo para microcentrífuga de 1.5 mL, al cual le añadimos 400 µL de agua libre de nucleasas. Se centrifugó a 13,000 rpm por tres minutos y se desechó el agua sobrenadante. Este proceso se repitió dos veces más. Al desechar el último sobrenadante, se dejaron abiertos los microtubos durante dos minutos para que se evaporaran los restos de etanol. Se añadió 200 µL de agua libre de nucleasas y se almacenó en el refrigerador para utilizar las muestras al día siguiente.

Las muestras almacenadas en Queen's Lysis Buffer se transfirieron a un tubo de microcentrífuga de 1.5 mL, donde se procedió a centrifugar a 13,000 rpm durante tres minutos, lo que quedó en el fondo se dejó en el tubo, el sobrenadante se regresó a los viales.

Para la extracción de ADN, se siguió el siguiente protocolo:

1. Se puso la muestra en un tubo de microcentrífuga libre de nucleasas de 1.5 mL y se llevó el volumen hasta 250 µL con Buffer de elución previamente calentado a 70°C.
2. Se añadieron 25 µL de Solución de Proteinasa K.
3. Se incubó a 55 °C durante tres horas en el thermo block.
4. Se añadieron 250 µL de Buffer BL y se mezcló bien con el vortex.
5. Se añadió 20 µL RNase A (20 mg/mL) y se dejó reposar a temperatura ambiente por dos minutos.
6. Se incubó a 70°C por 10 minutos en el thermo block, se agitó el tubo una vez a los cinco minutos.
7. Se añadieron 250 µL de etanol al 100% y se mezcló con el vortex.
8. Se insertó una mini columna de HiBind DNA dentro de un tubo de colección de 2 mL. Se transfirió la muestra completa a la mini columna incluyendo cualquier precipitado que se pueda haber formado.
9. Se centrifugó a 13,000 rpm durante un minuto, se desechó el filtrado y reutilizó el tubo de colección.

10. Se añadió 500 μL de Buffer HBC y centrifugó a 13,000 rpm durante 30 segundos, se desechó el filtrado y el tubo de colección.
11. Se insertó la mini columna dentro de un nuevo tubo de colección de 2mL.
12. Se añadieron 700 μL de Buffer de lavado de ADN.
13. Se centrifugó a 13,000 rpm durante 30 segundos, se desechó el filtrado y reutilizó el tubo de colección.
14. Se repitieron los pasos del 12-13 para un segundo proceso de lavado de ADN.
15. Se centrifugó la mini columna vacía a 13,000 rpm durante dos minutos para secar la columna.
16. Se transfirió la mini columna a un tubo de microcentrifuga de 1.5 mL libre de nucleasas.
17. Se añadieron 50 ó 100 μL de Buffer de elución calentado a 70°C y se dejó reposar a temperatura ambiente durante dos minutos.
18. Se centrifugó a 13,000 rpm durante un minuto.
19. Se realizó un segundo proceso de elución (16-18) con 50 μL de Buffer de elución.
20. Se almacenó el ADN eluido a una temperatura de -20 °C.

Después de la extracción, se cuantificó el ADN obtenido con un fluorómetro Qubit 4. Para lo que se utilizó 2 μL de muestra de ADN y 198 μL de mezcla de Qubit™ dsDNA BR Buffer y Qubit™ dsDNA Reagent * 200x.

2.2.4 Amplificación de loci microsatélites y genotipado

Los marcadores microsatélite (SSR) son una buena herramienta para estimar diferenciación entre poblaciones, flujo génico, estructura, y parentesco debido a que se heredan de forma codominante de acuerdo con las reglas mendelianas y tienen una alta tasa de polimorfismo, lo que permite la detección de diferencias entre individuos y poblaciones estrechamente relacionadas (Abdul-Muneer, 2014). Se amplificaron 10 loci microsatélites, los cuales han

reportado como polimórficos y usados exitosamente en otros estudios con el tordo sargento (Liu, 2014; Liu *et al.*, 2015) (**Cuadro 2.1**).

Cuadro 2. 1 Loci microsatélite, secuencia de los primers utilizados exitosamente en estudios genéticos del tordo sargento, código de GenBank y referencia de donde se tomó la información.

Locus	Secuencia de primers Hacia adelante/reverso	GenBank	Referencia
Aph54	GCTGCTGTCTCTATGTCAC GACACCTTTCCACCAGACC	AY928531.1	Westneat y Mays (2005)
FhU2	GTGTTCTTAAAACATGCCTGGAGG GCACAGGTAAATATTTGCTGGGCC	X84361	Primmer <i>et al.</i> (1996)
LTMR6	GCCATGCCACAGGAGTGAGTC AGTCATCTCCATCMGGGCAT	FM201465.1	McDonald y Potts (1994)
QM10	GGAATTCCAGTATGTGAATGAGTC ATTGCAAAAAACAGAAGCATTTTAAC	AF013235.1	Hughes <i>et al.</i> (1998)
Dpu16	ACAGCAAGGTCAGAATTTAA AACTGTTGTGTCTGAGCCT	AM262982.1	Dawson <i>et al.</i> (1997)
Pca3	GGTGTGGTGAGCCGGGG TGTTACAACCAAAGCGGTCATTTG	AJ279805.1	Dawson <i>et al.</i> (2000)
Ap79	CCACTTCTGCTGAACATAGGG GTGCTGCAATTGTGGTCTTG	JF907499.1	Baker <i>et al.</i> (2011)
Ap107	GAAACATCCAAACCTGGCTTG AATGGACGTGCAGCCCTTC	JF907500.1	Baker <i>et al.</i> (2011)
Ap144	TCCATAACACAGTTGTCAGAG CTTACACAGGCACACAAACC	JF907502.1	Baker <i>et al.</i> (2011)
Ap146	ACATTCCCAGGTCTCACTGC GTTACCGGATCGGAAAGAATC	JF907503	Baker <i>et al.</i> (2011)

Las reacciones de PCR se realizaron en un volumen de 20 μ L, incluyendo: 2 μ L de ADN 20 ng, 2 μ L de Buffer PCR 1X, 0.6 μ L de MgCl₂ 1.5 mM, 0.4 μ L de dNTP's 0.2 mM, 0.4 μ L de Primer R 0.2 mM, 0.4 μ L de Primer F 0.2 mM, 0.2 μ L de Taq Polimerasa y 14 μ L de H₂O UP. La

amplificación se realizó en un termociclador, con una primera etapa de un ciclo a 95 °C durante 5 minutos, seguido de una segunda etapa que consistió en 10 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 30 segundos, alineación a 60 °C por 90 segundos y extensión a 72°C por 30 segundos. Seguido de una tercera etapa que consistió de 23 ciclos de desnaturalización a 95 °C por 30 segundos, alineación a 50 °C durante 90 segundos y extensión a 72 °C por 30 segundos. Por último, una extensión final a 68 °C durante 10 minutos. Para comprobar que los microsateles amplificaron correctamente, se hicieron geles de agarosa al 1 % teñidos con Bromuro de etidio 10 mg/mL, se cargó en el gel 2 µL de producto de PCR más 4 µL de Buffer de carga. Se realizó la electroforesis a 86 volts por 40 minutos.

La separación de los productos amplificados se llevó a cabo mediante la electroforesis en geles de poliacrilamida al 5 %. Al producto de PCR se le adicionó 6 µL de azul de bromofenol con formamida y se desnaturalizaron en un termociclador a 96 °C por 5 minutos previo a su corrida en los geles. Se cargaron 5 µL de producto de PCR y se utilizó un marcador de 10 pb como referencia (3 µL), la electroforesis se realizó a 60 watts de poder constante durante dos horas.

Al finalizar la electroforesis, se tiñeron los geles con la técnica de tinción con plata (AgNO_3). Este proceso consistió en sumergir los geles en contenedores de plástico con ácido acético por 20 minutos con agitación constante, seguido de dos enjuagues de dos minutos cada uno con agua destilada. Después, se sumergió en nitrato de plata durante 20 minutos en agitación, enjuagó en agua destilada y se reveló el gel por agitación suave en una solución de carbonato de sodio. Revelado el gel se colocó en ácido acético por cinco segundos y un lavado final en agua destilada de 20 minutos, por último, se pusieron a secar.

La lectura de los geles de poliacrilamida se realizó con un transiluminador de luz blanca. El tamaño de los alelos se determinó visualmente con base en su tamaño usando como referencia el marcador molecular de 10 pb. Los individuos homocigotos fueron aquellos donde solo se observó una banda y heterocigotos con dos bandas. Se creó una base de datos con la lectura de los dos alelos por cada loci para 85 individuos. Los genotipos de cada locus se formatearon según programas estadísticos y softwares específicos para su posterior análisis.

2.2.5 Análisis de datos

Se estimó la diversidad genética general para cada población, para lo cual se juntaron los datos de ambas temporadas en cada localidad, representando las cuatro localidades de muestreo. Con el programa GenAlex v. 6.5 (Peakall y Smouse, 2012) se calculó el porcentaje de polimorfismo

(%P), el número de alelos diferentes (N_a), el número de alelos efectivos (N_e), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e) y el índice de fijación (F). Para la diferenciación genética entre pares de poblaciones se calculó el estimador F_{st} (Weir y Cockerham, 1984) y se estimó el número de migrantes (N_m) entre poblaciones para analizar el flujo génico.

Para estimar la variabilidad genética entre poblaciones y entre temporada de muestreo dentro de las poblaciones, se realizó el análisis no paramétrico de análisis de varianza molecular (AMOVA) con el paquete “poppr” (Kamvar *et al.*, 2014) en R (R Core Team, 2021). Para este análisis se separó la temporada de muestreo en cada localidad para evaluar si había diferencia entre temporadas en un mismo sitio, por lo tanto, se establecieron los datos con dos estratos: población y temporada (reproductiva / no reproductiva). Se evaluó el aislamiento por distancia mediante la prueba de Mantel (Mantel, 1967), que usa la distancia genética y la distancia geográfica, con el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2022) en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021). Para probar la significancia de la correlación entre las dos matrices de distancia, se usó la correlación de Pearson y se establecieron 9999 intercambios de los datos de cada matriz.

Para determinar la estructura poblacional se utilizó el programa STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000), que agrupa a los individuos de acuerdo a sus frecuencias alélicas usando un modelo Bayesiano, y permite determinar el número de grupos genéticos (K) dentro del área de estudio. El programa estableció 10 réplicas independientes para K , con un rango de $K = 1$ a 6. El periodo de descarte (duración del periodo antes de empezar con la recopilación de datos para minimizar el efecto de la configuración inicial) fue de 500,000 réplicas seguido de 1,000,000 simulaciones de Monte Carlo con un modelo de ancestralidad de “Admixture” (permite que más de un grupo genético contribuya al genoma de cada individuo). Posteriormente, los resultados se analizaron con el programa STRUCTURE HARVESTER Web (Earl y von Holdt, 2012), que permitió determinar el número de grupos genéticos (K) más probable en el área de estudio a través de la prueba de Evanno, que establece el valor de Delta K (valor apropiado para establecer el verdadero valor de K , basado en la tasa de cambio de segundo orden de la función de verosimilitud con respecto a K ; Evanno *et al.*, 2005). Se usó CLUMPP (Jakobsson y Rosenberg 2007) para obtener una matriz de los coeficientes de pertenencia individual de las 10 réplicas para el K más óptimo y se graficó. Para analizar las relaciones genéticas entre las poblaciones se aplicó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés) basado en la covarianza estandarizada de las distancias genéticas, con el programa GenAlex v. 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

Para determinar el parentesco entre los individuos caracterizados genéticamente con los microsatélites, se utilizó el software COLONY v. 2.0.6.8 (Jones y Wang 2010), el cual implementa métodos de máxima verisimilitud para inferir simultáneamente hermandad y paternidad, basados en reglas de herencia Mendeliana. Este software puede ser usado para especies diploides y haploides, utilizando marcadores dominantes y codominantes, así como especies con sistema de monogamia y poligamia (Jones y Wang, 2010). Todas las iteraciones se llevaron a cabo con el método de verisimilitud completa (FL), el cual es el más exacto (Wang, 2012). Igual se corrieron las iteraciones con marcadores codominantes, para una especie sistema diploide y un sistema de apareamiento del macho polígamo y la hembra monógamo. Se desconocía previamente el genotipo de los padres sociales, por lo que se usó como candidatos a padres/madres los genotipos de los individuos en edad reproductiva. Se estableció una sola corrida con una duración media, la cual tiene una buena exactitud para encontrar la configuración con máxima verisimilitud sin consumir demasiado tiempo de ejecución (Wang, 2012). La frecuencia alélica fue calculada por COLONY y se estableció un error de 0.0001 para errores de genotipado por locus (Wang, 2004).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Individuos muestreados

Se capturó un total de 97 individuos en ambas temporadas, de los cuales solo se pudo obtener muestras de sangre de 86. Durante la temporada no reproductiva se capturaron 44 individuos de tordo sargento y se obtuvieron 38 muestras de sangre en total, 18 en Dzilam de Bravo, 11 en Chicxulub-Progreso, seis en Celestún y ocho en Río Lagartos-San Felipe. En la temporada reproductiva se capturaron 53 individuos en total y se obtuvieron 48 muestras de sangre, 26 en Dzilam de Bravo, 14 en Chicxulub-Progreso y ocho en Celestún. El número de muestras varió entre localidades por temporada debido principalmente a la diferencia en la accesibilidad para colocar y monitorear las redes. Durante la temporada no reproductiva, solo en un sitio se capturaron hembras y en los demás sólo se capturaron machos (**Figura 2.4**), debido a que las parvadas estaban constituidas principalmente por machos. En la temporada reproductiva, predominaron los machos, aunque se logró obtener hembras en todos los sitios (**Figura 2.4**). En general, fue difícil observar y capturar a las hembras de la especie en ambas temporadas. Los individuos capturados tuvieron un rango de edad entre después del segundo año (nacidos antes del 2019) e individuos de segundo año (nacidos en 2019) (**Figura 2.5**) durante la temporada no reproductiva. Mientras que en la temporada reproductiva se obtuvieron más categorías de edad

(Figura 2.5), entre las cuales predominó individuos del año de eclosión, lo que quiere decir que salieron del nido en la temporada reproductiva del 2020. Durante la temporada no reproductiva se obtuvo una menor cantidad de machos adultos, porque estaban dispersos defendiendo su territorio y fue difícil capturarlos.

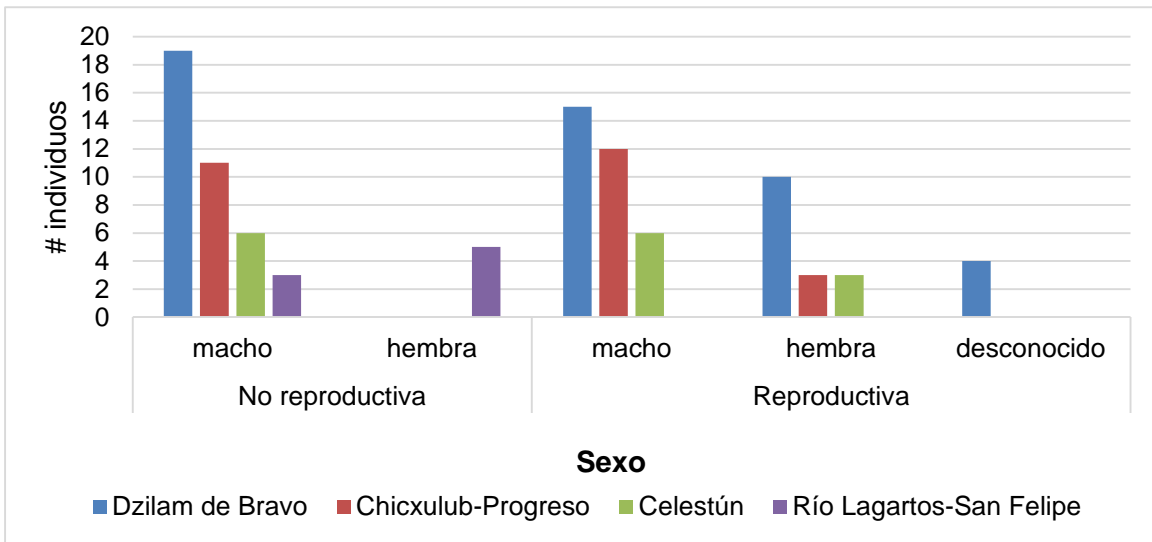


Figura 2. 4 Sexo de los individuos capturados de tordo sargento por localidad, durante la temporada reproductiva y no reproductiva.

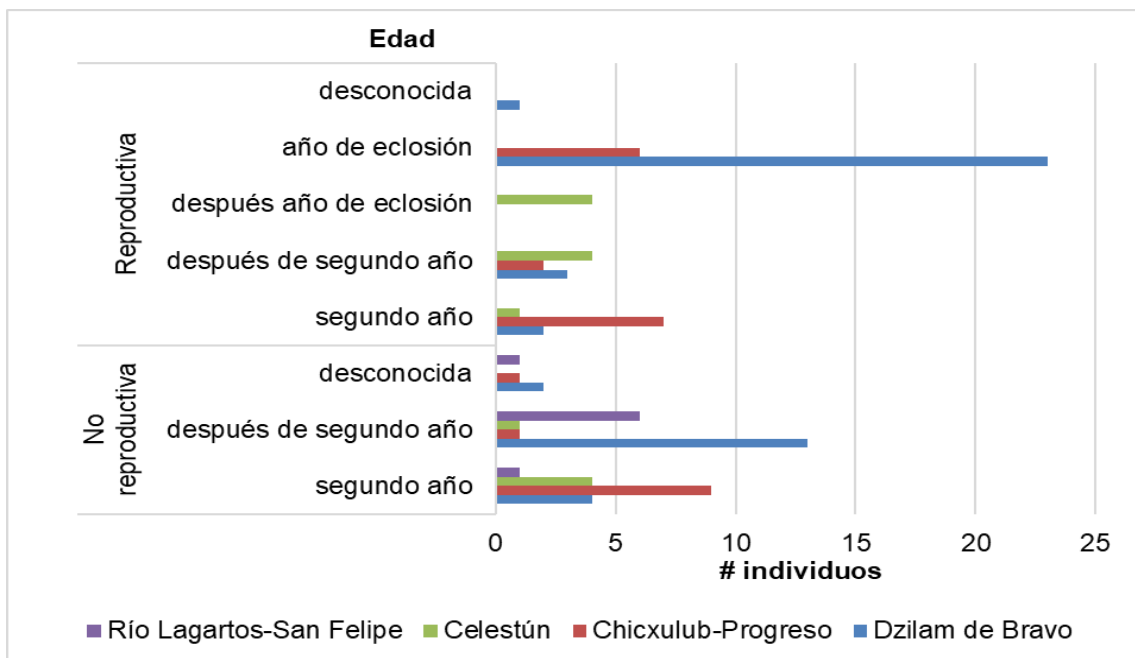


Figura 2. 5 Número de individuos de tordo sargento capturados en las diferentes categorías de edades por localidad, durante la temporada reproductiva y no reproductiva.

2.3.3 Variación genética y estructura poblacional.

Se realizó exitosamente el genotipado de 85 individuos de tordo sargento de un total de 86. La muestra de un individuo no amplificó en ocho de 10 loci posiblemente debido a degradación en campo. Se registró un total de 50 alelos en los 10 loci. Todos los loci fueron polimórficos en todas las poblaciones. El número de alelos diferentes (N_a) por población varió dentro de un intervalo de 4.2 a 6.7, el número efectivo de alelos por población varió dentro de un intervalo de 3.1 a 3.9. Chicxulub-Progreso es la localidad que presentó mayor diversidad de alelos y Río Lagartos-San Felipe la menor. En todas las poblaciones el número de alelos efectivo fue menor que el número de alelos. En Chicxulub-Progreso se encontraron dos alelos privados (i.e., exclusivos de esa población), tres en Celestún y tres en Dzilam de Bravo. En promedio, se obtuvieron valores de baja diversidad genética en las cuatro poblaciones, la heterocigosidad observada (H_o) varió en un intervalo 0.343 a 0.400 y la esperada (H_e) de 0.650 a 0.710. En todas las poblaciones la heterocigosidad observada fue menor que la esperada y el índice de fijación (F) fue positivo (0.444), indicando deficiencia de individuos heterocigotos. (**Cuadro 2.2**).

Cuadro 2. 2 Estadísticas de diversidad genética de las cuatro poblaciones de tordo sargento en la península de Yucatán. Los valores indican el porcentaje de loci polimórficos (% P), número de individuos (N), número de alelos (N_a), número efectivo de alelos (N_e), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e) e índice de fijación (F).

Población		(% P)	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F
Chicxulub-Progreso	Media	100	21.9	6.700	3.997	0.346	0.706	0.484
	SE	0	0.1	0.746	0.514	0.072	0.043	0.107
Celestún	Media	100	14	5.300	3.604	0.343	0.671	0.473
	SE	0	0	0.578	0.491	0.097	0.049	0.145
Dzilam de Bravo	Media	100	42.9	6.600	3.858	0.369	0.710	0.445
	SE	0	0.1	0.777	0.479	0.076	0.029	0.118
Río Lagartos-San Felipe	Media	100	6	4.200	3.168	0.400	0.650	0.374
	SE	0	0	0.249	0.324	0.112	0.043	0.164
Total	Media	100	21.2	5.700	3.657	0.365	0.684	0.444
	SE	0	2.1	0.342	0.226	0.044	0.020	0.065

Los valores de diferenciación genética (F_{st}) entre pares de poblaciones muestra una pequeña diferenciación genética entre Chicxulub, Progreso y Celestún, y una moderada diferenciación genética entre Río Lagartos-San Felipe y las otras tres poblaciones (**Figura 2.6**). Todos los valores de migrantes por generación (Nm) fueron mayor a uno, lo que indica flujo génico entre las poblaciones. Se observó un mayor flujo génico entre las poblaciones de Chicxulub-Progreso y Dzilam de Bravo, las cuales son las más cercanas entre sí; y menor entre Celestún y Río Lagartos-San Felipe (**Figura 2.6**), que son las poblaciones más alejadas. Esto indica que existe intercambio genético entre poblaciones, lo que conduce a la pequeña/moderada diferenciación entre ellas. La prueba de Mantel indicó que la correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica ($r= 0.1305$, $P= 0.0008$) fue positiva y significativa, sugiriendo cierto grado de aislamiento geográfico, lo que podría jugar un papel en la diferenciación y los grupos genéticos identificados entre las poblaciones de la península.

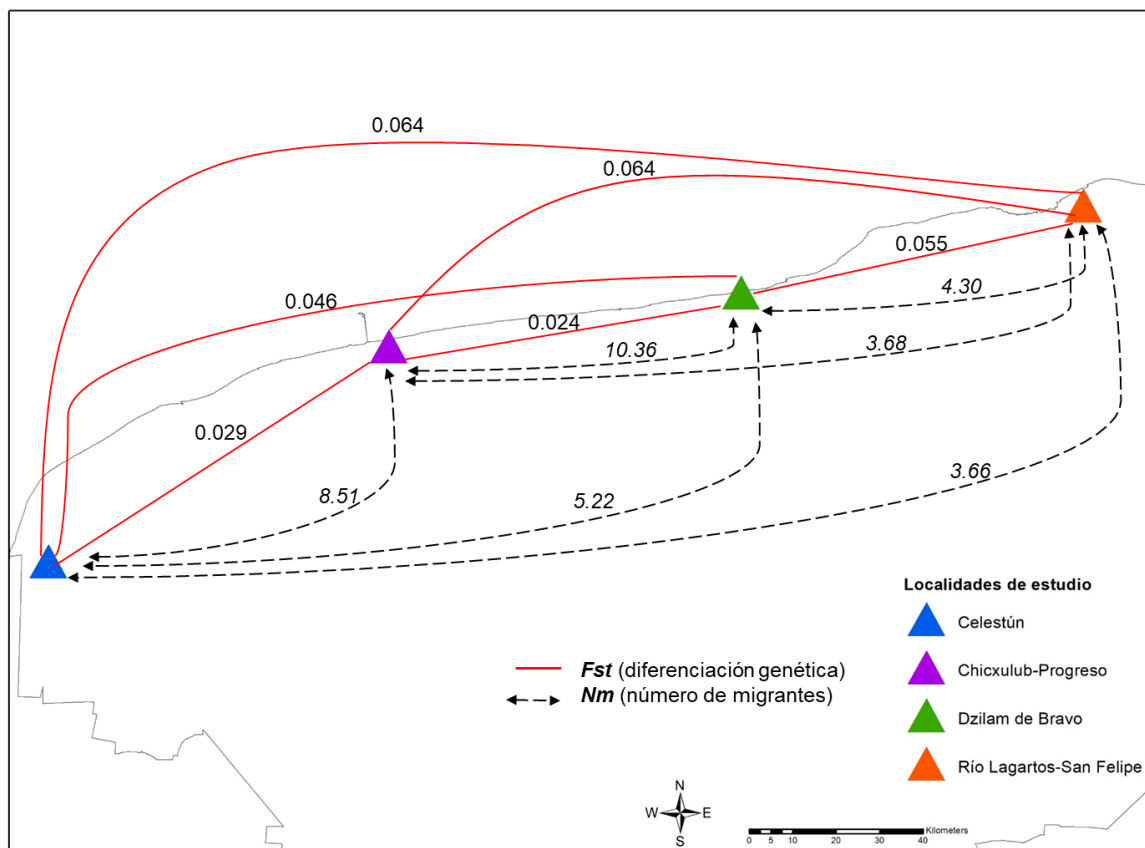


Figura 2. 6 Diferenciación genética entre poblaciones de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. La figura indica la ubicación de las poblaciones de estudio, la diferenciación

¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.

genética (F_{st}), y número de migrantes por generación (N_m) entre ellas. Se observa que entre las poblaciones más lejanas geográficamente hay un menor flujo génico y mayor diferenciación genética.

El análisis de varianza molecular (AMOVA) indicó que la mayor cantidad de variación genética (48.99 %) se encuentra dentro de los individuos, seguido de la variación entre individuos dentro de temporadas/población (46.44 %) (**Cuadro 2.3**), y la variación entre temporadas dentro de las poblaciones (2.95 %) y entre poblaciones (1.60 %). La poca variación entre las poblaciones y temporadas corrobora la baja/moderada diferenciación genética entre las localidades.

Cuadro 2. 3 Resultados de la prueba de AMOVA con dos estratos población/temporada. Sigma representa la varianza (σ^2) de cada estrato y el porcentaje (%) del total de la varianza explicado por cada estrato. Phi muestra la estadística de diferenciación de población, un valor mayor de Phi representa una mayor cantidad de diferenciación.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados observada	Media de cuadrados observada	σ^2	%	Phi
Entre Poblaciones	3	59.09	19.69	0.12	1.6	0.01
Entre temporadas dentro de las poblaciones	3	48.84	16.28	0.22	2.95	0.03
Entre individuos dentro de las temporadas	78	831.76	10.66	3.49	46.44	0.48
Dentro de las poblaciones	85	312.98	3.68	3.68	48.99	0.51
Total	169	1252.69	7.41	7.51	100	

Los resultados de STRUCTURE detectaron como óptimo dos grupos genéticos (K), utilizando el método de Evanno y la ecuación para la designación de la delta K . Ambos grupos genéticos se encuentran presentes en las cuatro poblaciones, aunque cabe destacar la preponderancia de un grupo genético en Celestún (color gris; **Figura 2.7**). De acuerdo con el porcentaje de ancestría (>60%), Chicxulub-Progreso y Río Lagartos-San Felipe son más parecidos a Celestún comparado con Dzilam de Bravo, ya que en este sitio predomina otro grupo genético (color rojo; **Figura 2.7**) en la gran mayoría de los individuos.

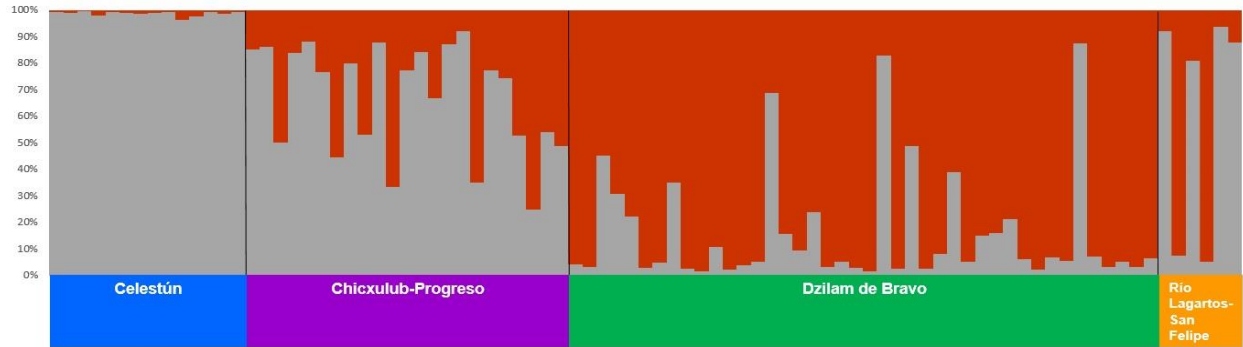


Figura 2. 7 Estructura genética en poblaciones del tordo sargento en la península de Yucatán. La figura muestra la probabilidad de asignación de cada individuo (barras verticales) a dos grupos genéticos ($K = 2$), diferenciados con los colores gris y rojo en la península.

El análisis de coordenadas principales (PCoA) expresó 20.02 % de la varianza acumulada en los tres primeros ejes, donde el primer eje explicó 8.12 % de la varianza total, en tanto que el segundo y tercer eje explicaron 6.33 % y 5.57 %, respectivamente (**Figura 2.8**). Hubo una tendencia de agrupar casi exclusivamente individuos de Dzilam de Bravo en el cuadrante inferior izquierdo con excepción de algunos individuos de Chicxulub-Progreso. El cuadrante superior derecho agrupa a casi todos los individuos de Celestún junto con individuos de las otras poblaciones. El análisis de componentes principales concuerda con los resultados de Structure donde Celestún, Chicxulub-Progreso y Río Lagartos-San Felipe son más parecidos entre ellos, mientras que Dzilam de Bravo difiere más.

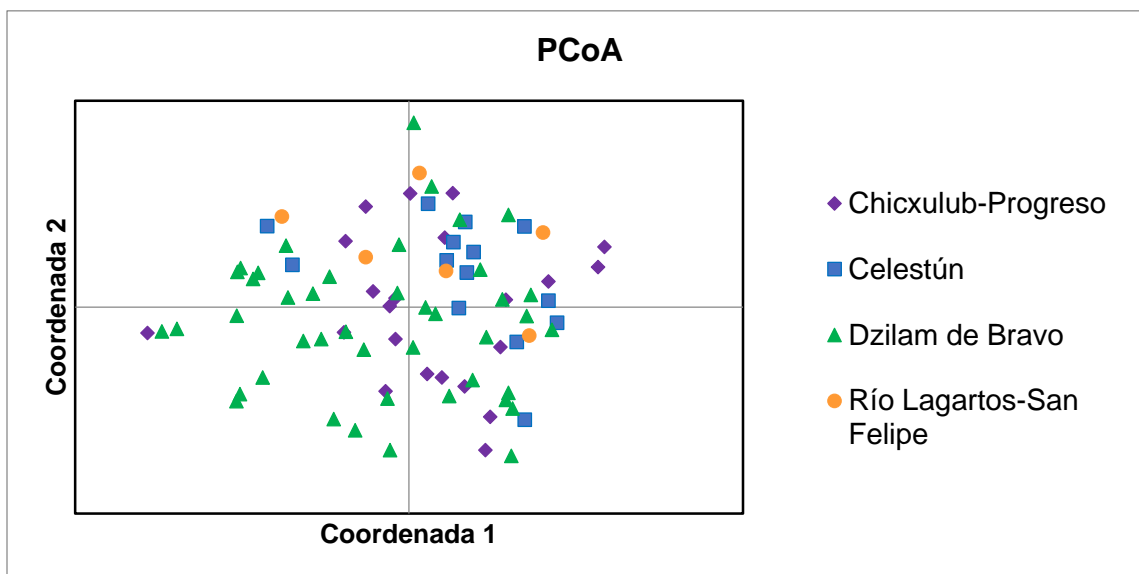


Figura 2. 8 Análisis de coordenadas principales de los individuos genotipados de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en cada localidad (cuatro poblaciones) muestreada en la península de Yucatán.

2.3.4 Análisis de parentesco

En cuanto a los análisis de parentesco, COLONY no asignó lazos de paternidad dentro de los individuos muestreados, lo que significa que dentro de los machos y hembras muestreados no hubo padres. COLONY asignó relaciones de hermanos completos, medios hermanos y no emparentados entre los 85 individuos muestreados. El programa organizó a los 85 individuos dentro de 42 grupos familiares, 32 individuos en grupos familiares de hermanos completos, es decir, que comparten al mismo padre y madre; a 40 individuos en grupos familiares de medios hermanos paternos, es decir, individuos que comparten el mismo padre solamente, y 13 individuos en grupos que no tienen ningún parentesco. El tamaño máximo familiar paterno dentro de los grupos familiares fue de cuatro individuos y el materno de tres individuos, es decir, un mismo macho es padre de 1 a 4 hijos. Lo anterior quiere decir, por ejemplo, que tenemos un macho que es padre de cuatro hijos, tres de esos hijos son con la misma hembra y uno con una hembra diferente. Mientras que, a la hembra, se le asignó el mismo macho para todos los hijos. Esto sugiere que hay presencia de poliginia en las poblaciones, ya que el macho se reproduce con más de una hembra. De los grupos familiares creados, 78.8 % tuvo una probabilidad de parentesco mayor a 0.8, donde 1 es el valor de mayor probabilidad de asignación dentro de un grupo familiar.

Dentro de los grupos familiares, COLONY conformó los pares de individuos (díadas) que son hermanos completos (18 pares) (**Figura 2.9 (A)**) y medios hermanos (42 pares) con probabilidades de parentesco mayores a 0.001 (**Figura 2.9 (B)**). COLONY tuvo un mejor desempeño para asignar probabilidades de hermanos completos que medios hermanos, de las 18 díadas de hermanos completos 12 (66.6 %) tuvieron una probabilidad mayor de 0.8. Mientras que ninguna de las díadas de medios hermanos alcanzó el 0.8, 15 de ellas (35.71%) tuvo un valor de probabilidad de 0.5 a 0.79, las demás tuvieron menor valor. Algunas relaciones de hermandad asignadas por COLONY corresponden a pares de individuos capturados en diferente temporada (reproductiva / no reproductiva) y diferentes poblaciones (**Figura 2.10**). El resultado puede indicar un movimiento del sitio natal de individuos emparentados, hacia otras poblaciones en la temporada reproductiva en búsqueda de oportunidades reproductivas. Esto podría contribuir a mantener el flujo génico entre poblaciones, así como el movimiento de individuos entre temporadas.

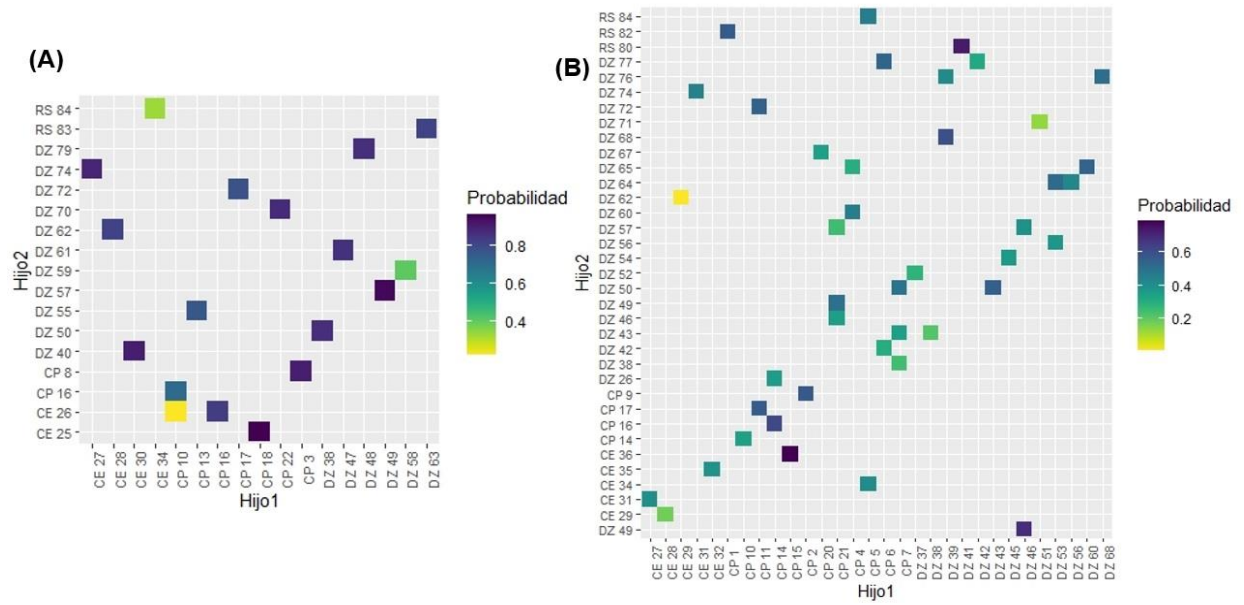


Figura 2. 9 Pares de hermanos completos (A) y medios hermanos (B) asignados por COLONY de los 85 individuos genotipados. En los ejes Hijo 1 e Hijo 2, las dos primeras letras representan la población seguido del número del individuo.

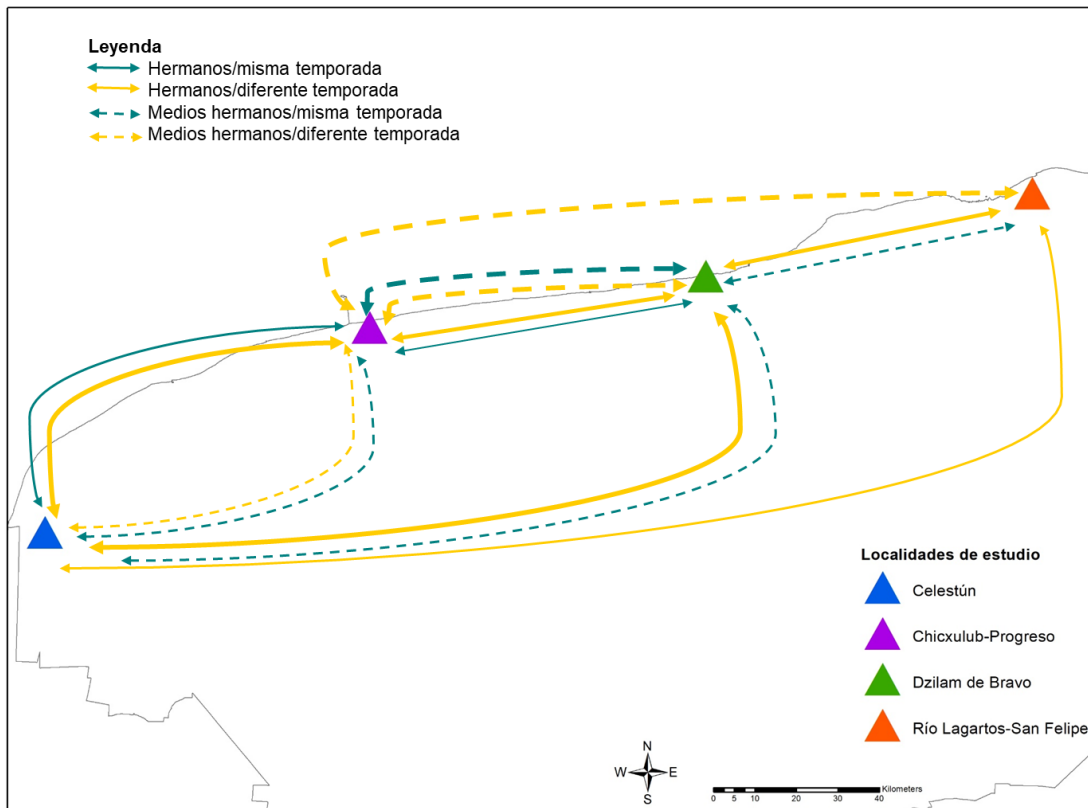


Figura 2. 10 Relación entre las poblaciones y la temporada (línea turquesa = ambos individuos de la misma temporada, línea amarilla = un individuo de la temporada reproductiva y otro de la no reproductiva), que comparten hermanos completos (línea continua) y medios hermanos (línea punteada), entre más gruesa la línea representa que comparten un mayor número de hermanos.

2.4 Discusión

Este estudio es uno de los primeros en evaluar la diversidad y estructura genética de poblaciones de tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. Los resultados basados en el análisis de 85 individuos de la especie a partir de 10 loci microsatélite polimórficos muestran una baja diversidad genética en las cuatro poblaciones y niveles altos de conectividad genética. Esta diversidad genética fue menor a aquellas reportadas en los Estados Unidos y Canadá con los mismos loci microsatélites (Liu *et al.*, 2015), incluyendo en el número de alelos (4.2 - 6.7 v 10.60 - 19.10), número de alelos efectivos (3.1 - 3.9 v 5.80 - 9.84) y la heterosigosidad observada (0.34 - 0.40 v 0.81 - 0.86). La presente investigación sugiere una menor diversidad en las poblaciones de la península de Yucatán que las Bahamas (Liu, 2015; Liu *et al.*, 2015) y Veracruz, Mexico (Dufort y Barker 2013), y todos presentan una menor diversidad genética que las

poblaciones continentales templadas. Juntos, los resultados indican que las poblaciones tropicales de tordo sargento son, en general, menos diversas genéticamente que en zonas templadas. Esto es relevante, ya que refuta la hipótesis sobre la reducción de la diversidad genética en las latitudes del norte debido a las contracciones del hábitat causadas por las glaciaciones del Pleistoceno a lo largo de las regiones templadas (Hewitt, 1996). Nuestros datos no apoyan la hipótesis, ya que, de acuerdo con esta, las poblaciones que no se vieron afectadas por las contracciones de hábitat en dichas glaciaciones, como las de latitudes en los trópicos y subtropicos, deben de mostrar mayores niveles de diversidad genética que aquellas en poblaciones del norte, y similares a la encontrada en especies tropicales (Milá *et al.*, 2000).

La baja heterosigosidad observada respecto a la esperada (0.65-0.71) puede deberse a la historia demográfica de la población (como la ocurrencia de deriva génica, mezcla genética de poblaciones o cuellos de botella), ya que esta influye en la heterosigosidad del genoma (Szulkin *et al.*, 2010). Los cuellos de botella en las poblaciones, ya sea porque fueron fundadas por pocos individuos o como resultado de una disminución drástica de la población, pueden resultar en la pérdida de diversidad genética y aumentar la probabilidad de endogamia (Weaver *et al.*, 2021). La endogamia puede llevar a un reducido tamaño efectivo de la población y a mayor diferenciación entre poblaciones locales (Wang, 2004). Aún en la usencia de muestras históricas, datos genómicos de las poblaciones pueden ser usados para descubrir la historia demográfica de las poblaciones, incluyendo cuellos de botella y expansiones demográficas.

La pérdida de la diversidad genética y sus consecuencias en la eficacia biológica de las poblaciones dependen no solo de la severidad, sino también de la escala de tiempo de los cuellos de botella (Hohenlohe *et al.*, 2020). Por lo tanto, reconstruir la historia demográfica en futuros estudios de las poblaciones del tordo sargento puede ayudar a explicar los niveles actuales de diversidad genética. Además, la reconstrucción de la historia demográfica de las poblaciones puede ligar cambios en la población con cambios ambientales como la pérdida del hábitat de humedales, con el potencial para predecir el efecto continuo de los cambios ambientales en la distribución de las poblaciones y la diversidad genética (Hohenlohe *et al.*, 2020).

El comportamiento reproductivo también puede afectar la cantidad de variación genética en las aves, al contribuir a la variación entre individuos al tamaño efectivo de la población (Pearse y Anderson, 2009). El tordo sargento es una especie con bastante fidelidad en cuanto a sus sitios de reproducción, una fuerte filopatría de individuos reproductores y la pérdida de hábitat reproductivo pueden estar causando que individuos emparentados establezcan territorios de

anidación cercanos a sus sitios natales, reduciendo la diversidad genética (Szulkin y Sheldon, 2008). En la región hay pocos estudios de diversidad genética de las aves que usan los humedales costeros de la península de Yucatán, lo que hace difícil una comparación con especies de forma de vida similares. Pero, Serrano-Rodríguez *et al.*, (2022) estudiaron a la matraca yucateca (*Campylorhynchus yucatanicus*), un ave de hábitats costeros como dunas y matorrales en las mismas localidades de este estudio. Encontraron que entre localidades la diversidad genética es variable, pero generalmente baja. Además, encontraron una pérdida significativa de la variabilidad genética, poblaciones pequeñas y pérdida de la conectividad entre sitios debido a la fragmentación del hábitat costero. Los asentamientos humanos en la costa de la península, principalmente la construcción de casas sobre la duna costera, constituyen barreras que pueden tener implicaciones en la viabilidad de las poblaciones de especies que ocupan la vegetación natural en la costa (Serrano-Rodríguez *et al.*, 2022). Los efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación en una especie no siempre son aparentes inmediatamente en el genotipo y frecuencia de alelos, y puede que se manifiesten después de muchas generaciones (Landguth *et al.*, 2010). Lo anterior, resalta la importancia de mantener la conectividad entre sitios de vegetación natural en la costa de la península de Yucatán para prevenir efectos genéticos adversos, así como medidas de conservación genética a largo plazo que permitan a las especies adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes.

La diferenciación genética entre las cuatro poblaciones de estudio es de baja (F_{st} 0.024-0.046) a moderada (F_{st} 0.055-0.064), pero mayores que lo reportado para algunas poblaciones de los Estados Unidos y Canadá (F_{st} = 0.024-0.064 v 0.002-0.023; Williams *et al.*, (2004)). En cambio, Dufort y Barker (2013), obtuvieron valores altos de diferenciación entre dos clústeres de poblaciones, uno en el estado de Veracruz (Tlacotalpan, Coatzacoalcos y Lerdo de Tejada) y otro en el Estado de México (Laguna Zumpango y San Pedro Techuchulco) (~400 km entre poblaciones). Pero, las poblaciones de Veracruz y del Estado de México correspondían a un diferente fenotipo de la especie. Sin embargo, la diferenciación genética entre las poblaciones de Veracruz y de California en los Estados Unidos que presentan el mismo fenotipo a los individuos de la península de Yucatán de este estudio fue de 0.08, a pesar de estar separadas por ~3000 km (Dufort y Barker, 2013).

En estudios genéticos de aves, ha aparecido la tendencia de que las aves tropicales tienen mayores niveles de diferenciación que las de zonas templadas tanto a nivel de especie como de poblaciones (Hackett, 1993; Capparella, 1988), aunque esto se ha registrado principalmente en aves de hábitats puramente terrestres (Winker *et al.*, 2000). En ambientes tropicales ribereños

y hábitats de campo abierto, se espera que las especies tengan una débil o ninguna diferenciación genética entre poblaciones (Cadena *et al.*, 2011; Bates *et al.*, 2003). Lo anterior está asociado a que los hábitats ribereños son efímeros y altamente dinámicos aún en escalas temporales cortas, por lo tanto, las especies que los habitan muestran una mejor habilidad de dispersión para rastrear los cambios en esos hábitats menos estables, comparado con las especies que habitan bosques cerrados (Cadena *et al.*, 2011). Además, la dispersión de los taxos acuáticos no está limitada por áreas abiertas o ríos, los cuales representan barreras al flujo génico en aves de bosque (Burney y Brumfiel, 2009).

En estudios de aves neotropicales que habitan humedales donde han encontrado baja variación genética y poca o nula diferenciación genética entre poblaciones, lo atribuyen a que estas han mantenido relativamente altos niveles de flujo génico y/o a que sus poblaciones han experimentado rápidas y recientes expansiones demográficas (Cardino *et al.*, 2013; Cadena *et al.*, 2011; Bates *et al.*, 2003). De acuerdo con lo anterior, es relevante mencionar que también hay estudios donde aves neotropicales de humedales presentan diferenciación genética entre las poblaciones, donde los resultados son probablemente consecuencia de declives poblacionales asociados con la fragmentación del hábitat (Lopes *et al.*, 2010). O a que la dispersión entre sitios de anidación esté restringida a aquellos sitios con condiciones de hábitats similares, y haya una restricción de hábitat disponible durante la temporada reproductiva, reduciendo el potencial de intercambio genético entre las poblaciones (Miño y Del Lama, 2014). Por lo tanto, la fidelidad a los sitios de reproducción del tordo sargento y la fragmentación del paisaje costero en la península, puede influir a que se presente menor intercambio genético entre poblaciones a través de grandes extensiones geográficas, conllevando a una mayor diferenciación entre poblaciones de la región comparado con las de zonas templadas. Aunque también hay que considerar otros factores, por ejemplo, una de las posibilidades que plantean los estudios para explicar la poca diferenciación entre poblaciones de tordo sargento en zonas templadas, es que es una especie demográficamente joven, cuyo rango extensivo representa una colonización rápida del continente a partir de alguna zona de refugio, por ejemplo, en América Central (Ball *et al.*, 1988). De acuerdo con la literatura, el tordo sargento divergió del tordo tricolor (*Agelaius tricolor*) alrededor de 3.35 millones de años atrás (Klicka y Zink, 1997), mientras que el hábitat que ocupan en su rango al norte estuvo disponible apenas hace 18,000 años (Ball *et al.*, 1988). Por lo tanto, las poblaciones en zonas templadas son más “jóvenes” y a su vez menos diferenciadas (Ball *et al.*, 1988).

¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.

Se encontró considerable flujo génico entre poblaciones (N_m 3.667-10.366, cuando N_m es mayor a 1 se considera sustancial). Lo anterior coincide con lo reportado para la especie, donde a pesar de que muchos individuos exhiben fidelidad a los sitios de anidación, algunos individuos se dispersan para colonizar nuevos sitios (Ball, *et al.*, 1988; Dolbeer, 1978). La diferenciación genética es mayor y el flujo génico menor entre Río Lagartos-San Felipe y Celestún las poblaciones más alejadas geográficamente (~ 213 km). Esto sugiere que el movimiento de individuos entre ellas es menor comparado con poblaciones más cercanas como Dzilam de Bravo a Río Lagartos-San Felipe y Chicxulub-Progreso a Celestún. Por otro lado, la diferenciación es menor y el flujo génico es mayor entre las poblaciones más cercanas, Chicxulub-Progreso y Dzilam de Bravo.

Los resultados obtenidos sugieren un patrón de la diferenciación genética y el flujo génico asociado con la distancia geográfica. Sin embargo, a pesar de que la correlación entre la distancia geográfica y la distancia genética es positiva y significativa, es baja. Por lo tanto, no se puede afirmar que las poblaciones están completamente aisladas entre sí, a pesar de la fragmentación que han sufrido los humedales de la costa de la península. Pero si podemos decir que hay cierto grado de aislamiento debido a la distancia entre las poblaciones estudiadas. El análisis de AMOVA también muestra baja variación entre poblaciones, sugiriendo que en la diversidad genética de la península pueden estar operando factores ambientales desconocidos, históricos (divergencia reciente de la especie) o demográficos (expansiones recientes y cuellos de botella) en conjunto con la separación entre poblaciones. Aunque hay que considerar que el poder del análisis de AMOVA, está limitado por el tamaño de muestra (Fitzpatrick, 2009).

En otros estudios para la especie no se ha registrado aislamiento genético entre poblaciones, a pesar de estar separadas por grandes distancias o que estén presentes diferentes subespecies con variación morfológica (Williams *et al.*, 2004; Gavin *et al.*, 1991; Ball *et al.*, 1988). Un patrón similar se ha registrado en otra especie de tordo (*Agelaius tricolor*) a través de su rango a pesar del declive de sus poblaciones y pérdida de hábitat (Barr *et al.*, 2021). La baja correlación y baja diferenciación entre poblaciones sugiere que el flujo génico es continuo sin restricciones de hábitat a través de la costa norte de la península de Yucatán. Lo anterior concuerda con la alta capacidad de dispersión y altos niveles de flujo génico en otras especies de aves neotropicales que ocupan hábitats de humedales (Cardino *et al.*, 2013; Cadena *et al.*, 2011)

El elevado flujo génico entre poblaciones, nos daría a pensar que no hay estructura genética entre las poblaciones de la península y que todas corresponden a un solo grupo genético. Sin

embargo, el análisis de estructura genética reconoció 2 como valor óptimo de K , lo que sugiere que en la península de Yucatán hay dos grupos genéticos que comparten en mayor o menor grado en las cuatro localidades muestreadas. Lo anterior difiere con lo encontrado en la zona templada, donde seis poblaciones continentales de Estados Unidos y una de Canadá pertenecen a un grupo, sin mostrar estructura genética entre ellas (Liu *et al.*, 2015). En Celestún domina la presencia de un grupo genético en todos los individuos, basado en el porcentaje de ancestría Chicxulub-Progreso y Río Lagartos-San Felipe están compuestos principalmente por el mismo grupo genético que Celestún. Mientras que en Dzilam de Bravo predomina otro grupo genético en la mayoría de los individuos. Lo anterior puede estar indicando que probablemente Celestún es una población fuente de un grupo genético y Dzilam de Bravo sea la otra población fuente, y que de estos dos sitios manden alelos a las otras localidades. En este sentido, hay que considerar que las localidades de Celestún como Dzilam de Bravo son áreas naturales protegidas de gran extensión, siendo una de las más grandes de la península la Reserva de la Biosfera Ría Celestún. Sin embargo, esto es solo una suposición ya que no se determinó el origen de los grupos genéticos.

Los resultados muestran estructura poblacional en las localidades de la península de Yucatán, debido probablemente a la distancia entre las localidades con mayor porcentaje de coancestría de cada grupo, aunque los resultados de la prueba de Mantel muestran correlación positiva y significativa entre la distancia genética y geográfica, esta no es muy alta. Lo anterior puede estar reflejando que la estructura genética no está mediada solamente por la distancia geográfica entre las poblaciones. La pertenencia de más del 95 % de ancestría a un grupo genético de todos los individuos en Celestún, puede estar reflejando la acción de otros factores que están actuando como barrera. Por ejemplo, filtros ambientales que limiten la llegada de individuos del otro grupo genético durante la temporada reproductiva. La península presenta un gradiente de precipitación que va en aumento de noroeste a sureste, donde los valores más bajos se localizan en una franja entre Chuburná y Progreso con poco menos de 500 mm anuales (Orellana *et al.*, 2010). También presenta un gradiente de temperatura, donde las temperaturas más altas son al noroeste (> 26 °C) y van disminuyendo (24-26 °C) hacia el noreste entre Telchac y Dzilam (Orellana *et al.*, 2010). Celestún es la localidad ubicada más al noroeste, por lo tanto, las condiciones de temperatura y precipitación antes mencionadas pueden estar limitando la dispersión de individuos del otro grupo genético hacia y desde Celestún a localidades más alejadas como Dzilam de Bravo, en especial si consideramos que las condiciones de mayor sequía y temperaturas altas se presentan durante la temporada reproductiva.

También es importante mencionar que el desarrollo urbano en la costa de la península de Yucatán ha crecido considerablemente, en especial en la franja costera de Progreso hacia Telchac. Esto puede constituir una barrera para la dispersión de los individuos, influyendo en la estructura poblacional observada. La agrupación de individuos con mayor ancestría de cada grupo genético en los sitios con las reservas más grandes de humedales en la región de estudio, apoya la importancia de proteger hábitats adecuados para la reproducción. Hay que resaltar que los datos corresponden a dos temporadas, donde la especie durante la temporada no reproductiva es más móvil y tiende a dispersarse distancias más grandes (Pierce y Byrd, 2022; Werrell *et al.*, 2021). No hay que descartar, que los análisis estén sesgados por la diferencia entre números de individuos genotipados en cada localidad. Ya que en Río Lagartos-San Felipe solo son seis individuos, además de que las muestras consisten de solo individuos capturados durante la temporada no reproductiva. Además, debido a la toma de muestras de individuos en invierno, es posible que haya una influencia de la presencia de individuos migratorios.

Con los análisis de parentesco, se encontró la asignación de hermanos y medios hermanos a través de las diferentes poblaciones y temporadas, lo que respalda el hecho de que hay dispersión de individuos entre las localidades. Durante la temporada reproductiva los tordos sargentos machos son conocidos por su territorialidad y fidelidad al sitio de reproducción (Yasukawa y Searcy, 2020), desplazándose cortas distancias (<25 km) durante la temporada reproductiva (Dolbeer, 1978). En la temporada reproductiva hubo individuos muestreados del año de eclosión (2020), lo que permitió inferir que el sitio donde fueron capturados fue el sitio de nacimiento. Algunos de estos individuos fueron asignados como hermanos completos con individuos nacidos en 2019, pero que fueron capturados en otro sitio durante la misma temporada. Esto sugiere dispersión de individuos juveniles de su sitio natal a otra localidad para su posterior reproducción en la siguiente temporada reproductiva. El resultado apoya el flujo génico presente entre las poblaciones, así como la presencia de individuos con ascendencia mixta. Sin embargo, la distancia de dispersión puede ser limitada durante la temporada reproductiva debido a la preferencia por anidar en sitios con vegetación inundable y la fidelidad de los machos a los territorios de anidación (Yasukawa y Searcy, 2020).

Durante la temporada no reproductiva el tordo sargento no es territorial, forma parvadas diversas para forrajear y puede desplazarse varios kilómetros (Yasukawa y Searcy, 2020). Por ejemplo, se ha reportado distancias de ~1125 km entre el área reproductiva e invernal (Dolbeer, 1978). El comportamiento migratorio del tordo sargento puede influir en la poca diferenciación observada entre las poblaciones de la península. Gavin *et al.*, (1991) encontraron que en poblaciones

migratorias del tordo sargento, la mezcla de individuos de diferentes áreas reproductivas en un mismo lugar durante el invierno y el subsecuente regreso de los individuos a diferentes áreas de reproducción en la primavera produce el flujo de genes de una generación a otra, mientras que en las poblaciones no migratorias se puede reducir el flujo génico sustancialmente. Las asignaciones de parentesco en la península de Yucatán implican que hay movimientos de individuos entre poblaciones a través de las temporadas, esto puede permitir que no se reduzca el flujo génico. Los movimientos propuestos son especulativos; se necesitan estudios que relacionen la distancia de dispersión con los datos genéticos, por ejemplo, un análisis de stock genético que permite relacionar el origen reproductivo con el sitio de captura de individuos.

Nuestro estudio muestra los primeros análisis de parentesco para poblaciones del tordo sargento en el trópico. Que un macho tenga un máximo de cuatro hijos asignados de los cuales solo tres son con la misma hembra, muestran un patrón donde el macho se reproduce con más de una hembra, lo que es consistente con la poliginia. Esto concuerda con el sistema de apareamiento social general registrado para la especie (Yasukawa y Searcy, 2020) a pesar de que las poblaciones de estudio se encuentran en el trópico, donde se ha visto un patrón de que más especies presentan monogamia social a menor latitud (Macedo *et al.*, 2008; Stutchbury y Morton, 2008). No se encontró monogamia genética en las poblaciones de la península de Yucatán, ya que hay evidencia de paternidad extra pareja por parte del macho; en caso de monogamia genética no se hubieran asignado medios hermanos.

De acuerdo con la literatura, solo el 14 % de especies paseriformes presentan verdadera monogamia genética, a pesar de exhibir monogamia social (asociaciones para la reproducción y crianza entre dos individuos) (Griffith *et al.*, 2002). Mientras que el 86% de las especies de paseriformes donde las hembras son socialmente monógamas, genéticamente presentan poliandria durante una temporada reproductiva (múltiples apareamientos por parte de la hembra con machos fuera de su pareja social) (Griffith *et al.*, 2002). Esto es relevante, debido a que, por falta de datos de observación en campo de los hábitos reproductivos de la especie en los nidos, no podemos descartar que socialmente sea monógama y la poliginia genética detectada se esté llevando a cabo como estrategia reproductiva alterna de algunos individuos.

En poblaciones con baja diversidad genética, las hembras se enfrentan a bajas probabilidades y altos costos de buscar un macho extra pareja. En poblaciones genéticamente diversas deberían experimentar una proporción de costo-beneficio más favorable y usar la paternidad extra pareja como una estrategia de aseguramiento reproductivo (Gohli *et al.*, 2013). La baja diversidad

presente en las poblaciones de la península puede ser una limitante para que se seleccione otras estrategias de apareamiento por parte de la hembra. Sin embargo, debido a que los individuos en este estudio correspondían a diferentes generaciones, es difícil confirmar si el patrón de poliginia corresponde a una sola temporada reproductiva o al conjunto de varias. Además, sería más informativo en siguientes estudios tener individuos que COLONY asigne con paternidad entre las muestras, así como información y muestras de los padres sociales (individuos que defienden el nido, cuidan y alimentan a las crías) y las crías por nido para analizar las paternidades extra pareja en una sola temporada (Westneat y Mays, 2005) y corroborar el sistema de apareamiento genético por temporada reproductiva. Para lograr lo anterior, se tendrían que localizar los nidos e idealmente se tendrían que monitorear diario durante toda la temporada reproductiva, así como tomar muestras (sangre o tejido) de los polluelos directamente en el nido, de la hembra que puso los huevos, el macho activo en el nido, así como de machos dentro y alrededor de los territorios.

En conclusión, las poblaciones de tordo sargento a lo largo de la costa norte-noroeste de la península de Yucatán tienen relativamente una baja diversidad genética, pero nuestros datos no apoyan que esta baja diversidad sea causada por falta de conectividad entre sitios derivada de la fragmentación, ya que encontramos que las poblaciones no están aisladas entre sí y comparten flujo génico. Por lo tanto, la baja diversidad en la región puede estar reflejando otros factores como cuellos de botella recientes o expansión demográfica, así como divergencia reciente de la especie. Se detectó una baja diferenciación entre las poblaciones, lo que es común para especies de aves que habitan humedales. Lo anterior en conjunto con el flujo génico encontrado, contradice que la perturbación del hábitat restrinja la conectividad entre sitios. Sin embargo, tampoco podemos asegurar que la dispersión entre sitios no haya disminuido a causa de dicha perturbación.

Se encontró que las poblaciones de tordo sargento están compuestas por dos grupos genéticos, mostrando estructura poblacional de la especie en el trópico lo que difiere con lo encontrado en poblaciones que se distribuyen en zonas templadas. Esta estructura genética se puede atribuir a la distancia entre los sitios adecuados para la reproducción de la especie en conjunto con filtros ambientales que limitan la dispersión de distancias muy largas durante la temporada reproductiva. Las asignaciones de parentesco concuerdan con un sistema de apareamiento de poliginia genética, esto coincide en general con lo registrado para la especie. Por lo tanto, el sistema de apareamiento en la región aparentemente no está influenciado por la región biogeográfica. El estudio representa un aporte importante para analizar la diversidad genética,

comportamientos reproductivos y mecanismos de dispersión en la región tropical de un ave ampliamente distribuida. A pesar de que el panorama descrito corresponde a la parte norte de la península, puede servir como un ejemplo para analizar los patrones en toda la región y en otras regiones tropicales.

¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.

Palma-Cancino, D.Y., Feldman, R.E., De León, L.F., Canto, A. (2022). Relación especie-hábitat del Tordo Sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la península de Yucatán. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 9(3): e3413, 2022 <https://doi.org/10.19136/era.a9n3.3413>. Publicado.

CAPÍTULO III

RELACIÓN ESPECIE-HÁBITAT DEL TORDO SARGENTO (*Agelaius phoeniceus*) EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.

RESUMEN. Comprender los factores que determinan la variación en la distribución de una especie, reconociendo que la asociación con su hábitat puede variar entre temporadas fenológicas, permite hacer predicciones sobre su distribución ante los cambios globales. El objetivo del estudio fue analizar cómo varía la asociación con el hábitat y la distribución del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada reproductiva (mayo-julio) y no reproductiva (diciembre-enero) en la península de Yucatán, México. Se usaron listas de eBird para generar datos de detección/no detección de la especie y la cobertura del suelo/cobertura urbana como indicador del tipo de hábitat. Se usó random forest para modelar la probabilidad de ocurrencia y distribución por temporada con la detección/no detección como variable de respuesta y 13 covariables de cobertura del suelo, dos de luces de la ciudad, y cuatro de esfuerzo de muestreo como predictores. Los predictores con mayor aportación relacionados de forma positiva con la ocurrencia fueron la sabana, sabana leñosa, pastizales, humedales, número de observadores, distancia y duración de la observación. Los más relacionados de forma negativa fueron el bosque perenne, las luces de la ciudad y hora de inicio de la observación. En ambas temporadas, la especie ocurre en tipos de vegetación cercanos a la costa o vegetación inundable (humedales, sabana y pastizales), y evita bosques y ciudades, sugiriendo que la asociación especie-hábitat del tordo sargento en la región es poco afectada por la estacionalidad

Palabras clave: Ciencia ciudadana, distribución, estacionalidad, ocurrencia, random forest.

ABSTRACT. Acknowledging that a species' association with habitat may vary among phenological seasons, allows us to make predictions about how its distribution might respond to global change. In our study, we analyzed how habitat associations for Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) varied between the breeding (May-July) and non-breeding (December-January) seasons in the Yucatan Peninsula, Mexico. We used eBird checklists to generate species detection/non-detection data and land cover classes and urban light intensity to indicate

habitat type. We used random forest to model occurrence probability per season with detection/non-detection as the response variable and 13 land cover classes, two city light variables, and four measures of sampling effort as predictor variables. The predictors with the greatest contribution that were positively associated with occurrence were savannah, woody savannah, grassland, and wetland cover, the number of observers, and observation distance and duration. The predictors most negatively associated with occurrence were evergreen forest cover, city lights and observation start time. In both seasons the species occurred in coastal vegetation types (wetlands, savannahs, grasslands), and avoided urbanized areas and forest, suggesting that Red-winged Blackbird in the region is affected little by seasonality.

Key words: Citizen science, distribution, seasonality, occurrence, random forest

3.1 INTRODUCCIÓN

Estudiar los factores que afectan la distribución de las especies es importante para entender cómo se estructura la diversidad de especies de una región (Pilowsky *et al.*, 2022). En regiones tropicales, los cambios en la precipitación pluvial pueden influir en la estructura de la vegetación y, por lo tanto, en la disponibilidad de recursos de alimentación y reproducción para diversas especies de vertebrados e invertebrados (Hazard *et al.*, 2022; Stephenson *et al.*, 2022). Cuando los recursos del hábitat cambian, los animales, para satisfacer sus requerimientos de forrajeo y maximizar su oportunidad de sobrevivencia y reproducción, pueden desplazarse a otras coberturas de suelo para obtener sus recursos (Shute *et al.*, 2021). En este sentido, se ha reportado que algunas especies de aves residentes en regiones templadas son flexibles en sus áreas de forrajeo aprovechando diferentes coberturas del suelo que proporcionan recursos alimenticios en el verano e invierno (Tarjuelo *et al.*, 2020). Sin embargo, la mayoría de los estudios se enfocan en una sola estación o temporada, descuidando la variación en la vegetación asociada al cambio de estación (Kawamura *et al.*, 2019). En los trópicos, esta información es escasa y se requieren estudios que vinculen directamente la estacionalidad de las aves residentes con su distribución.

Comparado con los ambientes templados, los trópicos tienen una mayor diversidad de especies de aves y sus rangos de distribución generalmente son más pequeños (Lees *et al.*, 2022). Además, durante el invierno, la región neotropical recibe una gran cantidad de especies migratorias lo que implica un aumento en la competencia e influye su comportamiento de forrajeo

(Munoz y Colorado, 2021). Por lo anterior, las aves pueden responder de manera diferente a la estacionalidad para cubrir sus requerimientos, dependiendo de la región.

La península de Yucatán es una región neotropical que, a través del año, presenta una mezcla de hábitats estacionales regidos por la variación en la precipitación, con periodos de sequía preestival e intraestival (De la Barreda *et al.*, 2020). También presenta una considerable riqueza de especies de aves migratorias, especialmente en los hábitats de la costa (Echeverría-Caro *et al.*, 2022), por lo que estos hábitats son un buen sistema para estudiar la influencia de la estacionalidad en la distribución de las especies. En este contexto, el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) evolucionó en los humedales tropicales (Barker *et al.*, 2008) y todavía usa sitios con vegetación inundable durante su época reproductiva (Yasukawa y Searcy, 2020). En la zona templada, la especie ha colonizado hábitats antropogénicos y puede ser considerada plaga de cultivos agrícolas, especialmente durante el invierno cuando cambia su dieta de insectívora a principalmente granívora (Werrell *et al.*, 2021). Esto indica que la especie puede utilizar diferentes hábitats en función de la época del año. Sin embargo, en la península de Yucatán, no hay grandes extensiones agrícolas como en las regiones templadas, lo que podría limitar la distribución de la especie a humedales y, por lo tanto, presentar menos flexibilidad en su uso de hábitat a través del año, comparado a lo que se ha registrado en las regiones templadas (Ingold 2022; Bélanger *et al.*, 2021).

El objetivo de este estudio fue analizar la asociación entre tipo de hábitat y la distribución regional del tordo sargento en la península de Yucatán y cómo esta asociación varía entre temporadas reproductiva y no reproductiva. Asumimos que la ocurrencia de esta especie es mayor en las zonas de humedales, y que sus movimientos hacia otros hábitats dependen de la estación. Para el propósito de este estudio, se tomó la cobertura del suelo como indicador del tipo de hábitat, y la probabilidad de detectarla en avistamientos como indicador de la ocurrencia de la especie. El tordo sargento es una especie común y abundante, es fácil de identificar y presenta una distribución amplia. Estas características permiten tener datos de ocurrencia de buena calidad para generar modelos de distribución (Van *et al.*, 2021).

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio

Se consideró como área de estudio la península de Yucatán, conocida como Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY) de acuerdo con Miranda (1958). El área abarca los

estados de Yucatán, Quintana Roo, Campeche, y cinco municipios de Tabasco (Balancán, Centla, Emiliano Zapata, Jonuta y Tenosique), tres de Chiapas (Catazajá, La Libertad y Ocosingo), tres Departamentos del norte de Belice (Belice, Corozal y Orange Walk), así como el Departamento del Petén de Guatemala.

La temperatura media anual en la región es de 18 a 27 °C (Santillán-Fernández *et al.*, 2021). La temporada de lluvias es de junio a octubre, con una sequía intra-estival en junio-agosto (conocido como la canícula) y la temporada seca es de noviembre a abril, con una temporada de frentes fríos de octubre a febrero, denominada Nortes si acarrearán humedad y lluvias (De la Barrera *et al.*, 2020). La PBPY presenta un gradiente espacial continuo de precipitación que crea el siguiente patrón de distribución de las comunidades vegetales de acuerdo con Barber *et al.* (2001): zona noroeste, la cual se caracteriza por vegetación espinosa o suculentas adaptadas a las temperaturas altas de la zona (26-27 °C), es considerada una zona subárida (450-550mm anual), con sequías severas de al menos seis meses al año; zona del centro de la península caracterizada por fanerófitas caducifolias, especialmente leguminosas, con temperaturas menores (25-26°C) y mayor lluvia (1 000-1 300 mm precipitación anual); y zona sur-suroeste con vegetación de selva húmeda con especies perennifolias, asociada a valores mayores de lluvia (1 500-2 000 mm precipitación anual).

En la costa de la península se encuentran manglares, pastizales inundables, petenes y sabanas húmedas. Estos tipos de cobertura de vegetación están asociados al agua y algunos permanecen inundados todo el año o en la época de lluvias, dependiendo del tipo de suelo (Morales-Ojeda *et al.*, 2021).

3.2.2 Especie de estudio

El tordo sargento se distribuye desde el sur de Alaska y Canadá central hasta Costa Rica (Yasukawa y Searcy, 2020). La especie tiene poblaciones migratorias en Canadá y el norte de Estados Unidos que pasan el invierno en el sur de Estados Unidos y México, mientras que algunas de sus poblaciones del sur de Estados Unidos y las poblaciones de México son residentes todo el año (Stonefish *et al.*, 2021). De acuerdo con MacKinnon (2013), el periodo reproductivo de esta ave es de abril a julio, pero en la región del presente estudio se observó y consideró como temporada reproductiva de mayo a julio, que es cuando es más probable que sus territorios de anidación estén bien establecidos (Yasukawa y Searcy, 2020). Para reducir el

sesgo del periodo migratorio previo y posterior a la reproducción, se consideró la temporada no reproductiva de diciembre a enero (Fink *et al.*, 2021).

El tordo sargento es un ave gregaria y durante su temporada reproductiva es muy territorial (Yasukawa y Searcy, 2020). Este comportamiento territorial se detecta fácilmente ya que los machos vocalizan enérgicamente mientras expanden las alas, a manera de defensa y despliegue para mantener sus territorios al inicio de la etapa de reproducción (Louder *et al.*, 2020, Wisenden *et al.*, 2020). Los tordos sargento adultos son principalmente granívoros, forrajean en cultivos agrícolas como arroz (*Oryza sativa*), girasol (*Helianthus annuus*), maíz (*Zea mays*) y trigo (*Triticum spp.*) (Werrell *et al.*, 2021) en las zonas templadas. También incluyen insectos en su dieta durante la temporada reproductiva y sus crías son básicamente insectívoras (Yasukawa y Searcy, 2020). Esta especie generalmente ocupa humedales como hábitat reproductivo, aunque también puede anidar en pastizales y praderas (Buckley *et al.*, 2022; Yasukawa *et al.*, 2020).

3.2.3 Datos de detección/no detección

Para analizar la ocurrencia del tordo sargento, se utilizaron las listas de observación registradas en la base de datos de ciencia ciudadana eBird (eBird, 2021) del 2009 al 2020 para la península de Yucatán. Cada lista de observación incluyó información sobre la identidad de la especie, ubicación geográfica (latitud, longitud) del sitio de observación, protocolo usado en la observación, fecha, distancia recorrida y tiempo que duró la observación (eBird, 2021). Se utilizaron solo las listas de observación completas (es decir, los observadores indicaron que registraron todas las aves detectadas e identificadas), lo que permitió considerar la ausencia del tordo sargento en una lista como una no detección (Johnston *et al.*, 2021). Se filtraron las listas de observación completas conservando aquellas que presentaban el tipo de protocolo Stationary (punto fijo) y Traveling (recorrido), con duración de observación menor o igual a 5 h, distancia recorrida menor o igual a 5 km (cero para protocolo Stationary) y con 10 o menos observadores (Strimas-Mackey *et al.*, 2020). La base de datos obtenida se categorizó por temporada reproductiva y no reproductiva.

Para reducir el sesgo espacial y el desbalance entre las listas con detección o no detección de la especie, se realizó un submuestreo (Johnston *et al.*, 2021) con el paquete dggridR (Barnes y Sahr, 2017) en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021). Para lo cual se delimitó una matriz espacial de hexágonos para la región de estudio, con una distancia de 5 km entre los centros de cada hexágono. En cada hexágono se seleccionó aleatoriamente un par de listas para cada semana

de cada año, una con detección y una con no detección (Strimas-Mackey *et al.*, 2020). Con el submuestreo el número total de listas para la temporada reproductiva se redujo de 16 495 a 7 138 y de 19 129 a 7 769 para la temporada no reproductiva.

3.2.4 Variables explicativas

Se añadió la variable de cobertura del suelo derivada del satélite MODIS, producto MCD12Q1 v006 (Friedl y Sulla-Menashe, 2019) como indicador del tipo de hábitat. La cobertura del suelo se clasificó según Hansen *et al.*, (2010), determinando 13 clases de cobertura en la región de estudio (**Figura 3.1**). Debido a que el producto de MODIS puede clasificar de manera errónea las áreas urbanas, en especial en ciudades de pequeñas a medianas en tamaños (Wan *et al.*, 2015), se usaron los datos de intensidad lumínica derivados de la base de datos DMSP-OLS Nighttime Lights Time Series versión 4. La intensidad lumínica de las ciudades permite la detección de las áreas urbanas. La base de datos de luces incluye archivos anuales multitemporales (1992-2013) que promedian los datos anuales de la intensidad lumínica de ciudades, pueblos y otros sitios con iluminación constante, en píxeles de 1 km x 1 km (Zhao *et al.*, 2019).

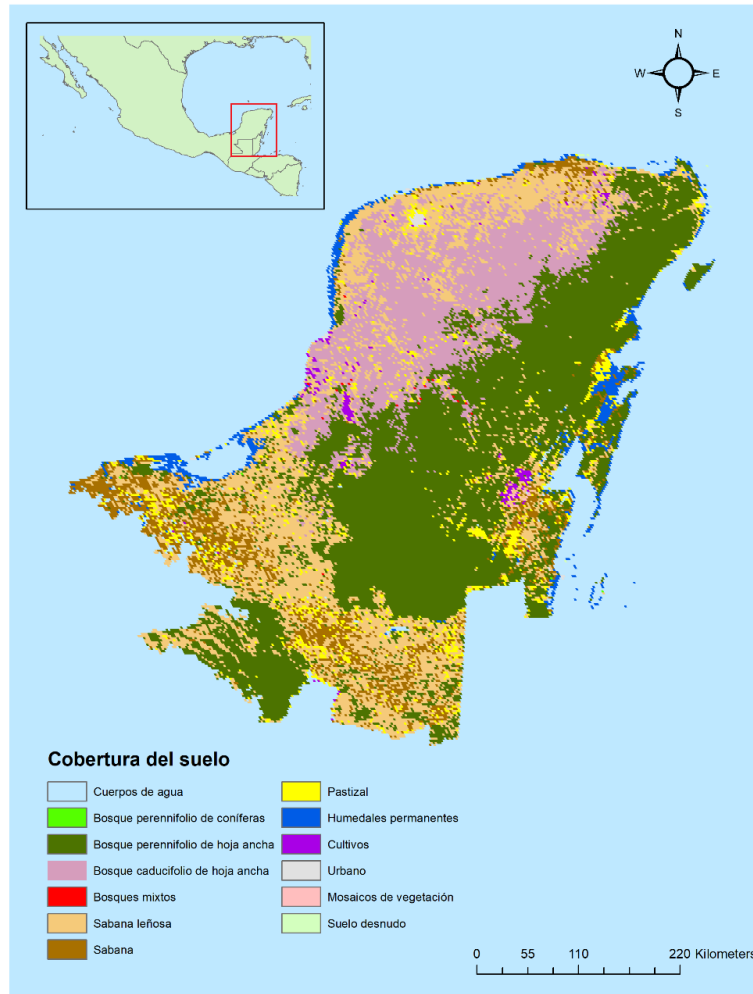


Figura 3. 1 Distribución de los tipos de cobertura del suelo de acuerdo a la clasificación de MODIS en la Provincia Biótica Península de Yucatán en el año 2019.

Considerando que la ubicación de cada lista puede no ser exactamente el punto donde se detectó a la especie, se resumieron los datos de la cobertura del suelo en una zona buffer de 2.5 x 2.5 km con la latitud y longitud de la lista como centro (Strimas-Mackey *et al.*, 2020). Con el paquete `exactextractr` (Baston, 2022) en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021), se extrajeron los valores de las capas de cobertura del suelo y se calculó la proporción de la zona buffer dentro de cada clase de cobertura de suelo. También, se calculó la media de los valores de intensidad lumínica luces de ciudad y su desviación estándar con los píxeles de luz dentro de la zona buffer (Johnston *et al.*, 2021). Finalmente, los valores obtenidos de cada variable para cada lista se adjuntaron a la base de datos de detección/no detección.

3.2.5 Modelado de probabilidad de ocurrencia

Para estimar la probabilidad de que la especie esté presente, las listas de observación se dividieron aleatoriamente en 80% de entrenamiento para generar y 20% de prueba para evaluar el modelo. Los datos de entrenamiento se utilizaron para ajustar un modelo de random forest balanceado por temporada con el paquete ranger (Wright y Ziegler, 2017) implementado en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021), usando como variable de respuesta la detección/no detección del tordo sargento y las variables de cobertura del suelo y luces de la ciudad como predictores. También, se añadieron cuatro variables de esfuerzo de muestreo de las listas (hora de inicio de la observación, duración en minutos, distancia recorrida en kilómetros y número de observadores) como covariables para considerar la variabilidad en la detección de la especie dependiendo del esfuerzo de muestreo. Después de aplicar el random forest balanceado, su calibración se realizó con un modelo aditivo generalizado, usando el paquete scam (Pya y Wood, 2014) en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021). Para ello, se consideró la ocurrencia de detecciones como variable de respuesta y la probabilidad de ocurrencia como la variable predictora.

Para evaluar el desempeño de los modelos de random forest balanceado y el modelo calibrado, se usaron las listas de prueba para evaluar la precisión de las predicciones, calculando el error cuadrático medio (MSE), y para evaluar la habilidad discriminativa de los modelos, se consideró el valor del área bajo la curva (AUC). El modelo calibrado presentó un menor MSE, por lo que éste se utilizó para modelar la ocurrencia de la especie por temporada.

Para analizar la diferencia en las asociaciones entre la detección del tordo sargento y las variables y covariables explicativas por temporada, se calculó y graficó de acuerdo con el índice de Gini la importancia de los predictores (Amdouni *et al.*, 2022) en el modelo de probabilidad de ocurrencia. Los valores mayores indican un mayor poder predictivo de la variable en el modelo. También se calculó la dirección del efecto de los predictores y se obtuvieron gráficas de dependencia parcial que muestran el efecto marginal de un predictor dado en la probabilidad de ocurrencia promediada entre los otros predictores (Strimas-Mackey *et al.*, 2020).

3.2.6 Distribución del tordo sargento por temporada

Para generar los mapas de probabilidad de ocurrencia por temporada, primero se construyó la superficie de predicción para la península de Yucatán. La superficie de predicción se determinó con las capas de cobertura del suelo e intensidad lumínica, construyendo una matriz de celdas (ráster) de 2.5 x 2.5 km, se asignó el valor de 1 a las celdas dentro del polígono de la península

de Yucatán y se dejaron vacías las que quedaron fuera del polígono. Asimismo, se calculó la proporción de cada clase de cobertura de suelo, y la media y desviación estándar de las luces de la ciudad dentro de cada celda.

Al ráster se añadieron las variables de esfuerzo de una lista estándar de eBird de 1 h de observación, 1 km de distancia, y la hora óptima para detectar a la especie (calculado con las listas 05:00 temporada re- productiva y 05:02 no reproductiva) (Strimas-Mackey *et al.*, 2020) en cada celda. Se usó el modelo calibrado de random forest balanceado para estimar la probabilidad de ocurrencia (proporción esperada de listas estándar que detecten a la especie) en cada celda, se convirtieron los datos a un formato espacial y se generó una imagen ráster. Se dividió en “deciles” los datos resultantes de la estimación de valor de ocurrencia por celda, se tomaron las celdas con valores dentro del noveno decil para obtener la superficie en kilómetros cuadrados correspondiente al 10% de los valores superiores de ocurrencia por temporada, y se extrajeron los municipios que se superponen con estos valores en la región. Para la temporada reproductiva, se tomaron los valores mayores a 0.152 y para la no reproductiva los valores mayores a 0.184.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Modelado de probabilidad de ocurrencia

Para ambas temporadas los modelos calibrados tuvieron un bajo error cuadrático medio (MSE), indicando que los modelos son buenos para predecir la probabilidad de ocurrencia (**Cuadro 3.1**) en la región. Conforme a los valores del área bajo la curva (AUC), los modelos tuvieron una buena habilidad para clasificar correctamente las presencias predichas, por lo cual, tienen un desempeño mayor al esperado por el azar.

Cuadro 3. 1 Valores del error cuadrático medio (MSE) y área bajo la curva (AUC) de los modelos calibrados de random forest balanceados para modelar la ocurrencia del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada.

Modelos	MSE	AUC
Temporada reproductiva	0.074	0.833
Temporada no reproductiva	0.043	0.847

Las variables con mayor poder predictivo fueron seis clases de cobertura de suelo (sabana, bosque perenne de hoja ancha, sabana leñosa, pastizales, agua y humedales), las luces de la

ciudad (media y desviación estándar) y el esfuerzo de muestreo de las listas de observación de eBird (hora de inicio, minutos de duración, distancia recorrida y número de observadores). Las clases de cobertura de suelo con menor poder predictivo fueron el matorral cerrado, bosque perenne de coníferas y mosaico de vegetación.

Respecto a las clases de cobertura del suelo con mayor poder predictivo, el índice de Gini mostró que, en ambas temporadas, la sabana fue la clase que más explicó la ocurrencia del tordo sargento (**Figura 3.2**). En general, las variables fueron más importantes en la temporada reproductiva que la no reproductiva, con menos diferencia entre temporadas en la importancia de cobertura de suelo de sabana leñosa y humedales (**Figura 3.2**).

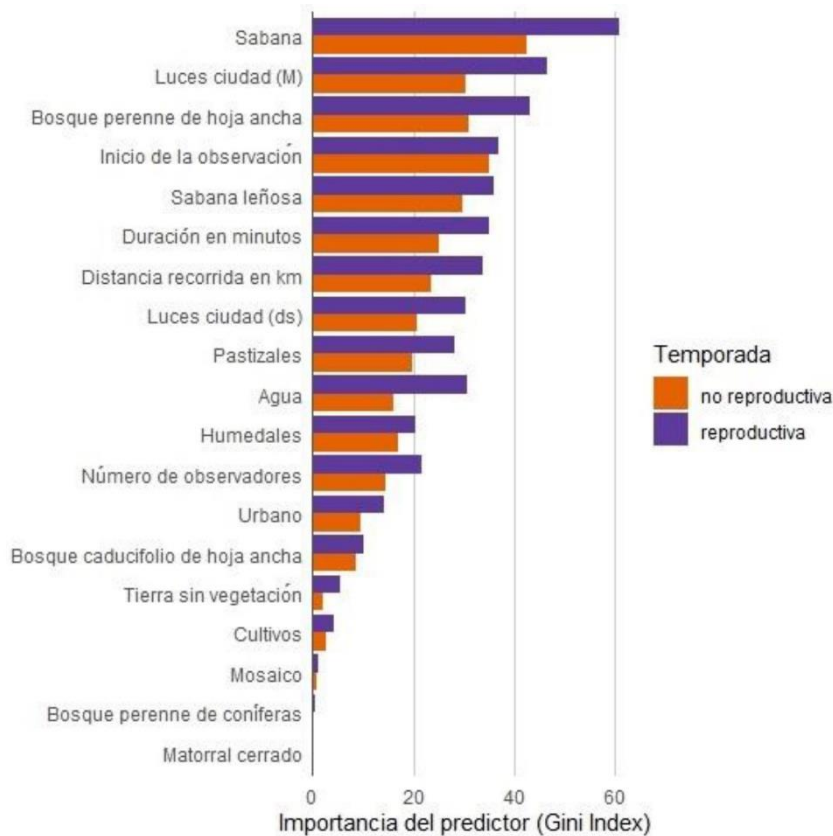


Figura 3. 2 Importancia de las variables predictivas para explicar la detección del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada. Luces ciudad (M) = media de la intensidad y Luces ciudad (ds) = desviación estándar de la intensidad.

En ambas temporadas, la probabilidad de ocurrencia se relacionó de forma positiva con la proporción de cobertura de sabana, pastizales y humedales (**Figura 3.3 A, 3.3 I, 3.3 J**), y de forma negativa con la proporción de cobertura de bosque perenne de hoja ancha y la media de las luces de la ciudad (**Figura 3.3 C y 3.3 D**). En la sabana leñosa, la probabilidad de ocurrencia

del tordo sargento se incrementó conforme aumentó este tipo de sabana hasta un 50% de cobertura, pero en valores mayores de cobertura la ocurrencia disminuyó (**Figura 3.3 E**).

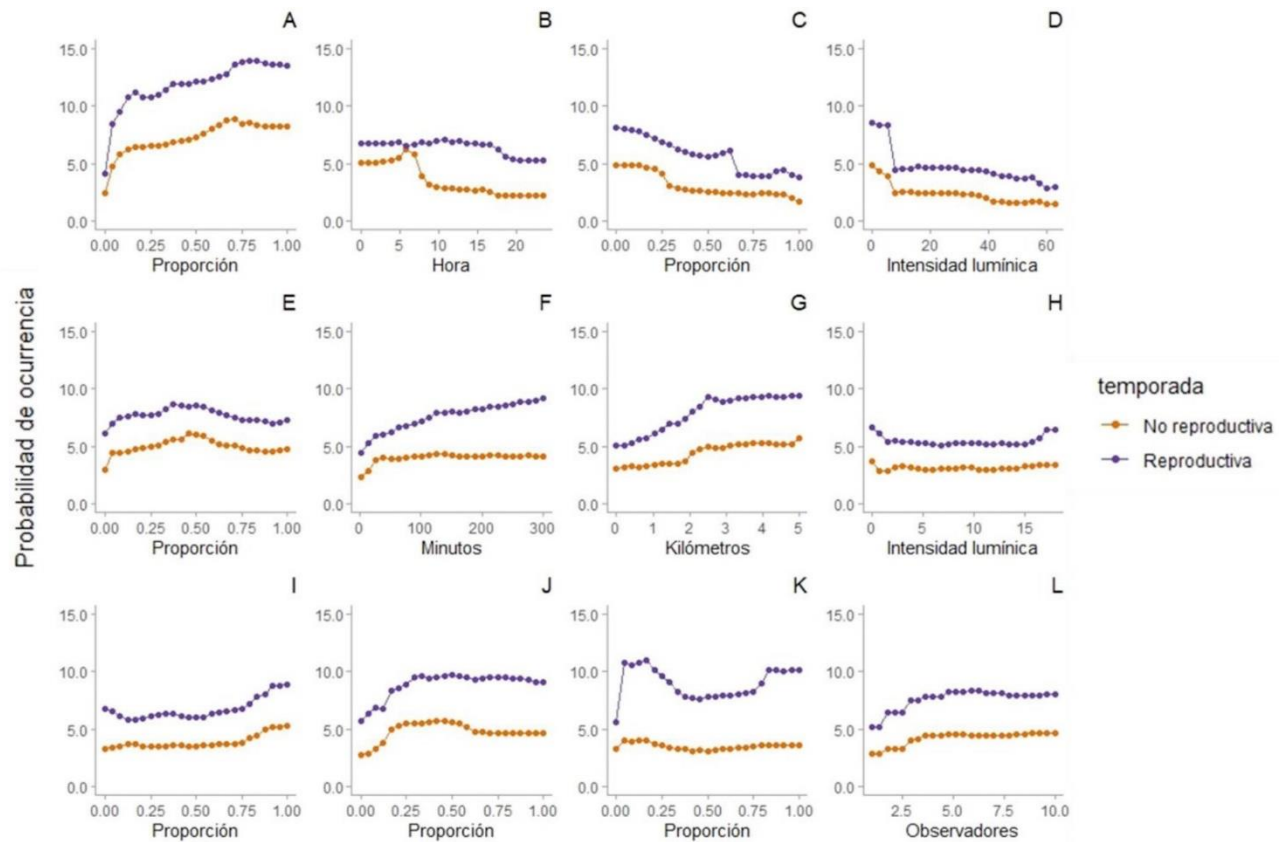


Figura 3. 3 Relación de las variables más explicativas dentro de los modelos con la probabilidad de ocurrencia del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) por temporada: A) sabana, B) inicio de la observación, C) bosque perenne de hoja ancha, D) luces ciudad (media), E) sabana leñosa, F) duración de la observación, G) distancia recorrida, H) luces ciudad (desviación estándar), I) pastizales, J) humedales, K) agua y L) número de observadores.

En cuanto a las variables de esfuerzo de muestreo, en ambas temporadas, reproductiva y no reproductiva, la probabilidad de detectar al tordo sargento aumentó con la distancia recorrida durante la observación, a mayor duración de la observación, y con mayor número de observadores (**Figura 3.3 F, 3.3 G, 3.3 L**), pero disminuyó a medida que la observación se inició más tarde durante el día (**Figura 3.3 B**).

3.3.2 Distribución del tordo sargento por temporada

En los mapas generados de probabilidad de ocurrencia de la especie, se pueden apreciar diferencias en la distribución por temporada reproductiva y no reproductiva. De acuerdo con la

superficie correspondiente al 10% de los valores superiores de probabilidad de ocurrencia, la especie amplía su distribución geográfica dentro de la región durante la temporada no reproductiva (**Cuadro 3.2**), principalmente en el sur de Campeche cerca de los límites con Quintana Roo, y en la parte noreste de Yucatán y Quintana Roo (**Figura 3.4**).

Cuadro 3. 2 Superficie y municipios con mayor probabilidad de ocurrencia por temporada del tordo sargento en la Provincia Biótica Península de Yucatán.

Temporada	Superficie (Km ²)	Municipios y distritos (BLZ)
Reproductiva	22 591.59	CHP: Ocosingo, La Libertad, Catazajá. TAB: Balancán, Tenosique, E. Zapata, Jonuta, Centla. CAM: Calkiní, Champotón, Escárcega, Carmen, Candelaria, Palizada, Hopelchén, Campeche, Hecelchakán. YUC: Tekax, Tizimín, Río Lagartos, Panabá, San Felipe, Buctzotz, Dzilam de Bravo, Dzilam Gonzáles, Dzidzantún, Yobaín, Sinanché, Telchac Puerto, Dzemul, Ixil, Progreso, Hunucmá, Celestún, Halachó. QRO: Othón P. Blanco, Bacalar, F. Carrillo Puerto, Tulum, Lázaro Cárdenas, Benito Juárez, Isla Mujeres. GTM: San Andrés, La Libertad, San José, Flores, Santa Ana, San Benito, Melchor de Mencos, San Francisco, Dolores, Sayaxché, San Luis, Poptún. BLZ: Orange Walk, Corozal, Belice.
No reproductiva	26 189.49	CHP: Ocosingo, La Libertad, Catazajá. TAB: Balancán. Tenosique, E. Zapata, Jonuta, Centla. CAM: Calkiní, Champotón, Carmen, Candelaria, Palizada, Tenabo, Calakmul, Escárcega, Hopelchén, Hecelchakán. YUC: Tizimín, Río Lagartos, Panabá, San Felipe, Buctzotz, Dzilam de Bravo, Dzilam Gonzáles, Dzidzantún, Sucilá, Yobaín, Sinanché, Telchac Puerto, Dzemul, Ixil, Progreso, Hunucmá, Celestún, Halachó. QRO: Othón P. Blanco, Bacalar, F. Carrillo Puerto, Tulum, Benito Juárez, Isla Mujeres, Lázaro Cárdenas, José María Morelos, Puerto Morelos. GTM: San Andrés, La Libertad, San José, Flores, Santa Ana, San Benito, Melchor de Mencos, San Francisco, Dolores, Sayaxché, San Luis, Poptún. BLZ: Orange Walk, Corozal, Belice.

*CHP = Chiapas, TAB = Tabasco, CAM = Campeche, YUC = Yucatán, QRO = Quintana Roo, GTM = Guatemala, BLZ = Belice.

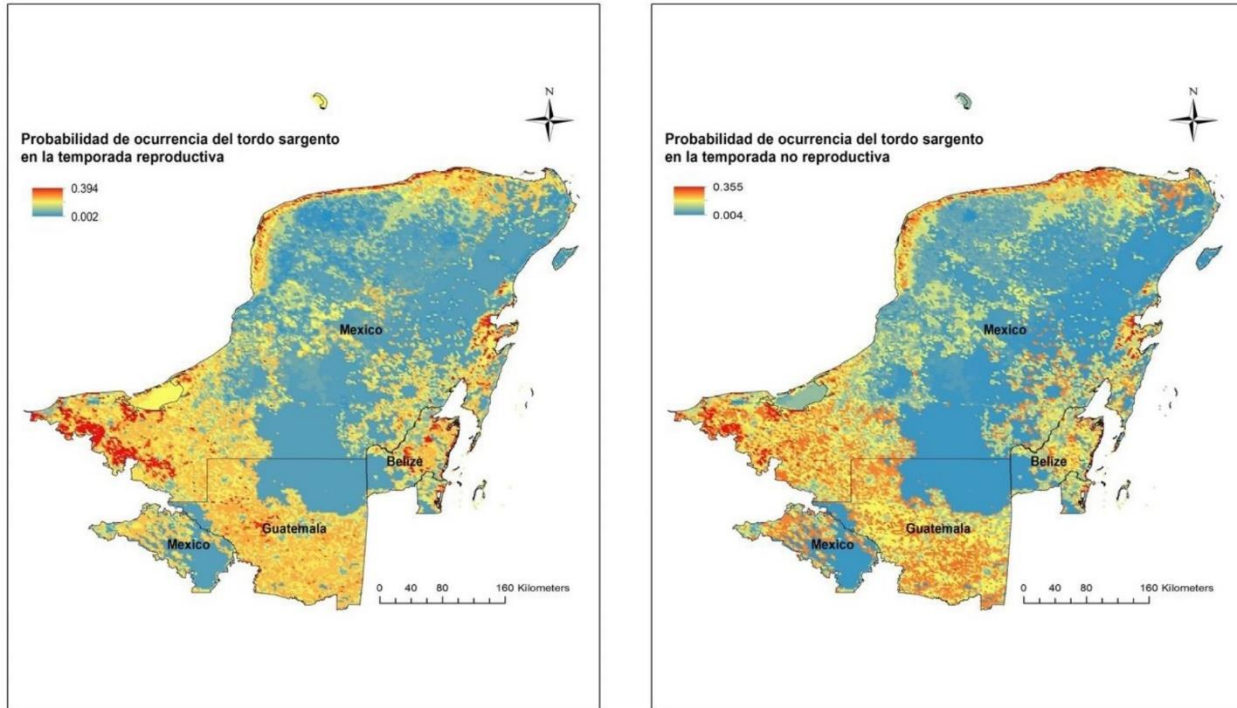


Figura 3. 4 Mapas de las predicciones de probabilidad de ocurrencia del tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) en la Provincia Biótica Península de Yucatán por temporada reproductiva y no reproductiva.

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 Los hábitats asociados con la ocurrencia del tordo sargento

A diferencia de la zona templada donde el tordo sargento, además de los humedales, se asocia con hábitats suburbanos como cultivos, mosaicos de vegetación y granjas (Ingold 2022; Robinson y McChesney, 2022; Bélanger *et al.*, 2021), en la península de Yucatán encontramos que su ocurrencia fue restringida a los hábitats con vegetación natural inundable permanente o temporalmente. Esta ocurrencia fue similar tanto en la temporada reproductiva como no reproductiva.

Aunque se ha reportado a los humedales como el hábitat que más usa esta ave (Yasukawa y Searcy, 2020), nuestros resultados indican que la cobertura de sabana y sabana leñosa tienen una mayor contribución a su ocurrencia. En la península de Yucatán, la sabana se mezcla con los humedales costeros y pastizales, los cuales generalmente se encuentran en suelos con drenaje deficiente que suelen inundarse durante la época de lluvias (Morales-Ojeda *et al.*, 2021). Además, la sabana presenta una vegetación herbácea, a veces con *Typha* sp. (Vázquez-Vázquez *et al.*, 2012), la cual es conocida como un recurso importante para la anidación de la especie

(Robinson y McChesney, 2022). En ese sentido, la sabana es más similar a los humedales templados que a los humedales de la península de Yucatán, que están compuestos principalmente por manglar (Morales-Ojeda *et al.*, 2021). Por lo tanto, la cobertura de sabana y sabana leñosa representan hábitats adecuados para la especie.

Durante la temporada reproductiva, la probabilidad de ocurrencia del tordo sargento aumenta en la cobertura de agua, reafirmando la importancia de cuerpos de agua con diferentes niveles de cobertura vegetal para la especie. La distribución de la especie a través del gradiente de agua no tuvo picos tan marcados en la temporada no reproductiva, quizás indicando una asociación menor a zonas de agua con gran cobertura vegetal durante esta temporada. Los diferentes tipos de hábitats con suelos inundables en la península de Yucatán son de gran importancia para la especie, debido a que la colonización de los humedales es un factor al que se le ha atribuido la diversificación adaptativa de los tordos (Barker *et al.*, 2008) y la evolución de diferentes caracteres de comportamiento, como la poliginia (Searcy *et al.*, 1999).

En ambas temporadas, reproductiva y no reproductiva, la ocurrencia del tordo sargento disminuyó drásticamente con la presencia de las luces de la ciudad, aun cuando éstas fueran de baja intensidad. Por lo tanto, es muy poco probable que el tordo ocurra dentro de las zonas urbanas, pero puede ocurrir en áreas aledañas o en el borde entre otros tipos de cobertura y zonas urbanas. La especie principalmente establece sus territorios de anidación en áreas con vegetación natural (Yasukawa y Searcy, 2020), aunque, en las zonas templadas, se le ha registrado anidando en hábitats antropogénicos como estanques de retención de agua pluvial, zanjas al borde de carreteras, campos de heno y patios que rodean edificios (Robinson y McChesney, 2022). En la península de Yucatán, la poca vegetación inundada o estanques dentro de las zonas urbanas puede contribuir a la ausencia de la especie en las ciudades, en especial si están alejadas de la costa.

3.4.2 La diferencia en la distribución del tordo sargento entre temporadas

En las aves residentes de zonas templadas, se ha registrado que estas expanden sus rangos durante la temporada no reproductiva y ocupan diferentes tipos de hábitats (Schlägel y Mädlow 2022; Morganti *et al.*, 2017). En el caso del tordo sargento en la península de Yucatán, una zona neotropical, se encontró que se distribuye en las mismas clases de cobertura de suelo en ambas temporadas. Se esperaba que el tordo sargento usara más clases de cobertura de suelo durante la temporada no reproductiva, para disminuir la competencia por recursos debido al aumento de

riqueza de especies por el establecimiento de aves migratorias en los hábitats de la costa de la península (Echeverría-Caro *et al.*, 2022). Durante esta temporada también hay otros factores que les permitiría aprovechar recursos disponibles en diferentes clases de cobertura de suelo como el final de la temporada de lluvias que favorece el desarrollo de la vegetación, y el comportamiento gregario y exploratorio de la especie durante esta etapa (Pierce y Byrd, 2022). Durante la temporada no reproductiva esta ave forma parvadas y generalmente percha en árboles y arbustos con coberturas densas, los cuales abandonan cuando la vegetación tira sus hojas y buscan otra que les proporcione refugio (Pierce y Byrd, 2022). Los hábitats en los que el tordo sargento ocurre en la península de Yucatán están compuestos por vegetación principalmente perenne, lo que les provee refugio disponible todo el año.

Por otro lado, la importancia de casi todas las clases de cobertura de suelo fue menor en la temporada no reproductiva, indicando una distribución más igual entre las clases. Asimismo, es notable que la diferencia en ocurrencia fue más marcada cuando había una proporción de cobertura de suelo de sabana alta, presencia de agua, y una mínima intensidad de las luces de la ciudad. Estos resultados subrayan la importancia de hábitats inundables y conservados para la anidación del tordo sargento en la península de Yucatán. Lo anterior es relevante, porque en lugares como Estados Unidos, donde la especie es muy abundante se han registrado disminuciones anuales de las poblaciones de tordo sargento, principalmente debido a la pérdida de la calidad del hábitat reproductivo (Robinson y McChesney, 2022).

Aunque la probabilidad de ocurrencia del tordo es más alta en la temporada reproductiva, la especie tiende a usar una menor superficie en la península. En la temporada no reproductiva, se observó una expansión de la distribución geográfica, en el sur de la provincia biótica. Durante la temporada reproductiva, los machos tienen una defensa de territorio activa y las hembras alimentan a las crías, por lo que forrajean principalmente dentro de los mismos humedales donde anidan o en sitios adyacentes (Robinson y McChesney, 2022). En cambio, durante la temporada no reproductiva, la especie no defiende territorios y tiene un comportamiento gregario y exploratorio donde forma parvadas mixtas (Werrell *et al.*, 2021) que le permite aprovechar recursos fuera de sus sitios de anidación.

Los datos de ciencia ciudadana son una fuente importante de información y una herramienta útil para llenar espacios de información necesarios para modelar la distribución de las especies (Feldman *et al.*, 2021). A pesar de que se realizaron filtros de los datos para reducir el sesgo espacio temporal, hay que considerar otros factores que pueden sesgar los datos, por ejemplo,

falsos positivos (registrar la especie cuando no está presente), la falta de muestreos estructurados y la diversidad en la experiencia de los observadores.

Una ventaja del tordo sargento es que es una especie común y que los machos tienen una morfología y vocalizaciones muy particulares, las cuales ayudan a la correcta identificación de la especie. Sin embargo, esos caracteres son menos notables en la temporada no reproductiva; se observó una disminución de la detección de la especie cerca de las 08:00 h, en la temporada no reproductiva. El tordo sargento es más detectable durante su reproducción porque vocalizan más y tienen comportamientos de mayor exhibición, como el despliegue de alas para el cortejo y la defensa del territorio activa durante todo el día. Además, tienen territorios bien definidos que ocupan a lo largo de la temporada (Yasukawa y Searcy, 2020), por lo que se les puede encontrar en los mismos sitios. Es posible que la diferencia en las probabilidades de ocurrencia entre temporadas en general y en hábitats específicos, sea influenciada por la capacidad de registrar la especie y no por una diferencia en su selección de hábitat.

Estudios recientes muestran que la combinación de datos de múltiples fuentes mejora la habilidad predictiva de los modelos de distribución (Robinson *et al.*, 2020; Miller *et al.*, 2019), por lo que, para estudios futuros en la región se recomienda la integración de datos de muestreos estructurados. Además, de la incorporación de otras variables que puedan estar asociadas con la distribución de la especie en la región, como las interacciones bióticas. Las interacciones bióticas son un factor importante que limita la distribución de las especies al afectar la eficacia biológica y la estructura de las comunidades, especialmente en latitudes bajas como los trópicos (Paquette y Hargreaves, 2021). Sin embargo, debido a la dificultad para cuantificar estas interacciones, únicamente pocos modelos de distribución de especies las incluyen.

3.5 CONCLUSIONES

En la temporada reproductiva y no reproductiva el tordo sargento en la península de Yucatán ocurre en hábitats cercanos a la costa o en zonas con vegetación inundable y evita las zonas urbanas y cobertura de bosque perenne. El uso de vegetación inundable, principalmente en la temporada reproductiva coincide con lo reportado para la especie en otras zonas de su distribución. Durante la temporada no reproductiva la especie amplía su rango de distribución en la región. Los humedales, sabanas y pastizales inundables tienen distinto grado de asociación con la ocurrencia, pero son importantes para la especie en ambas temporadas. Este estudio es un primer análisis de la asociación entre la cobertura del suelo y la ocurrencia del tordo sargento

en la península de Yucatán. Por lo que proporciona datos importantes para entender la distribución en una región de la especie. Además, se resalta la importancia del hábitat de zonas costeras para la distribución y sostenibilidad de una especie común. Esto es relevante porque a pesar de que el tordo sargento no es una especie incluida en el listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como amenazada, los ambientes en los que se encuentra están siendo continuamente afectados por las presiones antropogénicas, lo que representa una amenaza para esta ave. Se sugieren estudios adicionales para entender mejor cómo la especie utiliza estos hábitats y qué otros factores influyen en su distribución en la región.

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

4.1 Discusión general

La presente tesis se enfocó en estudiar los factores que influyen en la dispersión, y así mismo, en la distribución regional del tordo sargento (*Agealius phoeniceus*) que tiene un amplio rango de distribución, en la península de Yucatán. Esta especie a pesar de ser una especie común y no amenazada, ha registrado por varios años disminución en sus poblaciones. Esta disminución se ha asociado a la pérdida de hábitat reproductivo, la cual es principalmente humedales naturales (Robinson y Chesney, 2022). En este sentido, la península de Yucatán se ha visto afectada por diversas perturbaciones antropogénicas que ha llevado a la pérdida y fragmentación de sus hábitats (Cavanzón-Medrano *et al.*, 2018). Especialmente en la zona costera, donde ocurre la especie, se ha visto afectada por un rápido desarrollo urbano que ha llevado a la degradación del hábitat (Elliot *et al.*, 2019). Lo anterior puede representar una amenaza para las poblaciones de la península.

Las poblaciones de tordo sargento en humedales perturbados de la península de Yucatán mostraron una baja a moderada diferenciación genética y flujo génico entre las poblaciones. Por lo tanto, sugiere una dispersión de individuos entre las poblaciones manteniendo el flujo génico y la conectividad entre ellas. Lo anterior contradice que la pérdida y la fragmentación del hábitat restringen la capacidad de dispersión en la especie, por lo tanto, la diferenciación genética probablemente sea resultado de factores demográficos o divergencia reciente de la especie. Se ha propuesto que las aves neotropicales de ambientes ribereños como los humedales, presenten una baja o nula diferenciación genética debido a su alta capacidad de dispersión comparado con aquellas que habitan bosques cerrados (Cadena *et al.*, 2011), nuestros resultados apoyan este patrón, debido a que a pesar de presentar mayor diferenciación comparado con poblaciones de tordo sargento en la zona templada (Estados Unidos y Canadá) (Williams *et al.*, 2004; Gavin *et al.*, 1991), la diferenciación es baja.

Se detectó que los individuos de tordo sargento en la península están compuestos por dos grupos genéticos en menor o mayor medida a lo largo de la costa norte-noroeste, mientras que las poblaciones continentales de Estados Unidos y Canadá pertenecen todas a un mismo grupo genético (Liu *et al.*, 2015). Hay una baja correlación positiva entre la distancia geográfica y

genética, lo que puede estar representando que las áreas más adecuadas para la reproducción de la especie están distantes entre sí. Esto en conjunto con barreras ambientales, preferencia por hábitat con vegetación inundable para anidar y una menor distancia de dispersión durante la temporada reproductiva, puede disminuir la cantidad de individuos que se dispersan entre las poblaciones reproductivas más alejadas. La distancia entre hábitat adecuado para la especie puede limitar la dispersión entre localidades y llevar a los individuos a establecer sitios de anidación cerca de sus sitios natales, reduciendo la diversidad genética (Szulkin y Sheldon, 2008). Lo anterior, a largo plazo puede ser una amenaza a la viabilidad de las poblaciones en la región.

Otro factor que puede afectar la dispersión y por ende la distribución local de la especie es el sistema de apareamiento. Nuestro estudio proporciona evidencia de que en la península de Yucatán el tordo sargento tiene un sistema de apareamiento de poliginia genética. Es decir, un macho se reproduce con más de una hembra en una temporada reproductiva (Kvarnemo, 2018). El sistema de apareamiento se le ha relacionado con la dispersión de juveniles que promueve el intercambio genético entre poblaciones, así como el establecimiento y expansión del rango geográfico (Patchett *et al.*, 2022). De acuerdo con la literatura, un sistema de apareamiento de poliginia lleva a un sesgo de los machos en busca de territorios para reproducirse (Mabry *et al.*, 2013). Siendo que los machos de la especie presentan fidelidad a los sitios de anidación, es muy probable que sean los juveniles los que se dispersan, la preferencia de la especie por anidar en sitios de humedales como los manglares y sabanas inundables (Yasukawa y Searcy, 2020), restringe la dispersión hacia hábitats con estas características para su reproducción. Sin embargo, no se puede asegurar el sexo que se dispersa en el área de estudio por lo que se necesitan estudios que puedan generar datos para analizarlo.

Además de la dispersión en busca de sitios para reproducirse, las aves pueden mostrar dispersión estacional entre la temporada reproductiva y no reproductiva (Kawamura *et al.*, 2019). Esto es bastante evidente en las especies migratorias. Pero también puede haber movimientos a nivel regional asociados con los cambios estacionales en la vegetación y el comportamiento propio de cada temporada (Rechetelo *et al.*, 2016). El tordo sargento ha mostrado en la zona templada asociaciones con diferentes tipos de hábitat, además de los humedales. Dentro de los cuales se encuentran hábitats suburbanos como cultivos, granjas y mosaicos de vegetación (Ingold, 2022; Robinson y McChesney, 2022). Sin embargo, nuestro estudio muestra que, en la península, la especie se limita a ocupar ciertos tipos de cobertura en ambas temporadas, principalmente vegetación natural inundable de forma permanente o de forma temporal.

De acuerdo con los modelos de ocurrencia, la distribución regional del tordo sargento está muy asociada con vegetación de humedales, sabana y sabana inundable. A pesar de que durante la temporada no reproductiva aumenta su rango geográfico, este se mantiene dentro de los mismos tipos de cobertura. Por lo tanto, la preservación de estos tipos de vegetación es de gran importancia para la especie. Los resultados del sistema de apareamiento y la alta asociación a humedales en la temporada reproductiva resalta más el valor de conservar estos hábitats en la región. Debido a que los individuos buscarán dispersarse a sitios de humedales para su reproducción, pero estos al estar fragmentados y muy separados entre sí, provocará que se establezcan en sitios no aptos para una reproducción exitosa o a reproducirse cerca/con individuos emparentados.

Es relevante que la especie en la región está negativamente relacionada con la presencia de zonas urbanas. Los humedales de la península se han visto afectados en gran parte debido al desarrollo de áreas residenciales, por lo que, si el crecimiento urbano cerca de la costa sigue, puede tener un impacto negativo en la especie. En las zonas templadas, hay registros de que la especie se ha adaptado a reproducirse en hábitats antropogénicos (Robinson y McChesney, 2022), pero aún dentro o cerca de las ciudades buscan vegetación inundable.

En la península, la poca vegetación inundada o estanques dentro de las zonas urbanas es lo que puede estar contribuyendo a la ausencia de la especie en las ciudades. Además, la península carece de grandes cuerpos de agua superficiales dentro de la superficie continental lo que limita más a la especie a utilizar solo los hábitats cercanos a la costa. La gran capacidad de dispersión de la especie le ha permitido mantener la conectividad entre humedales cercanos, pero no sabemos la capacidad de adaptación que tengan para reproducirse exitosamente en otros hábitats. Por lo tanto, si la pérdida de hábitat reproductivo continúa en la costa de la península de Yucatán, puede ser perjudicial en un futuro para la especie. Especialmente tomando en cuenta, que algunos modelos climáticos globales sugieren que el norte de la península va a experimentar fuerte disminución de la precipitación provocando un serio problema de sequía en la región (Elliot *et al.*, 2019). Por lo tanto, es necesario elaborar una planificación del manejo del paisaje que considere la conservación del hábitat reproductivo de la especie, así como corredores entre los humedales de la costa que permita dispersiones entre las poblaciones más lejanas. Además, debido a la ocurrencia de la especie en pequeñas poblaciones rurales cercanas a humedales y sabanas, se debe de fomentar la preservación de jardines y patios con elementos del hábitat original. Así como, dejar vegetación natural circundante a áreas de potreros y chiqueros ya que usan estos sitios para forrajear durante la temporada no reproductiva.

4.2 Conclusiones generales

- En general, se resalta la importancia del hábitat de humedales (manglares) y sabana para la distribución y reproducción de la especie. Es relevante porque a pesar de ser una especie común y no amenazada, los ambientes en los que se encuentra están siendo continuamente afectados por presiones antropogénicas.
- El tordo sargento en una zona tropical con hábitats perturbados presenta una menor diversidad genética comparada con poblaciones en la zona templada. Sin embargo, las poblaciones no están aisladas genéticamente entre sí. Por lo tanto, la baja diversidad no es causada por la fragmentación.
- La especie en la costa noroeste-norte de la península de Yucatán está compuesta por dos grupos genéticos, uno muestra mayor representatividad en la zona noroeste (Celestún) donde los individuos están compuestos casi en su totalidad por este grupo. Mientras que el otro tiene mayor representatividad en la parte central del norte de la costa (Dzilam de Bravo). Cabe mencionar que cada una de estas localidades está situada en uno de los extremos de la costa norte de Yucatán.
- Las asignaciones de parentesco concuerdan con un sistema de apareamiento de poliginia. Esto coincide en general con lo reportado para la especie, y es evidencia en contra de que en el trópico las especies tienden más hacia la monogamia. Se necesitan más estudios para entender en su totalidad las estrategias de apareamiento que la especie utiliza en el trópico.
- Hay una posible dispersión de juveniles del sitio reproductivo hacia otras localidades para su futura reproducción, manteniendo el flujo génico y el rango de distribución de la especie en la península. Sin embargo, se necesitan más estudios para corroborar lo anterior.
- El tordo sargento en la península ocurre en hábitats cercanos a la costa o en zonas de vegetación inundable y evita las zonas urbanas y bosques perennes. El uso de vegetación inundable, especialmente durante la temporada reproductiva, coincide con lo reportado para la especie en otras zonas de su distribución.
- Durante la temporada no reproductiva la especie amplía su rango de distribución en la región, pero dentro de la misma vegetación. Resaltando la importancia de conservar la

extensión de la vegetación de humedales, sabanas y sabanas inundables para la especie en la península.

- Este estudio, es el primero en la península de Yucatán que estudia la estructura genética, sistema de apareamiento y ocurrencia estacional del tordo sargento. Por lo tanto, proporciona datos básicos para entender la reproducción, conectividad entre hábitats y distribución de la especie en la región.

4.3 Perspectivas

Aunque los datos obtenidos fueron altamente informativos, éstos son seminales y se necesitan más estudios para ampliar la información aquí generada. Se presentan una serie de perspectivas que pueden realizarse para complementar las investigaciones de esta tesis:

- Abarcar una mayor superficie geográfica de la península para la toma de datos de la especie y un mayor número de muestras, para poder asegurar que los patrones genéticos y de reproducción observados en la costa norte-noroeste corresponden a toda la península de Yucatán.
- En cuanto a los análisis de parentesco, sería informativo la localización de los nidos, toma de datos y muestras de los padres sociales y de las crías directamente del nido, así como de individuos dentro y alrededor de los territorios de anidación. Lo anterior con el fin de corroborar el sistema de apareamiento por temporada reproductiva. Así como la presencia de paternidades extra pareja, lo cual se ha reportado en la especie en otras zonas de su distribución. Aunque hay que tomar en cuenta que lo anterior conlleva una gran inversión tanto económica como de tiempo y esfuerzo de muestreo en campo.
- Realizar análisis demográficos con modelos de coalescencia para inferir los posibles procesos demográficos que producen los patrones genéticos observados.
- A pesar de que está aceptado que los datos de ciencia ciudadana son una herramienta útil para modelar y analizar patrones de ocurrencia de las especies, se recomienda la integración de datos de muestreos estructurados, así como, otras variables, como interacciones interespecíficas, precipitación, entre otras, además de la cobertura del suelo.

- Realizar inferencias y comparar patrones de la especie entre zonas tropicales y templadas de su distribución con solo datos de una parte de la costa de la península, resulta una limitante. Sin embargo, el estudio proporciona datos importantes sobre la diversidad genética, comportamientos reproductivos y mecanismos de dispersión de la especie en la región. Puede servir como ejemplo para analizar los patrones en toda la región y en otras regiones tropicales. Así como una herramienta para apuntalar la conservación de áreas prioritarias para las aves y planes de manejo del paisaje de los humedales y sabanas de la península de Yucatán.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdul-Muneer, P.M. (2014). Application of microsatellite markers in conservation genetics and fisheries management: recent advances in population structure analysis and conservation strategies. *Genetic Research International*, 2014, 691759.
- Abrahms, B., Seidel, D.P., Dougherty, E., Hazen, E.L., Bograd S.J., Wilson A.M., et al. (2017). Suite of simple metrics reveals common movement syndromes across vertebrate taxa. *Movement Ecology*, 5(1),12.
- Aguilar, J.M., Freile, J.F., Tinoco, B.A. (2016). Rapid colonization of Ecuador by the tropical mockingbird (*Mimus gilvus*). *Ornitología Neotropical*, 27, 155e162.
- Altwegg, R., Nichols, J.D. (2019). Occupancy models for citizen-science data. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 8-21.
- Amdouni, J., Conte, A., Ippoliti, C., Candeloro, L., Tora, S., Sghaier, S., Hassine, T.B., Fakhfekh, E.A., Savini, G., Hammami, S. (2022). *Culex pipiens* distribution in Tunisia: Identification of suitable areas through Random Forest and MaxEnt approaches. *Veterinary Medicine and Science* 8, 2703-2715.
- Andersson, M. B. (1994). Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, pp. 624.
- Araki, H., Waples, R. S., Ardren, W. R., Cooper, B., Blouin, M. S. (2007). Effective population size of steelhead trout: influence of variance in reproductive success, hatchery programs, and genetic compensation between life-history forms. *Molecular Ecology*, 16, 953-966.
- Archer, K.J., Kimes, R.V. (2008). Empirical characterization of random forest variable importance measures. *Computational Statistics and Data Analysis*, 52, 2249-2260.
- Ashley, M.V., Berger-Wolf, T.Y., Caballero, I.C., Chaovalitwongse, W., DasGupta, B., Sheikh, S.I. (2009). Full sibling reconstruction in wild populations from microsatellite genetic markers, en: Computational Biology: New Research, Russe, A.S. (ed.). Nova Publishers, Hauppauge, NY. pp. 231-258.

- Baguette, M., Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22, 1117-1129.
- Ball, R.M., Freeman, S., James, F.C., Bermingham, E., Avise, J.C. (1988). Phylogeographic population structure of Red-winged Blackbirds assessed by mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85, 1558-1562.
- Balloux, F., Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11, 155-165.
- Barber, A., Tun, J., Crespo, M. (2001). A new approach on the bioclimatology and potential vegetation of the Yucatan Peninsula (Mexico). *Phytocoenologia*, 31, 1-31.
- Barker, F.K., Vandergon, A.J., Lanyon, S.M. (2008). Species status of the Red-Shouldered Blackbird (*Agelaius assimilis*): Implications for ecological, morphological, and behavioral evolution in *Agelaius*. *The Auk*, 125, 87-94.
- Barnes, R., Sahr, K. (2017). dggridR: Discrete Global Grids for R. <https://github.com/r-barnes/dggridR/>. DOI: 10.5281/zenodo.1322866. [Acceso 11 de julio 2022].
- Barr, K., Beichman, A.C., Kalhori, P., Rajbhandary, J., Bay, R.A., Ruegg, K., Smith, T.B. (2021) Persistent panmixia despite extreme habitat loss and population decline in the threatened tricolored blackbird (*Agelaius tricolor*). *Evolutionary Applications*, 14, 674-684.
- Barr, K.R., Kus, B.E., Preston, K.L., Howell, S., Perkins, E., Vandergast, A.G. (2015). Habitat fragmentation in coastal southern California disrupts genetic connectivity in the cactus wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*). *Molecular Ecology*, 24, 2349-2663.
- Barth, M. B., Moritz, R.F.A., Kraus, F.B. (2014). The evolution of extreme polyandry in social insects: insights from army ants. *PLoS One*, 9, e105621.
- Baston, D. (2022). Exactextractr: Fast extraction from raster datasets using polygons. <https://isciences.gitlab.io/exactextractr/>. [Acceso 12 de julio 2022].
- Bates, J.M., Tello, J.G., Silva, J.M.C. (2003). Initial assessment of genetic diversity in ten bird species of South American Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38, 87-94.

- Bélanger, L., Maisonneuve, C., Rodrigue, J. (2021). Avian use of dairy farm ponds and landowners' perceptions of their management for wildlife conservation. *Birds*, 2, 476-491.
- Béréanos, C., Ellis, P.A., Pilkington, J.G., Pemberton, J.M. (2014). Estimating quantitative genetic parameters in wild populations: a comparison of pedigree and genomic approaches. *Molecular Ecology*, 23, 3434-3451.
- Bird, T.J., Bates, A.E., Lefcheck, J.S., Hill, N.A., Thomson, R.J., Edgar, G.J. et al., (2014). Statistical solutions for error and bias in global citizen science datasets. *Biological Conservation*, 173, 144-154.
- Blackwell, B.F., Dolbeer, R.A. (2001). Decline of the red-winged blackbird population in Ohio correlated to changes in agriculture (1965-1996). *The Journal of Wildlife Management*, 65, 661-667.
- Boersch-Supan, P.H., Trask, A.E., Baillie, S.R. (2019). Robustness of simple avian population trend models for semi-structured citizen science data is species-dependent. *Biological Conservation*, 240, 108286.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs M., et al., (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87, 290-312.
- Börger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behavior? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11, 637–650
- Botts, E.A., Erasmus, B.F.N., Alexander, G.J. (2011). Geographic sampling bias in the South African Frog Atlas Project: Implications for conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 20, 119-139.
- Bouzat, J.L., Johnson, K. (2004). Genetic structure among closely spaced leks in a peripheral population of lesser prairie-chickens. *Molecular Ecology*, 13, 499-505.
- Bowler, D.E., Benton T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80, 205-225.
- Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning*, 45 (1), 5-32

- Bridge, E.S., Thorup, K., Bowlin, M.S., Chilson, P.B., Diehl, R.H., Fleron, R.W., Hartl, P., Kays, R., Kelly, J.F., Robinson, W.D., Wikelski, M. (2011). Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *Bioscience*, 61, 689e698.
- Buckley, B.R., Lituma, C.M., Keyser, P.D., Holcomb, E.D., Smith, R., Morgan, J.J., Applegate, R.D. (2022). Effects of grazing strategy on facultative grassland bird nesting on native grassland pasture of the Mid-South USA. *PeerJ* 10, e13968.
- Burney, C.W., Brumfield, R.T. (2009). Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *American Naturalist*, 174, 358–368.
- Cadena, C.D., Gutiérrez-Pino, N., Dávila, N., Chesser, R.T. (2011). No population genetic structure in a widespread aquatic songbird from the Neotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58, 540-545.
- Callaghan, C.T., Gawlik, D. E. (2015). Efficacy of eBird data as an aid in conservation planning and monitoring. *Journal of Field Ornithology*, 86, 298-04.
- Capparella, A.P. (1988). Genetic variation in neotropical birds: implications for the speciation process. *Acta Congr. Int. Ornithol*, 19, 1658-1664.
- Cardador, L., Carrete, M., Gallardo, B. Tella, J.L. (2016). Combining trade data and niche modelling improves predictions of the origin and distribution of nonnative European populations of a globally invasive species. *Journal of Biogeography*, 43, 967e978.
- Cardoni, D.A., Greenberg, R., Maldonado J.E., Isacch, J.P. (2013). Morphological adaptation to coastal marshes in spite of limited genetic structure in the Neotropical passerine *Spartonoica maluroides* (Aves: Furnariidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 78-91
- Carranza, J. (1994). Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. pp. 527.
- Cavanzón-Medrano, L.E., Machkour-M'Rabet, S., Chablé-luit, L.R., Pozo, C., Hénaut, Y., Legal, L. (2018). Effect of Climatic Conditions and Land Cover on Genetic Structure and Diversity of *Eunica tatila* (Lepidoptera) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Diversity*, 10, 79.

- Chuang, A., Peterson, C.R. (2016). Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. *Global Change Biology*, 22(2), 494-512.
- Chuine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365, 3149-3160.
- Clark, R.W., Schuett, G.W., Repp, R.A., Amarello, M., Smith, C.F., Herrmann, H.W. (2014). Mating systems, reproductive success, and sexual selection in secretive species: a case study of the western diamond-backed rattlesnake, *Crotalus atrox*. *PLoS ONE*, 9, e90616
- Cohen, J.M., Fink, D., Zuckerberg, B. (2021). Extreme winter weather disrupts bird occurrence and abundance patterns at geographic scales. *Ecography*, 44, 1143-1155.
- Coxen, C.L., Frey, J.K., Carleton, S.A., Collins, C.P. (2017). Species distribution models for a migratory bird base don citizen science and satellite tracking data. *Global Ecology and Conservation*, 11, 298-311.
- Cunningham, E.J.A., Birkhead, T.R. (1998). Sex roles and sexual selection. *Animal Behavior*, 56, 1311-1321.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London. pp. 960.
- Davies, N.B. (1989). Sexual conflict and the polygamy threshold. *Animal behaviour*, 98, 226-234.
- Davies, N.B. (1991). Mating systems, en: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Krebs J. R., Davies, N. B. (eds.). Blackwell, Oxford, pp. 263-294.
- De la Barrera, B., Metcalfe, S.E., Doreen, S.B. (2020). Precipitation regionalization, anomalies and drought occurrence in the Yucatan Peninsula, Mexico. *International Journal of Climatology* 40, 4541-4555.
- De León, L.F., Bermingham, E., Podos, J., Hendry, A.P. (2010). Divergence with gene flow as facilitated by ecological differences: within-island variation in Darwin's finches. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, 365, 1041-1052.
- Debinski, D.M., Holt, R.D. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14, 342-355.

- Dobson, F.S. (1982). Competition for mates and predominant male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30, 1183-1192.
- Dobson, F.S. (2013). The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution. *Animal Behaviour*, 85, 299e304.
- Dolbeer, R.A. (1976). Reproductive Rate and Temporal Spacing of Nesting of Red-Winged Blackbirds in Upland Habitat. *The Auk*, 93(2), 343–355.
- Dolbeer, R.A. (1978). Movement and migration patterns of Red-winged Blackbirds: a continental overview. *Journal of Field Ornithology*, 49, 17-34.
- Dufort, M.J., Barker, F.K. (2013). Range dynamics, rather than convergent selection, explain the mosaic distribution of red-winged blackbird phenotypes. *Ecology and Evolution*, 3, 4910-4924.
- eBird (2021). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. eBird, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <http://www.ebird.org>. [Acceso 07 de junio 2023].
- Echeverría-Caro, A., Feldman, R.E., Bahn, V. (2022). Geographic context is a key driver of spatial variation of bird species richness during migration. *Global Ecology and Biogeography* 31, 1303-1312.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., et al., (2006). Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677e697.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J. (2011). A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43e57.
- Elliott, M., Day, J.W., Ramachandran, R., Wolanski, E. (2019). Chapter 1 - A shyntesis: what is the future for coasts, estuaries, deltas and other transitional habitats in 2050 and

- beyond? en: *Coasts and Estuaries: The Future*. Wolanski, E., Day, J.W., Elliot, M., Ramachandran, R. (eds.). Elsevier, Amsterdam, Netherlands. Pp. 1-28.
- Ellis, M.V., Taylor, J.E. (2018). Effects of weather, time of day, and survey effort on estimates of species richness in temperate woodlands. *Emu*, 118(2), 183-192.
- Elphick, C.S., Reed, J.M., Delehanty, D.J. (2007). Applications of reproductive biology to bird conservation and population management, en: *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*, Jamieson, B.G.M. (ed.) Science Publishers, Enfield, NH. pp. 367-399
- Emlen, S.T, Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Espejel, I. (1987). A Phytogeographical Analysis of Coastal Vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 14(6), 499.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611-20
- Evans, B.J., Charlesworth, B. (2013). The effect of nonindependent mate pairing on the effective population size. *Genetics*, 193, 545-556.
- Ewald, P.W., Rohwer, S. (1982). Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygamy in red winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Animal Ecology*, 51, 429-450.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- Feldman, M.J., Imbeau, L., Marchand, P., Mazerolle, M.J., Darveau, M., Fenton, N.J. (2021). Trends and gaps in the use of citizen science derived data as input for species distribution models: A quantitative review. *PLoS ONE* 16, e0234587.
- Fink, D., Auer, T., Johnston, A., Strimas-Mackey, M., Robinson, O., Ligocki, S., Hochachka, W., Jaromczyk, L., Wood, C., Davies, I., Iliff, M., Seitz, L. (2021). eBird Status and Trends, Data Version: 2020. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, New York. <https://doi.org/10.2173/ebirdst.2020>. [Acceso 5 de abril 2021].

- Fitzpatrick, B.M. (2009). Power and sample size for nested analysis of molecular variance. *Molecular Ecology*, 18, 3961-3966.
- Flanagan, S.P., Jones, A.G. (2019) The future of parentage analysis: From microsatellites to SNPs and beyond. *Molecular Ecology*, 28,3, 544-567.
- Folan, W.J., Gunn, J. Eaton, J., Patch, R. (1983). Paleoclimatological Patterning in Southern Mesoamerica. *Journal of Field Archaeology*, 10, 453-468.
- Fourcade, Y., Richardson, D.S., Keišs, O., Budka, M., Green, R.E., Fokin, S., Secondi, J. (2016). Corncrake conservation genetics at a European scale: the impact of biogeographical and anthropological processes. *Biol Cons*, 198, 210–219
- Fournier, A.M.V., Sullivan, A.R., Bump, J.K., Perkins, M., Shieldcastle, M.C., King, S.L. (2017). Combining citizen science species distribution models and stable isotopes reveals migratory connectivity in the secretive Virginia rail. *Journal of Applied Ecology*, 54, 618-627.
- Franckowiak, R., Ridway, M.S., Wilson, C.C. (2017). Genetic mating system and mate selection in smallmouth bass. *Ecology and Evolution*, 7, 8864-8875.
- Freeman, B.G., Mason, N.A. (2015). The geographic distribution of a tropical montane bird is limited by a tree: Acorn Woodpeckers (*Melanerpes formicivorus*) and Colombian oaks (*Quercus humboldtii*) in the Northern Andes. *PLoS One*, 10, e0128675.
- Freeman, E.A., Moisen, G.G., Coulston, J.W., Wilson, B.T. (2015). Random forests and stochastic gradient boosting for predicting tree canopy cover: comparing tuning processes and model performance. *Canadian Journal of Forest Research*, 46, 323-339.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution of birds. *Acta Biotheoretica*, 19, 16-36.
- Friedl, M., Sulla-Menashe, D. (2019). MCD12Q1 MODIS/Terra+Aqua Land Cover Type Yearly L3 Global 500m SIN Grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. <https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd12q1v006/>. [Acceso 20 de abril 2021].
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. (2000). Patterns and process in macroecology. Blackwell Science, London. pp. 377.

- Gavin, T.A., Howard, R.A., May, B. (1991). Allozyme variation among breeding populations of Red-Winged Blackbirds: The California Conundrum. *The Auk*, 108, 602-611.
- Gohli, J., Anmarkrud, J.A., Johnsen, A., Kleven, O., Borge, T., Lifjeld, J.T. (2013). Female promiscuity is positively associated with neutral and selected genetic diversity in passerine birds. *Evolution*, 67, 1406–1419.
- Greenlaw, J.S., Post W. (1985). Evolution of monogamy in seaside sparrows, *Ammodramus maritimus*: test of hypotheses. *Animal Behaviour*, 33, 373-383.
- Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140–1162.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 13, 1-21.
- Griffith, S.C, Owens, I.P.F, Thuman, K.A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11, 2195-2212
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S. et al. (2011). Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular. Ecology Resources*, 11, 591–611
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P.E., McCarthy, M.A., Tingley, R., Wintle, B.A. (2015). Is My Species Distribution Model Fit for Purpose? Matching Data and Models to Applications. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 276–92.
- Haase, M., Höltje, H., Blahy, B., Bridge, D., Henne, E., Johansson, U.S. et al., (2019). Shallow genetic population structure in an expanding migratory bird with high breeding site fidelity, the Western Eurasian Crane *Grus grus grus*. *Journal of Ornithology*, 160, 965-972.
- Haasl, R.J., Payseur, B.A. (2011). Multi-locus inference of population structure: a comparison between single nucleotide polymorphisms and microsatellites. *Heredity*, 106, 158–171.
- Hackett, S.J. (1993). Phylogenetics and biogeographic relationships in the neotropical genus *Gymnopithys* (Formicariidae). *Wilson Bulletin*, 105, 301-315.

- Haig, S.M., Bronaugh, W.M., Crowhurst, R., D'Elia, J., Eagles-Smith, C.A., Epps, C., Knaus, B., Miller, M.P., Moses, M.L., Oyler-McCance, S., Robinson, W.D. and Sidlauskas, B. (2011). Genetic applications in avian conservation. *The Auk*, 128, 205–229
- Hansen, M.C., Sohlberg, R., Defries, R.S., Townshend, J.R.G. (2010). Global land cover classification at 1 km spatial resolution using a classification tree approach. *International Journal of Remote Sensing*, 21, 1331-1364.
- Harrison, H.B., Saenz-Agudelo, P., Planes, S., Jones, G.P., Berumen, M.L. (2013). Relative accuracy of three common methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology*, 22, 1158-1170.
- Harrisson, K.A., Pavlova, A., Amos, J.N., Radford, J.Q., Sunnucks. P. (2014). Does reduced mobility through fragmented landscapes explain patch extinction patterns for three honeyeaters? *Journal of Animal Ecology*, 83, 616-627.
- Harrisson, K.A., Pavlova, A., Amos, J.N., Takeuchi, N., Lill, A., Radford, J.Q., et al. (2012). Fine-scale effects of habitat loss and fragmentation despite large-scale gene flow for some regionally declining woodland bird species. *Landscape Ecology*, 27, 813–827.
- Hazard, Q.C.K., Sabino-Pinto, J., López Baucells, A.L., Farneda, F.Z., Meyer, C.F.J., Rocha, R. (2022). Reproductive phenologies of phyllostomid bats in the Central Amazon. *Mammalian Biology*, 102, 417-428.
- Herrera-Silveira, J.A. (1994). Nutrients from underground water discharges in a coastal lagoon (Celestun, Yucatan, Mexico). *SIL Proceedings*, 1922-2010, 25(3), 1398–1401.
- Herzig, A.L. (1995). Effects of population density on long distance dispersal in the golden rod beetle, *Trihabda virgata*. *Ecology*, 76, 2044–2054
- Hewitt, G.M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247–276.
- Hinke, J.T., Santos, M.M., Korczak-Abshire, M., Milinevsky, G., Watters, G.M. (2019). Individual variation in migratory movements of chinstrap penguins leads to widespread occupancy of ice-free Winter habitats over the continental shelf and Deep ocean basins of the Southern Ocean. *PLoS ONE* 14(12), e0226207.

- Hochachka, W.M., Alonso, H., Gutiérrez-Expósito, C., Miller, E., Johnston, A. (2021). Regional variation in the impacts of the COVID-19 pandemic on the quantity and quality of data collected by the project eBird. *Biological Conservation*, 254, 108974.
- Hochachka, W.M., Fink, D., Hutchinson, R.A., Sheldon, D., Wong, W., Kelling, S. (2012). Data-intensive science applied to broad-scale citizen science. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(2), 130-137.
- Hoffman, M., Hilton-Taylor, C. and Angulo, A. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330: 1503–1509
- Höglund, J. (2009) Evolutionary conservation genetics. Oxford, UK: Oxford University Press
- Hohenlohe, P.A., Funk, W.C., Rajora, O.P. (2020). Population genomics for wildlife conservation and management. *Molecular Ecology*, 30, 62-82.
- Homan, H.J., Linz, G.M., Engeman, R.M., Penry, L.B. (2004). Spring dispersal patterns of Red-winged Blackbirds, *Agelaius phoeniceus*, staging in eastern South Dakota. *Canadian Field-Naturalist*, 118(2), 201–209.
- Horns, J.J., Adler, F.R., Şekerciöğlü, Ç.H. (2018). Using opportunistic citizen science data to estimate avian population trends. *Biological Conservation*, 221, 151–159.
- Huber, S.K., De León, L.F., Hendry, A.P., Bermingham, E., Podos, J. (2007). Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 274, 1709–1714
- Huck, M., Fernandez-Duque, E., Babb, P., Schurr, T. (2014). Correlates of genetic monogamy in socially monogamous mammals: insights from Azara's owl monkeys. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 281, 20140195.
- Hurly, T.A., Robertson, R.J. (1985). Do female Red-winged blackbirds limit harem size? I. A removal experiment. *The Auk*, 102(1), 205-209.
- Inger, R., Harrison, X.A., Ruxton, G.D., Newton, J., Colhoun, K., Gudmundsson, G.A., McElwaine, G., Pickford, M., Hodgson, D., Bearhop, S. (2010). Carry-over effects reveal reproductive costs in a long-distance migrant. *Journal of Animal Ecology*, 79, 974-982.

- Ingold, D.J. (2022). Abundance and habitat associations of winter and spring birds on a reclaimed surface mine (The Wilds) in Ohio, USA. *Ohio Journal of Science* 122, 35-46.
- Isaac, N.J., Strien, A.J., August, T.A., Zeeuw, M.P., Roy, D.B. (2014). Statistics for citizen science: Extracting signals of change from noisy ecological data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(10), 1052-1060.
- Jackson, M.M., Gergel, S.E., Martin, K. (2015). Citizen science and field survey observations provide comparable results for mapping Vancouver Island White-tailed Ptarmigan (*Lagopus leucura saxatilis*) distributions. *Biological Conservation*, 181, 162-172.
- Johnson, C.A., Fryxell, J.M., Thompson, I.D., Baker, J.A. (2009). Mortality risk increases with natal dispersal distance in American martens. *P. Roy. Soc. B. Biol. Sci.*, 276, 3361–3367
- Johnson, M.D. (2007) Measuring Habitat Quality: A Review. *The Condor*, 109(3), 489–504,
- Johnston, A., Fink, D., Reynolds, M.D., Hochachka, W.M., Sullivan, B.L., Bruns, N.E., Hallstein, E., Merrifield, M.S., Matsumoto, S., Kelling, S. (2015). Abundance models improve spatial and temporal prioritization of conservation resources. *Ecological Applications*, 25, 1749-1756
- Johnston, A., Hochachka, W.M., Strimas-Mackey, M.E., Ruiz, G.V., Robinson, O.J., Miller, E.T., Auer, T., Kelling, S.T., Fink, D. (2021). Analytical guidelines to increase the value of community science data: An example using eBird data to estimate species distributions. *Diversity and Distributions*, 27, 1265-1277.
- Johnstone, R.A., Reynolds, J.D., Deutsch, J.C. (1996). Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*, 50, 1382-1391.
- Jones, A.G. (2009). On the opportunity for sexual selection, the bateman gradient and the maximum intensity of sexual selection. *Evolution*, 63, 1673-1684.
- Jones, A.G., Small, C.M., Paczolt, K.A., Ratterman, N.L. (2010). A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources*, 10, 6-30.
- Jones, O.R., Wang, J. (2010). COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, 10, 551-555.

- Kawamura, K., Yamaura, Y., Senzaki, M., Ueta, M., Nakamura, F. (2019). Seasonality in spatial distribution: Climate and land use have contrasting effects on the species richness of breeding and wintering birds. *Ecology and Evolution*, 9, 7549-7561.
- Kelling, S., Johnston, A., Bonn, A., Fink, D., Ruiz-Gutierrez, V., Bonney, R., Fernandez, M., Hochachka, W.M., Julliard, R., Kraemer, R., Guralnick, R. (2019). Using semi-structured surveys to improve citizen science data for monitoring biodiversity. *BioScience*, 69(3), 170-179.
- Kempnaers, B. (2022). Mating systems in birds. *Current biology*, 32, R1115-R1121.
- Keyser, S.R., Fink, D., Gudex-Cross, D., Radeloff, V.C., Pauli, J.N., Zuckerberg, B. (2023). Snow cover dynamics: an overlooked yet important feature of winter bird occurrence and abundance across the United States. *Ecography*, 2023, e06378.
- Klicka, J. (1997). The Importance of Recent Ice Ages in Speciation: A Failed Paradigm. *Science*, 277, 1666–1669.
- Koenig, W.D., Van Vuren, D., Hooge, P.N. (1996). Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 514–517
- Kumagai, J.A., Costa, M.T., Ezcurra, E., Aburto-Oropeza, O. (2020). Prioritizing mangrove conservation across Mexico to facilitate 2020 NDC ambition. *Ambio*, 49, 1992-2002.
- Kvarnemo, C. (2018). Why do some animals mate with one partner rather than many? A review of causes and consequences of monogamy. *Biological Reviews*, 93, 1795-1812.
- La Sorte, F.A., Lepczyk, C. A., Burnett, J. L., Hurlbert, A. H., Tingley, M. W., Zuckerberg, B. (2018). Opportunities and challenges for big data ornithology. *The Condor*, 120(2), 414-426.
- Landguth, E.L., Cushman, S.A., Schwartz, M.K., McKelvey, K.S., Murphy, M., Luikart, G. (2010). Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology*, 19, 4179-4191.
- Laube, I., Graham, C.H., Böhning-Gaese, K. (2015). Niche availability in space and time: migration in *Sylvia* warblers. *Journal of Biogeography*, 42, 1896-1906.

- Lees, A.C., Haskell, L., Allinson, T., Bezeng, S.B., Burfield, I.J., Renjifo, L.M., Rosenberg, K.V., Viswanathan, A., Butchart, S.H.M. (2022). State of the world's birds. *Annual Review of Environment and Resources* 47, 231-260.
- Li, X., Kokko, H. (2019). Sex-biased dispersal: a review of the theory. *Biological Reviews*, 94(2), 721–736.
- Limiñana, R., Arroyo, B., Terraube, J., McGrady, M., Mougeot, F. (2015). Using satellite telemetry and environmental niche modelling to inform conservation targets for a long-distance migratory raptor in its wintering grounds. *Oryx*, 49, 329e337.
- Lindsay, D.L., Barr, K.R., Lance, R.F., Tweddale, S.A., Hayden, T.J., Leberg, P.L. (2008). Habitat fragmentation and genetic diversity of an endangered, migratory songbird, the golden-cheeked warbler (*Dendroica chrysoparia*). *Molecular Ecology*, 17(9), 2122–2133.
- Linz, G.M., Klug, P.E., Dolbeer, R.A. (2017). Ecology and management of Red-Winged Blackbirds, en: Ecology and Management of Blackbirds (Icteridae) in North America, Linz, G.M., Avery, M.L. Dolbeer, R.A. (eds). CRC Press. Boca Ratón. pp. 17-41.
- Liu, I.A. (2015). Conservation genetics and genetic mating system of the yellow-shouldered blackbird (*Agelaius xanthonus*), and endangered island endemic. *Conservation genetics*, 16, 1041-1053.
- Liu, I.A., Johndrow, J.E., Abe, J., Lüpold, S., Yasukawa, K., Westneat, D.F., Nowicki, S. (2015). Genetic diversity does not explain variation in extra-pair paternity in multiple populations of a songbird. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 1156-1169.
- Liu, I.A.Y. (2014). Molecular causes and consequences of sperm competition in *Agelaius* Blackbirds. [Tesis doctoral] Duke University.
- Llambías, P.E., Jefferies, M.M., Garrido, P.S., Fernández, G.J. (2019). Social Mating System Divergence Between North and South Temperate Wrens, en: Behavioral Ecology of Neotropical Birds, Rebores, J.C., Fiorini, V.D., Tuero, D.T (eds.) Springer International Publishing. Switzerland AG. pp. 1–20.
- Lopes, L.F., Haig, S.M., Del Lama, S.N. (2010). Genetic characterization of neotropical Jabiru Storks: Insights for conservation. *Journal of the Waterbird Society*, 33, 425-569.

- Lott, D.F. (1991). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge: Cambridge University Press.
- Louder, M.I.M., Lafayette, M., Louder, A.A., Uy, F.M.K., Balakrishnan, C.N., Yasukawa, K., Hauber, M.E. (2020). Shared transcriptional responses to con and heterospecific behavioral antagonists in a wild songbird. *Scientific Reports* 10, 4092.
- Mabry, K.E., Shelley, E.L., Davies, K.E., Blumstein, D.T., Van Vuren, D.H. (2013). Social mating system and sex-biased dispersal in mammals and birds: A phylogenetic analysis. *PLOS ONE*, 8(3), e57980.
- Macedo, R.H., Karubian, J., Webster, M. S. (2008). Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *The Auk*, 125, 769–777.
- Maciel, M.C., Manríquez, N., Octavio, P., Sánchez, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25(2), 3-19.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248-2255.
- Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J. (2006). Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press, San Diego, pp. 641.
- MacKinnon, B. (2013). Sal a pajarear Yucatán: Guía de aves. La Vaca Independiente, México, pp. 287.
- Mair, L., Ruete, A. (2016). Explaining spatial variation in the recording effort of citizen science data across multiple taxa. *PLoS One*, 11(1), e0147796.
- Malley, J.D., Kruppa, J., Dasgupta, A., Malley, K.G., Ziegler, A. (2012). Probability machines: consistent probability estimation using nonparametric learning machines. *Methods of Information in Medicine*, 51, 74-81.
- Mantel, N.A. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.

- Márdero, S., Nickl, E., Schmook, B., Schneider, L., Rogan, J., Christman, Z., Lawrence, D. (2012). Sequías en el sur de la península de Yucatán: análisis de la variabilidad anual y estacional de la precipitación. *Investigaciones Geográficas Boletín*, 78, 19-33.
- Marshall, M.R., DeCecco, J.A., Williams, A.B., Gale, G.A., Cooper, R.J. (2003). Use of regenerating clear cuts by late successional bird species and their young during the post-fledging period. *Forest Ecology and Management*, 183, 127-135.
- Martin, T.E. (2004). Avian life-history evolution has an eminent past: Does it have a bright future? *The Auk*, 121, 289-301.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J., Fontaine, J.J. (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, 287, 1482–1485.
- Mauck, R.A., Marschall, E.A., Parker, P.G. (1999). Adult survival and imperfect assessment of parentage: Effects on male parenting decisions. *American Naturalist*, 154, 99–109.
- McClure, C.J.W., Rolek B.W., Hill, G.E. (2013). Seasonal use of habitat by shrub-breeding birds in a southeastern national forest. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125, 731-743.
- McQuillan, M.A., Rice, A.M. (2015). Differential effects of climate and species interactions on range limits at a hybrid zone: potential direct and indirect impacts of climate change. *Ecology and Evolution*, 5, 5120e5137.
- Méndez, M., Tella, J.L., Godoy, J.A. (2011). Restricted gene flow and genetic drift in recently fragmented populations of an endangered steppe bird. *Biological Conservation*, 144, 2615-2622.
- Milá, B., Girman, D.J., Kimura, M., Smith, T.B. (2000). Genetic evidence for the effect of a postglacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 267, 1033-1040.
- Miller, D.A.W., Pacifi, K., Sanderlin, J.S., Reich, B.J. (2019). The recent past and promising future for data integration methods to estimate species' distributions. *Methods in Ecology and Evolution* 10, 22-37.

- Miño, C.I., Del Lama, S.N. (2014). Genetic differentiation among populations of the Roseate Spoonbill (*Platalea ajaja*; Aves: Pelecaniformes) in three Brazilian wetlands. *Biochemical Genetics*, 57, 321-337.
- Miranda, F. (1958). Rasgos fisiográficos de interés para estudios botánicos, en: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento II, Beltrán, E. (Ed.) Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, pp. 215-271.
- Møller, A.P., Birkhead, T. R. (1993). Cuckoldry and sociality: A comparative study of birds. *American Naturalist*, 142, 118–140.
- Morales-Ojeda, S.M., Herrera-Silveira, J.A., Orellana, R. (2021). Almacenes de carbono en un paisaje de humedal cárstico a lo largo de un corredor transversal costero de la península de Yucatán. *Madera y Bosques*, 27, e2742425.
- Morganti, M., Assandri, G., Aguirre, J.I., Ramirez, A., Caffi, M., Pulido, F. (2017). How residents behave: home range flexibility and dominance over migrants in a Mediterranean passerine. *Animal Behaviour*, 123, 293-304.
- Morrison, M.L., Marcot, B.C., Mannan, R.W. (1998). Wildlife-habitat relationships: Concepts and applications. The University of Wisconsin Press. Madison, USA. pp.520.
- Morton, E.S., Stutchbury, B.J.M., Derrickson, K.C. (2000). Territory switching behavior in a sedentary tropical passerine, the Dusky Antbird *Cercomacra tyrannina*. *Behavioral Ecology*, 11, 648-653.
- Muhlfeld, C.C., Kalinowski, S.T., McMahon, T.E., Taper, M.L., Painter, S., Leary, R.F., Allendorf, F.W. (2009). Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters*, 5, 328-331.
- Munoz, Z.J., Colorado, Z.G.J. (2021). Importance of tropical mixed-species flocks for migratory birds in shade-grown coffee: implications of foraging together. *Journal of Field Ornithology*, 92, 212-230.
- Muralidhar, P., De Sá F.P., Haddad C.F.B., Zamudio K.R. (2014). Kin-bias, breeding site selection and female fitness in a cannibalistic neotropical frog. *Molecular Ecology*, 23, 453-463.

- Naylor, L.A., Hugh-Kippen, N., MacArthur, M., Hansom, J.D., Vovides, A.G., Zaldívar-Jiménez, A., Pérez-Ceballos, R. (2020). Urban Estuaries and Coasts. en: *The Routledge Handbook of Urban Ecology* Routledge, Douglas, I., Anderson, P.M.L., Goode, D., Houck, M.C., Maddox, D., Nagendra, H., Yok, T.P.(eds.). Routledge, p.p. 210-224.
- Niculescu-Mizil, A., Caruana, R. (2005). Predicting good probabilities with supervised learning. *ICML 2005-Proceedings of the 22dn International Conference on Machine Learning*, 625-636.
- Nixon, A., Fisher, R., Stralberg, D., Bayne, E., Farr, D. (2016). Projected responses of North American grassland songbirds to climate change and habitat availability at their northern range limits in Alberta, Canada. *Avian Conservation and Ecology*, 11(2), 2.
- Nooker, J.K., Sandercock, B.K. (2008). Phenotypic correlates and survival consequences of male mating success in lek-mating Greater Prairie-Chickens (*Tympanuchus cupido*). *Behav Ecol Sociobiol.*, 62, 1377–1388
- Norris, D.R., Marra, P.P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 109, 535-547.
- Nunney, L. (1993). The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution*, 47, 1329-1341.
- Oh, K.P., Badyaev, A.V. (2006). Adaptive genetic complementarity in mate choice coexists with selection for elaborate sexual traits. Cooperative nest defence in red-winged blackbirds: reciprocal altruism, kinship or by-product mutualism?. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 273, 1913-1919.
- Olmsted, I., (1993). Wetlands of Mexico, en: Whigham, D.F., Dykyjova, D., Hejny, S. (eds.), *Wetlands of the World I: Inventory, Ecology and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 637–677.
- Oppel, S., Meirinho, A., Ramírez, I., Gardner, B., O'Connell, A.F., Miller, P.I., Louzao, M. (2012). Comparison of five modelling techniques to predict the spatial distribution and abundance of seabirds. *Biological Conservation*, 156, 94-104.

- Orellana, L.R., Espadas, C.M., Nava, M.F. (2010). Climas. en: Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, Durán, R., Méndez, M. (eds.). México, Yucatán. pp. 10-11.
- Orellana, R., Espadas, C., Conde C., Gay, C. (2009). Atlas Escenarios de Cambio Climático en la Península de Yucatán, Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán y Centro de Ciencias de la Atmósfera-UNAM, Mérida, Yucatán, México.
- Orians, G.H. (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *The American Naturalist*, 103, 589-603.
- Orians, G.H. (1980). Some adaptations of marsh-nesting blackbirds. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 295.
- Ostfeld, R.S. (1987). On the distinction between female defense and resource defense polygygy. *Oikos*, 48, 238-240.
- Overington, S.E., Griffin, A.S., Sol, D., Lefebvre, L. (2011). Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*, 22, 1286-1293.
- Paquette, A., Hargreaves, A.L. (2021). Biotic interactions are more often important at species' warm versus cool range edges. *Ecology Letters* 24, 2427-2438.
- Patchett, R., Styles, P., Robins, K.J. (2022). The potential function of post-fledging dispersal behavior in first breeding territory selection for males of a migratory bird. *Current Zoology* 00(0) 1-8.
- Paul, A. (2002). Sexual selection and mate choice. *International Journal of Primatology*, 23(4), 877-904.
- Pearce, J.L., Boyce, M.S. (2006). Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43, 405e412.
- Pearse, D.E., Anderson, E.C. (2009). Multiple paternity increases effective population size. *Molecular Ecology*, 18, 3124–3127.
- Perrin, N., Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist*, 155(1), 116–127.

- Picman, J. (1980). Impact of marsh wrens on reproductive strategy of Red-winged blackbirds. *Canadian Journal of Zoology*, 58, 337-350.
- Picman, J. (1987). Territory Establishment, Size, and Tenacity by Male Red-Winged Blackbirds. *The Auk*, 104(3), 405–412.
- Pierce, R.A., Byrd, R. (2022). Controlling nuisance blackbirds in roosts. Agricultural guides G: 9447 <https://hdl.handle.net/10355/91232>. [Acceso 04 de noviembre 2022].
- Pilowsky, J.A., Colwell, R.K., Rahbek, C., Fordham, D.A. (2022). Process-explicit models reveal the structure and dynamics of biodiversity patterns. *Science Advances*, 8, eabj2271.
- Planes, S., Jones, G.P., Thorrold, S.R. (2009) Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 5693–5697.
- Pleszczynska, W.K., Hansell, R.I.C. (1980). Polygyny and decision theory: testing of a model in lark buntings, *Calamospiza melanocorys*. *American Naturalist*, 116, 821-830.
- Pribil, S. (1998). Reproductive success is a misleading indicator of nest-site preferences in the Red-winged Blackbird. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 2227-2234.
- Pribil, S. (2000). Experimental evidence for the cost of polygyny in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Behaviour*, 137 (9), 1153-1173.
- Pribil, S., Picman, J. (1996). Polygyny in the red-winged black-bird: do females prefer monogamy or polygamy?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38 (3), 183-190.
- Pribil, S., Searcy, W. A. (2001). Experimental confirmation of the polygyny threshold model for red-winged blackbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1476), 1643–1646.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.
- Pusey, A, Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 201-206.

- Pyra, N., Wood, S.N. (2014). Shape constrained additive models. *Statistics and Computing*, 25, 543-559.
- Quillfeldt, P., Moodley, Y., Weimerskirch, H., Cherel, Y., Delord, K., Phillips, R.A., Navarro, J., Calderon, L., Masello, J.F. (2017). Does genetic structure reflect differences in non-breeding movements? A case study in small, highly mobile seabirds. *BMC Evol Biol*, 17, 160.
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>. [Acceso 20 de octubre 2021].
- Randin, C.F., Ashcroft, M.B., Bolliger, J., Cavender-Bares, J., Coops, N.C., Dullinger, S., et al., (2020). Monitoring biosiversity in the Anthropocene using remote sensing in species distribution models. *Remote Sensing of Environment*, 239, 111626.
- Rands, M.R.W., Adams, W.M., Bennun, L., Butchart, S.H.M., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., Scharlemann, J.P.W., Sutherland, W.J., Vira, B. (2010). Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science*, 329, 1298–1303.
- Rechetelo, J, Grice, A., Reside, A.E., Hardesty, B.D., Moloney, J. (2016). Movement patterns, home range size and habitat selection of an endangered resource tracking species, the Black-Throated Finch (*Poephila cincta cincta*). *PLoS ONE*, 11(11), e0167254.
- Reed, D.H., Frankham R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 17, 230-237.
- Rivera, J.H.V., Rappole, J.H., McShea, W.J., Haas, C.A. (1998). Wood Thrush postfledging movements and habitat use in Northern Virginia. *The Condor*, 100, 69-78.
- Roberts, D.R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M.S., Elith, J., Guillerá-Arroita, G., et al., (2017). Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography*, 40, 913-929.
- Robinson, O.J., Ruiz-Gutierrez, V., Fink, D. (2018). Correcting for bias in distribution modelling for rare species using citizen science data. *Diversity and Distributions*, 24(4), 460–472.

BIBLIOGRAFÍA

- Robinson, O.J., Ruiz-Gutierrez, V., Reynolds, M.D., Golet, G.H., Strimas-Mackey, M., Fink, D. (2020). Integrating citizen science data with expert surveys increases accuracy and spatial extent of species distribution models. *Diversity and Distributions* 26, 976-986.
- Robinson, S.K., McChesney, H.M. (2022). Nesting success of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) in marshes in an anthropogenic landscape. *Royal Society. Open Science*, 9, 220266.
- Royle, J.A., Nichols, J.D. (2003). Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84, 777-790.
- Santillán-Fernández, A., Calva-Castillo, A., Vásquez-Bautista, N., Huicab-Pech, Z.G., Larqué-Saavedra, A., Bautista-Ortega, J. (2021). Balance hidro-climático de *Brosimum alicastrum* Sw. y su variabilidad ante escenarios de cambio climático en la península de Yucatán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 44, 41-49.
- Sanz, J.J. (2002). Evolución de los sistemas de apareamiento, en: Evolución: la Base de la Biología, Soler, C.M. (coord.). Proyecto Sur. pp. 271-282
- Schlägel, U.E., Grimm V., Blaum N., Colangeli P., Dammhahn M., Eccard J.A., et. al. (2020) Movement-mediated community assembly and coexistence. *Biological Reviews* 95, 1073-1096.
- Schlägel, U.E., Mädlow, W. (2022). All-season space use by non-native resident Mandarin Ducks (*Aix galericulata*) in northeastern Germany. *Journal of Ornithology*, 163, 71-82.
- Schmeller, D.S., Henry, P., Julliard, R., Gruber, B., Clobert, J., Dziock, F., Lengyel, S., Nowicki, P., Deri, E., Budrys, E. (2009). Advantages of volunteer-based biodiversity monitoring in Europe. *Conservation Biology*, 23, 307-316.
- Searcy, W.A., Yasukawa, K. (1995). Polygyny and Sexual Selection in Red-Winged Blackbirds. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp.330
- Searcy, W.A., Yasukawa, K., Lanyon, S. (1999). Evolution of polygyny in the ancestors of Red-Winged Blackbirds. *The Auk*, 116, 5-19.
- Searcy, W.K., Yasukawa, K. (1995). Poligyny and Sexual Selection in Red-winged Blackbirds. Princeton University Press. pp. 301.

- Serrano-Rodríguez, A., Escalona-Segura, G., González, R.A., Machkour-M'Rabet, S., Ruiz-Montoya, L., Iñigo, E.E.E., Plasencia-Vázquez, A.H. (2022). Effects of anthropogenic habitat fragmentation on the genetic connectivity of the threatened and endemic *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves, Troglodytidae) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Divertisty*, 14, 1108.
- Shuker, D.M. (2010). Sexual selection: endless forms or tangled bank? *Animal Behaviour*, 79, e11-e17.
- Shuster, S.M., Wade, M.J. (2003). Mating systems and strategies. Princeton University Press. Princeton, NJ. pp. 552.
- Shute, K.E., Loeb, S., Jachowski, D.S. (2021). Seasonal shifts in nocturnal habitat use by coastal bat species. *The Journal of Wildlife Management*, 85, 964-978.
- Small-Lorenz, S. L., Culp, L. A., Ryder, T.B., Will, T.C., Marra, P.P. (2013). A blind spot in climate change vulnerability assessments. *Nature Climate Change*, 3, 91-93.
- Sofaer, H. R., Jarnevich, C.S., Pearse, I.S., Smyth, R.L., Auer, S., Cook, G. L., et. al., (2019). Development and delivery of species distribution models to inform decisión-making. *BioScience*, 69,7, 544-557.
- Sol, D., Lefebvre, L., Rodriguez-Teijeiro, J.D. (2005). Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1433-1441.
- Solleiro-Rebolledo, E., Cabadas-Báez, H.V., Pi, P.T., González, A., Fedick, S. L., Chmilar, J. A., Leonard, D. (2011). Genesis of hydromorphic Calcisols in wetlands of the northeast Yucatan Peninsula, Mexico. *Geomorphology*, 135, 322–331.
- Städele, V., Vigilant, L. (2016). Strategies for determining kinship in wild populations using genetic data. *Ecology and Evolution*, 6,17, 6107-6120
- Stephenson, K., Wilson, B., Taylor, M., McLaren, Van Veen, R., Kunna, J., Campbell, J. (2022). Modelling climate change impacts on tropical dry forest fauna. *Sustainability*, 14, 4760.
- Stoleson, S.H. (2013). Condition varies with habitat choice in postbreeding forest birds. *The Auk*, 130, 417-428.

- Stonefish, D., Eshleman, M.A., Linz, G.M., Jeffrey, H.H., Klug, P.E., Greives, T.J., Gillam, E.H. (2021). Migration routes and wintering areas of male Red-winged Blackbirds as determined using geolocators. *Journal of Field Ornithology*, 92, 284-293.
- Streby, H.M., Peterson, S.M., Kramer, G.R., Andersen, D.E. (2014). Post-independence fledgling ecology in a migratory songbird: implications for breeding-grounds conservation. *Animal Conservation*, 18, 228-235.
- Strimas-Mackey, M., Hochachka, W.M., Ruiz-Gutierrez, V., Robinson, O.J., Miller, E.T., Auer, T., Kelling, S., Fink, D., Johnston, A. (2020). Best practices for using eBird Data. Version 1.0. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <https://cornelllabofornithology.github.io/ebird-best-practices/> [Acceso 16 de marzo 2022].
- Stutchbury, B. J. M., Morton, E. S. (2001). Behavioral Ecology of Tropical Birds. Academic Press, San Diego, California. pp. 165.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S. (2008). Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds: The 2005 Margaret Morse Nice Lecture. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120, 26–37.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S., Pitcher, T.E. (2005). Sex roles in migrants: extra-pair mating systems and winter social systems. En: Greenberg, R., Marra, P. (Editores) *Birds of Two Worlds: the Ecology and Evolution of Migratory Birds*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. Pp. 307–320.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S., Woolfenden, B. (2007). Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *Journal of Field Ornithology*, 78, 40–49.
- Sugg, D.W., Cheeser, R.K. (1994). Effective population sizes with multiple paternity. *Genetics*, 137, 1147–1155.
- Sugg, D.W., Chesser, R.K., Dobson, F.S., Hoogland, J.L. (1996). Population genetics meets behavioral ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 338-342.

- Sullivan, B.L., Aycrigg, J.L., Barry, J.H., Bonney, R.E., Bruns, N., Cooper, C.B. C. et al., (2014). The eBird enterprise: an integrated approach to development and application of citizen science. *Biological Conservation*, 169, 31e40.
- Swift, R.J., Anteau, M.J., Ellis, K.S., Ring, M.M., Sherfy, M.H., Toy, D.L. (2021). Dispersal distance is driven by habitat availability and reproductive success in Northern Great Plains piping plovers. *Movement Ecology*, 9, 59.
- Szulkin, M., Bierne, N., David, P. (2010). Heterozygosity-fitness correlations: a time for reappraisal. *Evolution*, 64, 1202-1217.
- Szulkin, M., Sheldon, B.C. (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 703–711.
- Tarjuelo, R., Benítez-López, A., Casas, F., Martín, C.A., García, J.T., Viñuela, J., Mougeot, F. (2020). Living in seasonally dynamic farmland: The role of natural and semi-natural habitats in the movements and habitat selection of a declining bird. *Biological Conservation*, 251, 108794.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B. (2009). BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32, 369-373.
- Travis, S.E., Slobodchikoff, C.N., Keim, P. (1995). Ecological and demographic effects on intraspecific variation in the social system of prairie dogs. *Ecology*, 76, 1794e1803.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection, en: *Sexual Selection and the Descent of Man*, B. Campbell (ed). Aldine, Chicago. pp. 139-179.
- Troude, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7(1), 9132.
- Tulloch, A.I.T., Possingham, H.P., Joseph, L.N., Szabo, J., Martin, T.G. (2013). Realising the full potential of citizen science monitoring programs. *Biological Conservation*, 165, 128-138.
- Turjeman, S.F., Centeno-Cuadros, U., Eggers, S., Rotics, J., Blas, W., Fiedler, et al. (2016). Extra-pair paternity in the socially monogamous white stork (*Ciconia ciconia*) is fairly common and independent of local density. *Scientific Reports*, 6, 27976.

- Turner, A.M., McCarty, J.P. (1998). Resource availability, breeding site selection, and reproductive success of Red-winged Blackbirds. *Oecologia*, 113(1), 140-146.
- Tye, C.A., McCleery, R.A., Fletcher, R.J., Greene, D.U., Butryn, R.S. (2017). Evaluating citizen vs. professional data for modelling distributions of a rare squirrel. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 628-637.
- Urban, M.C., Tewksbury, J.J., Sheldon, K.S. (2012). On a collision course: Competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735), 2072–2080.
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., Guillerá-Arroita, G. (2021). Modelling species presence-only data with random forests. *Ecography*, 44, 1731-1742.
- Van Noordwijk, M.A., Arora, N., Willems, E.P., Dunkel, L.P., Amda, R.N., Mardianah, N. et al. 2012. Female philopatry and its social benefits among Bornean orangutans. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66:823–834.
- van Strien, A.J., van Swaay, C.A.M., Termaat, T. (2013). Opportunistic citizen science data of animal species produce reliable estimates of distribution trends if analysed with occupancy models. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1450-1458.
- van Strien, M. J., Holderegger, R., Van Heck, H.J. (2015). Isolation-by-distance in landscapes: Considerations for landscape genetics. *Hereditary*, 114 (1), 27-37.
- Van, E.C., Maes, D., Herremans, M., Swinnen, K.R.R., Somers, B., Luca, S. (2021). The impact of data quality filtering of opportunistic citizen science data on species distribution model performance. *Ecological Modelling*, 444, 109453.
- Vázquez-Vázquez, C., Ortiz-Díaz, J., Tun-Garrido, J., García-Gil, G. (2012). Flora vascular de las sabanas de Xmabén, Hopelchén, Campeche, México. *Polibotánica*, 34, 1-19.
- Vázquez, D.P, Stevens, R.D. (2004) The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *American Naturalist*, 164, E1–E19.

- Vega-Cendejas, M. E., Arreguín-Sánchez, F. (2001). Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling*, 137(2–3), 119–133.
- Végvári, Z., G. Katona, B. Vági, R.P. Freckleton, J.M. Gaillard, T. Székely, A. Liker (2018). Sex-biased breeding dispersal is predicted by social environment in birds. *Ecology and Evolution*, 8, 6483-6491.
- Verhulst, S., Perrins, C.M., Riddington, R. (1997). Natal dispersal of great tits in a patchy environment. *Ecology*, 78(3), 864-872.
- Verner, J., Wilson, M.F. (1966). The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology*, 47, 143-147.
- Vigilant, L., Roy, J., Bradley, B.J., Stoneking, C.J., Robbins, M.M., Stoinski, T.S. (2015). Reproductive competition and inbreeding avoidance in a primate species with habitual female dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69:1163–1172.
- Wan, B., Guo, Q., Fang, F., Su, Y., Wang, R. (2015). Mapping US urban extents from MODIS Data Using One-Class Classification Method. *Remote Sensing*, 7, 10143-10163.
- Wang, J. (2004). Application of the one-migrant-per-generation rule to conservation and management. *Conservation Biology*, 18, 332–343.
- Wang, J. (2004). Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. *Genetics*, 166, 1963–1979.
- Wang, J. (2012). Computationally efficient sibship and parentage assignment from multilocus marker data. *Genetics*, 191, 183-194.
- Wang, J., Santure, A. (2009) Parentage and sibship inference from multilocus genotype data under polygamy. *Genetics*, 181, 1–16.
- Weaver, S.C., Forrester, N.L., Liu, J., Vasilakis, N. (2021). Population bottlenecks and founder effects: Implications for mosquito-borne arboviral emergence. *Nature Reviews Microbiology*, 19(3), 184-195.

- Weinman, L.R., Solomon, J.W., Rubenstein, D.R. (2015). A comparison of single nucleotide polymorphism and microsatellite markers for analysis of parentage and kinship in a cooperatively breeding bird. *Molecular Ecology Resources*, 15, 3, 502-511.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.
- Werrell, A.K., Klug, P.E., Lipcius, R.N., Swaddle, J.P. (2021). A sonic net reduces damage to sunflower by blackbirds (Icteridae): Implications for broad-scale agriculture and crop establishment. *Crop Protection*, 144, 105579.
- Westneat, D.F., Mays, H.L. (2005). Test of spatial and temporal factors influencing extra-pair paternity in red-winged blackbirds. *Molecular ecology*, 14, 2155-2467.
- Westneat, D.F., Rambo, T.B. (2000). Copulation exposes female red-winged blackbirds to bacteria in male semen. *J. Avian Biol.*, 31, 1–7.
- White, S.B., Dolbeer, R.A., Bookhout, T.A. (1985). Ecology, bioenergetics, and agricultural impacts of a winter-roosting population of blackbirds and starlings. *Wildlife Monographs*, 93,1-42.
- Whittingham, L.A., Robertson, R.J. (1994). Food availability, parental care and male mating success in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Animal Ecology*, 63, 139–150.
- Williams, C.L., Homan, H.J., Johnston, J.J., Linz, G.M. (2004). Microsatellite variation in Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Biochemical Genetics*, 42, 35-41.
- Williams, D. A., Rabenold, K. N. (2005). Male-biased dispersal, female philopatry, and routes to fitness in a social corvid. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 150–159.
- Wilson, A.B. (2009). Opening Pandora's box: comparative studies of genetic mating systems reveal reproductive complexity. *Molecular ecology*, 18, 1307-1309.
- Winker, K., Graves, G.R., Braun, M.J. (2000). Genetic differentiation among populations of a migratory songbird: *Limnothlypis swainsonii*. *Journal of avian biology*, 31, 319-328.

- Wisenden, B.D., Eaton, M.D., Arendell, M., Bushlack, B.R., Clark, I.J., Egan, D.L., Faulkner, A.E., Fox, M., Fox, M.C., Gilbert, C., Gillen, J.C., Greenberg, J.S., Holstrom, I.E., Kobilka, A.C., Lee, A.E., Molitor, S.A., Parker, A.B., Pokutnaya, D., Polanco, I., Powersm, D., Skelly, K.M., Skogen, E.E., Taylor, S.J., Wiswall, T.R., Zahedi, M. (2020). Male red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) respond with greater intensity to epaulets with UV reflectance. *The Wilson Journal of Ornithology*, 132, 39-44.
- Wittenberger, J.F. (1980). Food supply, vegetation structure and polygyny in bobolinks, *Dolichonyx oryzivores*. *Ecology*, 61, 140-150.
- Wright, M.N., Ziegler, A. (2017). ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. *Journal of Statistical Software*, 77, 1-17.
- Yasukawa, K., Searcy, W.A. (2020). Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*), version 1.0. En *Birds of the World* (P.G. Rodewald, Editor) Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.rewbla.01>. [Acceso 10 de abril 2023].
- Yasukawa, K., Sollenberger, J., Lindsey-Robbins, J., DeBruyn, E. (2020). Calling in the face of danger: Do nestling Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) suppress begging in response to predator playbacks?. *The Auk*, 137, 1-11.
- Yasukawa, K.R., Boley, A., McClure, J. L., Zanolco, J. (1992). Nest dispersion in the Red-winged blackbird. *The Condor*, 94, 775-777.
- Zhang, L., Huettmann, F., Liu, S., Sun, P., Yu, Z., Zhang, X., Mi, C. (2019). Classification and regression with random forests as a standard method for presence-only data SDMs: A future conservation example using China tree species. *Ecological Informatics*, 52, 46-56.
- Zhao, M., Zhou, Y., Li, X., Cao, W., He, C., Yu, B., Li, X., Elvidge, C.D., Cheng, W., Zhou, C. (2019). Applications of satellite remote sensing of nighttime light observations: advances, challenges, and perspectives. *Remote Sensing*, 11, 1971.
- Zuckerberg, B., Fink, D., La Sorte, F.A., Hochachka, W.M., Kelling, S. (2016). Novel seasonal land cover associations for Eastern North American forest birds identified through dynamic species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 22, 717-730.

ANEXOS

Glosario

Antropogénico: Perteneiente o relativo a lo que procede de los seres humanos que, en particular, tiene efectos sobre la naturaleza. De origen humano o derivado de la actividad del hombre.

Aprendizaje automatizado: (Machine learning en inglés) es un tipo de inteligencia artificial que proporciona a las computadoras la capacidad de aprender, sin ser programadas explícitamente. El aprendizaje automatizado se centra en el desarrollo de programas informáticos que pueden cambiar cuando se exponen a nuevos datos.

Árbol de decisión: Un árbol de decisión es un modelo predictivo que divide el espacio de los predictores agrupando observaciones con valores similares para la variable respuesta o dependiente.

Bootstrap: El procedimiento de bootstrap es un método que estima la distribución de muestreo al tomar múltiples muestras con reemplazo de una sola muestra aleatoria. Estas nuevas muestras se denominan muestras repetidas. Cada muestra tiene el mismo tamaño que la muestra original.

Calibración: La calibración de un modelo de clasificación consiste en reajustar las probabilidades predichas para que correspondan con la proporción de casos reales observados.

Código alfa de una especie: también conocidos como códigos de anillamiento, son abreviaturas de cuatro letras escritas en mayúsculas para los nombres de las aves utilizados por anilladores, ornitólogos y observadores de aves

Detectabilidad: La probabilidad de detectar al menos un individuo de la especie de interés en una unidad de muestreo (o esfuerzo de colecta), dado que hay individuos de esa especie presentes en el área de interés durante la recolección de la muestra.

Díadas: Pareja de dos individuos estrechamente vinculados entre sí.

eBird: Plataforma web, es una base de datos de observaciones sobre aves que proporcionan a científicos, investigadores y naturalistas aficionados datos en tiempo real sobre la distribución y abundancia de aves.

Eficacia biológica: (**fitness en inglés**) Capacidad de un organismo de sobrevivir y transmitir sus genes a la generación siguiente.

Endogamia: La producción de descendencia mediante el apareamiento o crianza de individuos u organismos que están estrechamente relacionados genéticamente.

Estacionalidad: Es la variación periódica y predecible de la misma con un periodo inferior o igual a un año.

Filopatría: Tendencia que presentan las especies a permanecer en el mismo territorio en que nacieron, o a volver al mismo para reproducirse o nidificar.

Forrajeo: Es la actividad natural de búsqueda de alimento en su entorno.

Harén: Grupo de hembras asociadas a un solo macho, típicamente el macho del harén monopoliza y defiende a las hembras.

Marcadores genéticos: Es un segmento de ADN con una ubicación física conocida en un cromosoma

Microsatelites: Son secuencias de ADN en las que un fragmento se repite de manera consecutiva.

Monandria: Las hembras que se reproducen con un solo macho por temporada reproductiva para que todas las crías dentro de una nidada o camada sean hermanos completos.

Monitoreo de la biodiversidad: Colección de datos como ocurrencia o índices de abundancia en un área de interés durante una escala de tiempo apropiada, el análisis de patrones espaciales y temporales de los componentes de la biodiversidad, y derivación de los resultados orientados a lo que generan las políticas

Monogamia: Vínculo sexual de pareja (dos individuos) para la reproducción y crianza de la descendencia, el vínculo puede durar una temporada o hasta que uno de los miembros de la pareja muere.

Monogamia genética: Un sistema de apareamiento en el cual la fidelidad sexual del lazo de pareja es exhibida y los dos individuos se reproducen solamente entre ellos. Pares individuales

son genéticamente monógamos, aunque ninguna especie ha sido identificada como completamente monógama genéticamente.

Monoginia: En los animales en general, tendencia de cada macho a aparearse con una sola hembra. En insectos sociales, el término también significa la existencia de una sola reina funcional en la colonia.

Neotrópico: término utilizado para identificar la región tropical del continente americano. Algunos autores lo definen como una región biogeográfica y otros como una ecozona terrestre que incluye casi toda América del Sur, Centroamérica, Antillas, una parte de Estados Unidos y una parte de México.

Poliandria: El apareamiento de una hembra con más de un macho mientras que cada macho solo se aparea con una hembra.

Poligamia: Un individuo establece relaciones de pareja a largo plazo con más de un individuo del sexo opuesto al mismo tiempo.

Poliginandria: Las hembras solo tienen un nido activo, pero puede contener crías de varios machos, y los machos pueden proveer en más de un nido.

Poliginia: Sistema donde un macho se puede reproducir con varias hembras dentro de la misma temporada reproductiva.

Poliginia genética: Confirmación genética del sistema de apareamiento donde un macho engendra uno o más hijos con dos o más hembras diferentes durante la temporada de apareamiento.

Poliginia con defensa de recursos: Un macho defiende un territorio con los recursos que las hembras necesitan para la reproducción.

Poliginia con defensa de parejas: Las hembras forman grupos y el macho impide el apareamiento de las hembras con otros machos.

Poblaciones poliginicas: Poblaciones donde los individuos presentan un sistema de apareamiento de poliginia, un macho reúne un harén de hembras, apareándose con todas ellas, generalmente de forma exclusiva, impidiendo que otros machos se apareen con ellas.

Retaliaciones: En la reproducción de las aves, son comportamientos por parte del macho a la hembra como agresión física, reducción del cuidado parental o abandono del nido.

Ocurrencia de una especie: Presencia de la especie en un sitio.

Sistema de apareamiento: patrón de apareamiento entre machos y hembras que incluye el número de parejas simultáneas y la permanencia del vínculo de pareja.

Sistema de apareamiento genético: descripción de las relaciones genéticas que resultan de un comportamiento social. Determina el número real de individuos reproductores en cada grupo, y el número de crías que un individuo produce.

Submuestreo: Método que reduce el tamaño de los datos al seleccionar un subconjunto de los datos originales.

Tasa de encuentro: La probabilidad de que los observadores registren la presencia de la especie de interés en una lista estándar de eBird. El encuentro de una especie surge como un proceso compuesto que requiere tanto que la especie ocurra en un sitio y que sea detectada en ese sitio.

Territorio: Se refiere a cualquier área sociográfica que un animal de una particular especie consistentemente defiende contra conoespecíficos y, en menor medida, contra especies diferentes.

Xeromórficas: formas vegetales adaptadas a los medios secos. Vegetales que viven en ambientes secos.