



|

**PATRONES CLIMÁTICOS DE OCUPACIÓN DE ÁREAS INVERNALES  
EN AVES MIGRATORIAS: SELECCIÓN DE SITIOS ÓPTIMOS**

TESIS QUE PRESENTA **HEIDI YOHANA PÉREZ MORENO**  
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRO EN CIENCIAS**

**Xalapa, Veracruz, México 2012**

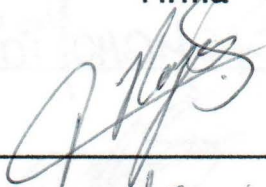
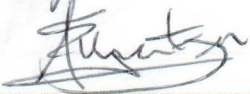

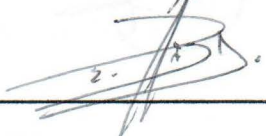

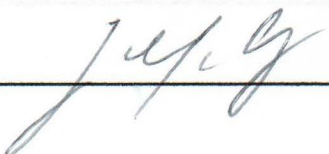
---



DECLARACIÓN

## Aprobación final del documento de tesis de grado:

“PATRONES CLIMÁTICOS DE OCUPACION DE ÁREAS INVERNALES EN AVES  
MIGRATORIAS: SELECCIÓN DE SITIOS ÓPTIMOS”

	Nombre	Firma
Codirector	Dr. Octavio Rafael Rojas Soto	
Codirector	Dr. Enrique Martínez Meyer	
Comité Tutorial	Dr. Jorge Soberón Mainero	
	Dr. Eduardo Pineda Arredondo	
Jurado	Dr. Juan Luis Parra Vergara	
	Dr. Ian MacGregor Fors	

DEDICATORIA

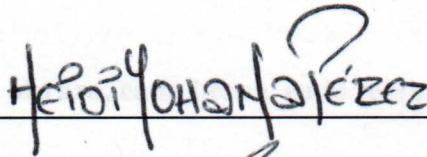
---

## DECLARACIÓN

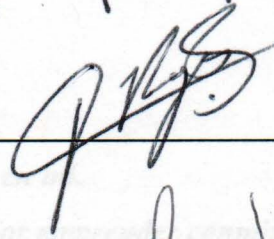
Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Heidi Yohana Pérez Moreno como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre septiembre del 2010 y agosto del 2012 bajo la supervisión del Dr. Octavio Rojas Soto y el Dr. Enrique Martínez Meyer.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

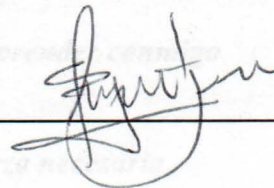
Candidato: Heidi Yohana Pérez Moreno

  
\_\_\_\_\_

Codirector de tesis: Dr. Octavio Rojas Soto

  
\_\_\_\_\_

Codirector de tesis: Dr. Enrique Martínez Meyer

  
\_\_\_\_\_

## DEDICATORIA

A mi mami, por su valentía y tesón para cambiar  
el rumbo de nuestras vidas.

A Pedrito, mi hermano mayor, por enseñarme con su ejemplo  
y apoyo que nada es imposible.

A Alicita, mi hermana, por acompañarme y guiarme en cada momento de mi vida  
y por ser más que mi hermana, mi mejor amiga, mi protectora y mi mejor parte.

A mis hermanitos pequeños, David, Fabián y Daniel,  
por enseñarme el significado de la palabra amor y porque a través  
de sus ojos siento que soy una mejor persona.

A mis sobrinos Alejito y Marianita por cada abrazo, cada beso y cada te quiero.

*Gracias a todos por creer en mí.*

*Por enseñarme a perseguir mis sueños y por emprender conmigo  
esta maravillosa aventura.*

*Por darme en la distancia, la fuerza necesaria  
para nunca rendirme.*

*Y porque sé, que sin importar cuanto tiempo pase...  
siempre estarán esperando mi regreso con mucho cariño*

**Los amo ;!**

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT, por otorgarme una beca para realizar mis estudios de Maestría. Al Posgrado del Instituto de Ecología, A. C. por permitirme avanzar un paso más en mi proceso como profesional.

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a mis tutores, Octavio y Enrique, por permitirme la bonita y enriquecedora experiencia de ser su alumna. Por redireccionar y encausar mi camino en el mundo de la investigación y por ayudarme a redescubrir mi pasión por la biología.

A Octavio, por su apoyo incondicional, dedicación y paciencia. Por tantas y tan exquisitas discusiones sobre aves, ecología y modelado de nicho. Por enseñarme a evaluar todo con criterio, permitirme expresar mis puntos de vista y ayudarme a enfocarlos. Pero sobretodo por su amistad y cariño sincero.

A Enrique, por confiar en mí desde el principio, por impulsarme y apoyarme en cada nueva y a veces loca idea. Por entender mejor que nadie lo que significa ser estudiante extranjero, por su inmenso cariño y afecto, y por mostrarme siempre que más que mi mentor, es también un buen amigo.

Al Dr. Jorge Soberón Mainero por sus aportes en el diseño y ejecución de este trabajo, por su incondicional apoyo para la ejecución final del artículo, por todo su cariño, y por hacer de mi estancia en Kansas una maravillosa experiencia académica y personal.

Al Dr. Eduardo Pineda Arredondo por sus valiosas y oportunas correcciones durante toda la investigación y durante la realización del artículo.

A mis jurados el Dr. Ian MacGregor Fors y el Dr. Juan Parra Vergara, por sus consejos y recomendaciones al trabajo y por darle las últimas y acertadas pinceladas al artículo.

A la Lic. Rosario Landgrave por toda su ayuda con los análisis de SIG y al Dr. Roger Guevara por el apoyo con los análisis estadísticos.

Agradezco muy especialmente a César Ríos Muñoz por su apoyo y cariño, por ser ese asesor “invisible” en todas las fases de mi tesis y por sus numerosas y enriquecedoras sugerencias y revisiones.

A Julio Enrique, “mi Julito”, por todo su amor y ternura. Por apoyarme e impulsarme en este loco sueño de explorar nuevos horizontes y por mostrarme que la vida más que blancos y negros es una bonita gama de grises.

A Karla, “mi madre”, por tantos y tantos momentos compartidos. Por recibirme con los brazos abiertos aún sin conocerme. Por cada sonrisa, cada lágrima, cada experiencia de vida y sobre todo por entregarme tanto cariño.

A Mati, Ari, Cecy, Moni, Roger, Samy, Karina, JuanFer, Pollo, Lychos, Ángela y Adri, por enseñarme a reescribirme, acompañarme a reencontrarme y compartir conmigo esta bonita experiencia.

A mis compañeros del laboratorio, Claudio, Mao y Alex, por permitirme aprender a su lado y por las innumerables discusiones académicas y existenciales.

A Maricita, por transmitirme su bonita energía, por ser mi confidente y amiga en este último año y por hacer que hasta los días de trabajo más largos y duros se convirtieran en los más amenos y divertidos.

Finalmente mi más inmensa gratitud con el país del tequila, el chile, la tortilla, el pozole y por supuesto la chela, por recibirme con tanto cariño, brindarme la oportunidad de conocerlo y por hacerme sentir como en mi casa.

*Gracias a todos por haber sido y seguir siendo más que mis amigos...  
mi familia en México.*

**PATRONES CLIMÁTICOS DE OCUPACIÓN DE ÁREAS INVERNALES  
EN AVES MIGRATORIAS: SELECCIÓN DE SITIOS ÓPTIMOS**

Heidi Pérez-Moreno,<sup>1</sup> Octavio Rojas-Soto,\*<sup>1</sup> Enrique Martínez-Meyer<sup>2</sup> & Jorge Soberón Mainero<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología A. C, Xalapa, Veracruz, México.*

<sup>2</sup> *Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM, México D.F. México*

<sup>3</sup> *Natural History Museum and Biodiversity Research Center, Department of Evolutionary Biology, The University of Kansas, USA.*

\*Corresponding author: [octavio.rojas@inecol.edu.mx](mailto:octavio.rojas@inecol.edu.mx)

## RESUMEN

Una de las características más fascinantes de muchas especies de aves, es la migración a larga distancia. Aunque este fenómeno ha sido ampliamente estudiado, un aspecto que permanece poco entendido es el patrón de distribución dentro de la época invernal, en especial los mecanismos y factores que lo rigen. En este estudio se modelaron los patrones de distribución mensual de 13 especies de aves migratorias Neárticas - Neotropicales del grupo de las Paseriformes, durante su temporada invernal en México y Centro América. Se analizó si estas especies muestran una preferencia por ciertas condiciones climáticas al momento de ocupar y desocupar los sitios invernales disponibles. Utilizando como herramienta metodológica al modelado de nicho ecológico y basándonos en el algoritmo genético de producción de reglas (GARP), se realizaron predicciones geográficas y ecológicas, durante cada mes dentro de la temporada invernal para cada una de las especies. A cada modelo de nicho mensual se le calcularon los coeficientes de variación climática y se analizó la manera en que estos coeficientes variaban a lo largo de la temporada, como una medida del patrón de ocupación de los sitios invernales. Los resultados indican que en la mayoría de las especies, la selección de áreas durante el período invernal no es aleatoria. Por el contrario los individuos siguen un patrón no lineal de variación climática, con bajos valores de coeficientes de variación al principio y al final de la temporada, y valores mayores de variación en los meses intermedios. Proponemos que la selección de sitios invernales estaría definida por la preferencia de los individuos hacia condiciones climáticas óptimas, las cuales se sabe que favorecen la condición física durante la temporada invernal y durante el retorno a zonas de cría. La no aleatoria selección de sitios invernales puede tener consecuencias en el desarrollo, ciclo de vida y conservación de las especies de aves migratorias.

**Palabras clave:** *Aves migratorias, condiciones climáticas, selección de sitios invernales, modelos de nicho ecológico.*



## INTRODUCCIÓN

El fenómeno de la migración exhibido por muchas especies de aves, es uno de los más fascinantes de la naturaleza y uno de los temas de mayor interés para los ornitólogos. Por esta razón, muchos esfuerzos de investigación se han centrado en definir y entender los patrones migratorios entre temporadas, dilucidando entre otros, aspectos relacionados con la evolución de los sistemas migratorios (Cox 1968, 1985, Levey & Stiles 1992; Rappole 1995; Chesser & Levey 1998, Zink 2002, 2011), los cambios geográficos y ecológicos entre estaciones (Joseph 1996, Nakazawa *et al.* 2004) y la conectividad migratoria entre los sitios de reproducción y de invernación (Webster *et al.* 2002, Rubenstein *et al.* 2002). Sin embargo, un aspecto que permanece poco entendido, es la dinámica existente dentro de cada una de las épocas migratorias, particularmente en relación con los mecanismos que rigen los patrones de distribución al interior de las áreas invernales.

Se ha propuesto que la selección de las áreas generales de invernación está probablemente programada por factores evolutivos e históricos, mientras que la selección de sitios particulares dentro del área invernal puede estar limitada por factores bióticos y abióticos (Hutto 1985, Cody 1985). En este último nivel y debido a que las aves migratorias no se reproducen durante el invierno, el acceso a los recursos alimenticios para el mantenimiento de los individuos es, aparentemente, el único criterio de selección (Greenberg 1986). Sin embargo, teniendo en cuenta que las condiciones climáticas influyen directamente en las tolerancias y preferencias fisiológicas de los individuos, e indirectamente, afectan la distribución y disponibilidad de los recursos, es evidente que ciertas restricciones climáticas

también pueden influir en la selección de sitios durante el invierno (Hutto 1985, Winker *et al.* 1990).

Aunque son pocas las investigaciones que han evaluado el efecto que tienen las condiciones climáticas sobre el uso del espacio invernal (Bearhop *et al.* 2004, Marra *et al.* 1998, Joseph & Stockwell 2000, Norris *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004), todas indican que las condiciones invernales pueden ser limitantes y por tanto de gran importancia en el ciclo de vida de las especies de aves migratorias de larga distancia. Así mismo estudios recientes muestran el poder predictivo que tienen las condiciones climáticas (“el nicho climático”) para definir patrones de distribución entre temporadas y abren la posibilidad de usar los modelos de nicho ecológico para evaluar los patrones de distribución al interior de las áreas invernales. De acuerdo con Joseph (1996) y Nakazawa *et al.* (2004), las condiciones climáticas que ocupan las aves durante el invierno, pueden ser las mismas (“nicho seguidoras”), diferentes (“nicho permutadoras”), o representar sólo una parte de las condiciones climáticas de sus áreas reproductivas (“mixtas”). En este sentido y asumiendo una ocupación diferencial de los sitios invernales disponibles, de acuerdo a la distribución ideal libre propuesta por Fretwell (1972), hipotetizamos una ocupación secuencial selectiva de áreas durante el invierno, determinada por el conjunto de condiciones climáticas favorables para cada especie.

Las investigaciones sobre competencia interespecífica durante el invierno han mostrado que los sitios óptimos son ocupados por los primeros individuos que arriban a zonas de invernada (Morton 1976, Winker & Rappole 1992, Norris *et al.* 2004) y que debido al recambio de individuos, dichos sitios permanecen ocupados durante todo el invierno (Holmes *et al.* 1989, Marra *et al.* 1993, Stutchbur 1994). Por

esta razón, esperamos que durante los primeros y últimos meses de invierno, los individuos seleccionen y ocupen solo aquellos sitios que suponemos son más favorables. Dichos sitios tendrían condiciones climáticas similares y por ende poca variación.

Sin embargo, suponemos que conforme avanza la época invernal y los sitios óptimos se saturan (Rappole & Morton 1985, Marra *et al.* 1993), algunos individuos deben ocupar sitios subóptimos y marginales o adoptar una estrategia de “flotador” (Stutchbury *et al.* 2005, Brown & Long 2007, Sogge *et al.* 2007). Generando de esta manera, que la variación climática de los sitios ocupados durante la invernación aumente y se maximice en los meses intermedios de la temporada.

Con el objetivo de evaluar la secuencia de ocupación y desocupación de las áreas invernales y poner a prueba la hipótesis de una ocupación selectiva, analizamos la variación climática mensual de la distribución de 13 especies de aves migratorias neotropicales a lo largo de la temporada invernal. Tomamos como elemento de análisis el nicho climático de las especies y utilizamos como herramienta metodológica el modelado de nicho ecológico (MNE) (Soberón & Peterson 2005, Peterson *et al.* 2010). Entender este y otros factores de la biología de las aves migratorias durante la época no reproductiva puede ayudar en el desarrollo de estrategias de conservación adecuadas, ya que las condiciones invernales pueden ser limitantes y por tanto de gran importancia en el ciclo de vida de las especies que migran (Rappole *et al.* 1989, Rappole & McDonald 1994, Sherry & Holmes 1996, Marra *et al.* 1998).

## MÉTODOS

### *Selección de especies*

Seleccionamos especies de aves migratorias Neotropicales que tienen: (1) distribución invernal en México y/o Centro América; (2) claros patrones de migración, es decir, sin traslape en sus áreas de distribución invernal y reproductiva; y (3) un tamaño de muestra (septiembre – abril) superior a 10 puntos georreferenciados y espacialmente únicos (por pixel en cada Km<sup>2</sup>). Trece especies de Paseriformes cumplieron estos criterios y fueron seleccionados para el análisis. De acuerdo al número de registros por mes, se realizaron modelos de nicho de octubre a abril para 7 de las trece especies, y de septiembre a abril para las 6 especies restantes (Tabla 1).

### *Puntos de ocurrencia y caracterización climática*

Los datos de ocurrencia se obtuvieron de la base de datos de la GBIF (<http://www.gbif.org/>) y el Atlas de las Aves de México (Peterson *et al.* 1998, Navarro-Sigüenza *et al.* 2002). Los registros históricos sin coordenadas geográficas pero con información precisa de la localidad, fueron geoposicionados utilizando diversos gaceteros electrónicos disponibles en Internet y en la base de datos de localidades del Instituto Nacional de Estadística y Geografía de México (INEGI 2009). Las variables climáticas utilizadas fueron obtenidas del proyecto WorldClim (Hijmans *et al.* 2005) a una resolución de 0.0083 grados (~1 km<sup>2</sup>). De las 21 variables climáticas disponibles sólo se utilizaron las tres variables climáticas que

tenían información mensual: temperatura máxima (tmax), temperatura mínima (tmin) y precipitación (prec).

### *Modelos de Nicho Ecológico*

Aunque actualmente existen diversos algoritmos para generar modelos de nicho ecológico (e.g. Elith *et al.* 2006), usamos el Algoritmo Genético para la Producción de Reglas (GARP por sus siglas en inglés; Stockwell & Noble 1992, Stockwell & Peters 1999), el cual es robusto en la predicción de distribución ecológica y geográfica con bajo número de puntos (Peterson 2001, Peterson *et al.* 2002, Tsoar *et al.* 2007). Además, ha demostrado ser eficaz en el estudio de diversos aspectos biológicos como taxonomía, ecología, especiación y particularmente migración aviar (e.g. Peterson *et al.* 1999, Joseph & Stockwell 2000, Peterson & Vieglais 2001, Rojas-Soto *et al.* 2003, Nakazawa *et al.* 2004, Martínez-Meyer *et al.* 2006a, b).

GARP incluye métodos de inferencia que buscan identificar asociaciones no aleatorias entre los datos de presencia y las variables ambientales, en un proceso iterativo de selección, evaluación, prueba e incorporación o rechazo de un conjunto de reglas. Para evaluar la exactitud predictiva de las reglas, GARP usa 1,250 puntos remuestreados del conjunto de datos de entrada y 1,250 puntos seleccionados al azar de toda la región de estudio donde no existen datos de presencia, para generar información de pseudo-ausencias (Stockwell & Peters 1999). Con cada iteración, GARP selecciona las mejores reglas, las recombina usando operadores que emulan procesos evolutivos (mutaciones puntuales, deleciones y translocaciones), y genera un grupo redefinido de reglas predictivas. De esta manera, el modelo de nicho ecológico definido por GARP consta de una serie de reglas condicionales (que tienen

la forma de SI... ENTONCES), utilizadas para determinar si un pixel predice presencia o ausencia de la especie (Peterson & Cohoon 1999), identificando porciones del espacio ecológico asociadas a la presencia de la especie, y lo suficientemente relevantes como para producir representaciones estadísticamente confiables de la distribución geográfica de las especies (Peterson 2001, Peterson *et al.* 2002, Tsoar *et al.* 2007).

Para cada una de las especies, se realizaron modelos de nicho ecológico correspondientes a cada mes de la temporada invernal (septiembre - abril). El resultado de cada modelo fue proyectado en el espacio geográfico en formato "ASCII raster", e importado a un sistema de información geográfica (ArcView Ver. 3.2, ESRI 1999). Cada modelo de predicción mensual para los análisis posteriores (Fig 1), fue resultado de superponer los 10 mejores modelos ("best subset") y definir aquellas áreas donde los 10 mejores modelos coincidían (Anderson *et al.* 2003). Se seleccionaron aleatoriamente 10,000 píxeles de cada modelo mensual y se extrajeron sus valores climáticos correspondientes de temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación. Finalmente se calculó el coeficiente de variación (CV) de cada conjunto de datos obtenidos para cada variable climática en cada mes.

#### *Variación climática predicha respecto al modelo nulo*

Comparamos la variación climática predicha a partir de los modelos de nicho y la variación climática invernal, la cual asumimos como modelo nulo. Se generaron 10 conjuntos de aproximadamente 250 píxeles aleatorios basándonos en el mapa de distribución invernal reportado para cada especie (modelo nulo). Se extrajeron los valores climáticos mensuales de temperatura máxima, temperatura mínima y

precipitación de cada pixel del modelo nulo y se calcularon los coeficientes de variación mensual para cada conjunto de datos. Asumiendo una distribución normal de los datos del modelo nulo, se obtuvo la probabilidad de que los valores observados (modelo de nicho), fueran una muestra aleatoria de la distribución de modelo nulo. El promedio de todas las probabilidades mensuales proporciona un índice de la probabilidad de la variación observada (nicho modelo) relativa a la variación del modelo nulo. Valores muy bajos del índice indican que la variación observada (modelos de nicho) es muy diferente de la variación del modelo nulo.

#### *Coefficientes de variación climática mensual y el criterio de información de Akaike (AIC)*

Con base en la hipótesis de una ocupación selectiva de áreas invernales, proponemos que los coeficientes de variación de las tres variables seleccionadas deberían seguir una distribución parabólica, con bajos coeficientes de variación durante los primeros y últimos meses de la temporada respecto a los meses intermedios, sería la distribución más probable para poner a prueba la hipótesis. Para probar la hipótesis, comparamos dos modelos lineales generalizados (GLM), uno cuadrático ( $\text{glm}(\text{CV} \sim \text{MES} + \text{I}(\text{MES}^2), \text{family} = \text{gaussian})$ ) y uno lineal ( $\text{glm}(\text{CV} \sim \text{MES}, \text{family} = \text{gaussian})$ ), y evaluamos a través del criterio de información de Akaike (AIC), si la distribución de los CV de las temperaturas y la precipitación durante el invierno (obtenidos de las predicciones de los meses de invierno para cada especie), se ajustaban o no a la distribución descrita por el modelo cuadrático (Fig 2). El AIC permite hacer comparaciones entre dos o más modelos (hipótesis) (Akaike 1972,

Burnham & Anderson 2002) y estima cuál de ellos se aproxima mejor al fenómeno biológico que se está estudiando (Symonds & Moussalli 2011).

Calculamos el delta ( $\Delta_i$ ) y el peso de Akaike ( $W_i$ ), para evaluar si las diferencias entre los modelos candidatos son lo suficientemente grandes como para considerar a uno de ellos como el modelo de mejor ajuste (Anderson et al. 2000, Burnham & Anderson 2002). El peso de Akaike es un valor entre 0 y 1, y dado que la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos es 1, el  $W_i$ , puede ser considerado como análogo a la probabilidad de que un modelo dado sea el de mejor ajuste, por lo tanto identificamos a un modelo como el de mejor ajuste cuando tenía un  $W_i \geq 0.90$  (Burnham & Anderson 2002). Utilizamos el programa R y el scrip AICmodAvg, para generar los GLM, y para calcular el valor de AIC, el delta ( $\Delta_i$ ) y el peso ( $W_i$ ) de Akaike.

$$\Delta_i = \text{AIC} - \text{AIC mínimo}$$

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta_i)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta_r)}$$

R= Número total de modelos a comparar



## RESULTADOS

Los índices de probabilidad de cada variable climática a lo largo de la temporada invernal respecto al clima invernal (modelo nulo) en general son bajos (Tabla 2), Los comparativamente menores índices de probabilidad de la temperatura mínima en *S. citrina*, así como en el resto de las especies analizadas, muestra selección de los sitios de invernación basándose principalmente en la temperatura mínima, seguido por la temperatura máxima y en menor grado por la precipitación (Fig 3). Para todas las especies analizadas, la precipitación fue la variable con mayores índices de probabilidad.

Por otro lado, para la mayoría de las especies analizadas y en al menos dos de las tres variables climáticas utilizadas, la variación climática de los sitios que ocupan durante la temporada invernal se ajustó a la hipótesis de ocupación selectiva de áreas durante el invierno (modelo cuadrático). En efecto, los modelos de nicho ecológico mensual para 11 de las 13 especies, predijeron que los sitios ocupados durante los primeros y últimos meses de invierno, tenían menor variación climática en comparación con las variaciones climáticas del total de sitios ocupados durante los meses intermedios.

En algunas especies como *Setophaga magnolia*, la distribución de los coeficientes de variación mensual de las tres variables climáticas (Fig 4a), se ajustaron al modelo cuadrático (Tabla 3). En este ejemplo, así como en *Passerina ciris*, *Passerina cyanea*, *Setophaga citrina* y *Setophaga virens* (Apéndice 1), los modelos de nicho muestran que las especies ocupan selectivamente los sitios durante el invierno, siguiendo variables macro climáticas de temperatura máxima, temperatura mínima y

precipitación. Este mismo patrón de ocupación es exhibido por especies como *Piranga ludoviciana*, en dos de las tres variables macroclimáticas (Fig 4b). La distribución de los coeficientes de variación de las temperaturas máxima y mínima en *P. ludoviciana*, *Oreothlypis celata*, *Oporornis tolmiei* y *Spizella pallida* y de la temperatura mínima y la precipitación en *Setophaga nigrescens* y *Setophaga occidentalis*, se ajusta al modelo cuadrático (Tabla 3, Apéndice 2). Por otro lado y contrario a lo predicho por la hipótesis de ocupación selectiva, la distribución de los coeficientes de variación mensual de la precipitación y las temperaturas en *Oreothlypis ruficapilla* (Fig 4c) y *Cardellina pusilla* (Apéndice 2) no se ajustaron al modelo cuadrático (Tabla 3).

## DISCUSIÓN

A pesar de que comúnmente se piensa que la selección de sitios invernales en especies de aves migratorias está homogéneamente distribuido en la geografía y que su variación se observa sólo por factores o condiciones locales a una escala fina, nuestros resultados muestran que la mayoría de las especies evaluadas responden a condiciones macroclimáticas de ocupación, sugiriendo que la hipótesis de ocupación de áreas durante el invierno es selectiva a ciertos ambientes.

Las bajas probabilidades de la variación climática predicha por los modelos de nicho respecto al modelo nulo, confirman que las especies de aves migratorias efectivamente seleccionan ciertas condiciones climáticas para pasar el invierno. Estos resultados muestran que en todas las especies, las variables de mayor selección son la temperatura máxima y mínima, confirmando la importancia que tiene estas variables para las especies de aves migratorias. Joseph & Stockwell (2000) demostraron que *Myiarchus swainson*, una especie migratoria austral, traza su ruta migratoria siguiendo condiciones constantes de temperatura. De la misma manera Joseph (1996) y utilizando a la temperatura como variable predictiva, mostró cómo en 92 especies de passeriformes de migración austral se pueden hacer inferencias de sus distribuciones invernales a partir de las condiciones que ocupan en verano.

Aunque muchos estudios se han enfocado en señalar la influencia que tienen los recursos alimenticios en la selección de los sitios invernales (Marra *et al.* 1993, Stutchbur 1994, Salomonson & Balda 1997, Studds & Marra 2005, Townsend *et al.* 2010), nuestros resultados reafirman la importancia que tienen las variables climáticas en el uso del espacio invernal (Marra *et al.* 1998, Joseph 1996, Bearhop *et*

al. 2004, Nakazawa *et al.* 2004, Norris *et al.* 2004). En efecto, para la mayoría de las especies analizadas, la selección de sitios durante el invierno no es aleatoria respecto a las condiciones climáticas, apoyando la existencia de sitios invernales óptimos y subóptimos (Hutto 1985) y una ocupación diferencial de estos sitios (Fretwell 1972) evidenciada a través del tiempo a medida que transcurre la temporada.

Los bajos coeficientes de variación climática al inicio de la temporada, sugieren que los primeros individuos en arribar tienen ventaja en la adquisición de sitios invernales con condiciones favorables (Morton 1976, Winker & Rappole 1992, Norris *et al.* 2004). En efecto, los esfuerzos parentales tardíos durante el verano retrasan el inicio de la muda, demorando la salida de un adulto hacia las zonas invernales y disminuyendo sus perspectivas de supervivencia durante el invierno por las bajas probabilidades de obtener un sitio óptimo de invierno (Morton & Morton 1990). Se sabe por ejemplo, que muchas hembras de *S. citrina* no producen su segunda cría durante el verano debido en parte, a los costos ocultos que tiene tanto para padres como crías el arribar tardíamente durante el otoño, eliminando la posibilidad de adquirir un sitio de alta calidad durante el invierno (Evans-Ogden & Stuchbury 1996).

De la misma manera, los bajos coeficientes de variación climática que reportamos durante los últimos meses de invierno, sugiere que los sitios invernales subóptimos son los primeros en desocuparse y que los sitios invernales óptimos permanecen ocupados durante toda la temporada. En efecto, la fidelidad de sitios durante el invierno, la cual ha sido asociada con condiciones favorables para los individuos (Latta & Faaborg 2001, Brown *et al.* 2002, Somerhoe *et al.* 2009), indica que sus ocupantes sólo abandonan los sitios óptimos durante su migración de primavera. Sin

embargo, éstos individuos migran antes de agotar el recurso, dejándolo disponible para las aves “flotantes” o subordinadas (Salomonso & Balda 1977), las cuales rápidamente ocupan los sitios óptimos vacantes con el fin de obtener una buena forma antes de iniciar su viaje migratorio (Holmes *et al.* 1989, Marra *et al.* 1993, Stutchbury 1994).

Especies como *O. tolmiei*, *P. ludoviciana* y *S. occidentalis* que habitan generalmente ambientes de alta montana, o como *S. pallida* que se distribuye en desiertos y zonas secas asociadas a matorrales espinosos, ocupan pequeños intervalos ecológicos. Esta podría ser la razón por la cual la hipótesis de ocupación selectiva solo se ajusto en dos de las tres variables climáticas. Y es que en general en especies de distribución restringida la variación climática de los sitios que ocupan (modelos de nicho) puede ser muy similar a la variación climática invernal (modelo nulo) y los patrones de ocupación y de selección pueden ser menos fáciles de comprobar.

Especies como *C. pusilla* y *O. ruficapilla*, mostraron un patrón climático distinto al de la hipótesis de ocupación selectiva, probablemente debido a confusiones taxonómicas. Estudios recientes sugieren que las poblaciones reproductivas de estas dos especies podrían constituir linajes independientes y por lo tanto ser especies crípticas (Kimura *et al.* 2002, Clegg *et al.* 2003, Lovette *et al.* 2009, Irwin *et al.* 2011), lo cual podría tener implicaciones en sus predicciones de distribución invernal.

Observando el patrón de ocupación de cada especie estudiada respecto a la manera en que las mismas se distribuyen entre temporadas (Tabla 1), en una primera aproximación, no se puede definir claros patrones de ocupación respecto a la condición nicho-seguidoras, permutadoras o mixtas que Nakazawa *et al.* (2004)

determinaron para nueve de las 13 especies. Por lo que sugerimos que las especies seleccionarían sitios con condiciones climáticas favorables para distribuirse al interior de las áreas invernales, sin importar sus requerimientos respecto a la época reproductiva. Sin embargo, es necesario un análisis con un mayor número de especies, para llegar a alguna conclusión al respecto.

En suma, proponemos que la secuencia y duración de ocupación observada, implica la selección de sitios óptimos durante el invierno, favoreciendo las condiciones de sus ocupantes esta temporada y afectando las fases posteriores del ciclo anual. Este patrón de ocupación, supone ventajas para los individuos que se distribuyen en sitios con condiciones climáticas óptimas, los cuales tienen en general mejor condición física durante el periodo invernal, emigran más temprano en primavera y como resultado tienen mayor éxito reproductivo y mayor tasa de retorno que los individuos que pasan el invierno en zonas climáticamente subóptimas (Marra *et al.* 1998, Bearhop *et al.* 2004, Norris *et al.* 2004).

Nuestros resultados aportan información para la comprensión de la migración a larga distancia y la distribución dentro de las áreas invernales. Este último punto cobra mayor importancia si se tiene en cuenta que existe una alta correlación, con la pérdida de hábitats invernales y los descensos poblacionales observados en muchas especies de aves migratorias (Robbins *et al.* 1989, Askins *et al.* 1990). Nuestros resultados generan información que podrían ayudar a determinar áreas invernales de importancia para conservación de especies migratorias y evaluar si las áreas protegidas existentes contienen los sitios óptimos de invierno.

## LITERATURA CITADA

- AKAIKE, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-. 281 in B. N. Petrov and F. Csaki, editors. Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest. Hungría.
- ANDERSON, R. P., LEW, D & A. T. PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211 - 232.
- ASKINS, R. A., LYNCH, J. F & R. GREENBERG. 1990. Population declines in migratory birds in eastern North America. *Current Ornithology* 7: 1- 57.
- BEARHOP, S., HILTON, G. M., VOTIER, S. C & S. WALDRON. 2004. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrat-ing passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of LondonB (Supplement)* 271: S215 - S218.
- BROWN, D. R., STRONG, C & P. C. STOUFFER. 2002. Demographic effects of habitat selection by Hermit Thrushes wintering in a pine plantation landscape. *Journal of Wildlife Management* 66: 407 - 416.
- BROWN, D. R & J. A. LONG. 2007. What is a winter floater? Causes, consequences, and implications for habitat selection. *Condor* 109: 548 - 565.
- BURNHAM, K. P & D. R. ANDERSON. 2002. *Model selection and multimodel inference*, 2nd edn. Springer, New York. USA.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R & K.P. HUYVAERT. 2010. AICc model selection in the ecological and behavioral sciences: some background, observations and comparisons. *Behavior Ecology Sociobiology* 65: 23 - 35.
- CHESSER, R. T & D. J. LEVEY. 1998. Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: Diet, habitat, and migration revisited. *The American Naturalist* 152: 311 - 319.
- CLEGG, S., KELLEY J. F, KIMURA M & T. B SMITH. 2003. Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a Neotropical migrant, Wilson's warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology* 12: 819 - 830.
- CODY, M. L. 1985. An Introduction to Habitat Selection in Birds. Págs. 4-46 in:

- M. L. Cody (ed). Habitat selection in birds. Academic Press. Nueva York, USA.
- ELITH, J., GRAHAM, C. H., ANDERSON, R. P., DUDÍK, M., FERRIER, S., GUISAN, A., HIJMANS, R. J., HUETTMANN, F., LEATHWICK, J. R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L. G., LOISELLE, B. A., MANION, G., MORITZ, C., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J. MCC., PETERSON, A. T., PHILLIPS, S. J., RICHARDSON, K. S., SCACHETTI-PEREIRA, R., SCHAPIRE, R. E., SOBERÓN, J., WILLIAMS, S., WISZ, M. S & N. E. ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129 - 151.
- ESRI (ENVIROMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE). 1999. ArcView GIS, V. 3.2. ESRI Inc., Redlands. California, USA.
- EVANS-OGDEN, L. J. & B. J. STUTCHBURY. 1996. Constraints on double brooding in a neotropical migrant, the hooded warbler. *Condor* 98: 736 - 744.
- GREENBERG, R. 1986. Competition in migrant birds in the nonbreeding season. *Current Ornithology* 3:281-307.
- FRETWELL, S. D. 1972. Populations in a Seasonal Environment. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA.
- HIJMANS, R.J., CAMERON, S. & J. PARRA. 2005. WorldClim, version 1.3. University of California, Berkeley. Electronically published on the internet, URL: <http://biogeog.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>
- HOLMES, R. T., SHERRY, T. W & L. REITSMA. 1989. Population structure, territoriality, and overwinter survival of two migrant warbler species in Jamaica. *Condor* 91: 545 - 556.
- HUTTO, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Págs. 455 - 473 in: M. L. Cody (ed). Habitat selection in birds. Academic Press. Nueva York, USA.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA DE MÉXICO (INEGI). 2009. Catálogo de Claves de Entidades Federativas, Municipios y Localidades. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geoestadistica/catalogoclaves.aspx> (Consultado en marzo, 2011).
- JOSEPH, L. 1996 Preliminary climatic overview of migration patterns in South American austral migrant passerines. *Ecotropica* 2:185 - 193.



- JOSEPH, L & D. STOCKWELL. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myiarchus swainsoni*) across South America: A new use for museum specimens of migratory birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 150: 293 - 300.
- KIMURA, M., CLEGG S. M & I. J. LOVETTE. 2002. Phylogeographical approaches to assessing demographic connectivity between breeding and overwintering regions in a Nearctic-Neotropical warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology* 11: 1605 - 1616.
- LATTA, S. C & J. FAABORG. 2011. Demographic and population responses of Cape May Warblers wintering in multiple habitats. *Ecology* 83: 2502 - 2515.
- LEVEY, D. J & F. G. STILES. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *The American Naturalist* 140: 467 - 491.
- MARRA, P. P., HOBSON, K. A & R. T. HOLMES. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884 - 1886.
- MARTÍNEZ-MEYER, E & A. T. PETERSON. 2006a. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33: 1779 - 1789.
- MARTÍNEZ-MEYER, E., PETERSON A. T., SERVÍN, J. I & L. F. KIFF. 2006b. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40: 411 - 418.
- MORTON, E. S. 1976. The adaptive significance of dull coloration in Yellow Warblers. *Condor* 78: 423.
- NAKAZAWA, Y., [PETERSON, A. T.](#), [MARTÍNEZ-MEYER E](#) & A. G. [NAVARRO-SIGÜENZA. 2004.](#) Seasonal Niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *Auk* 121: 610 - 618.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., PETERSON, A. T & A. GORDILLO- MARTÍNEZ. 2002 A Mexican case study on a centralized database from world natural history museums. *CODATA J* 1: 45 -53.
- NORRIS, D. R., MARRA, P. P., KYSER, T. K., SHERRY, T. W & L. M. RATCLIFFE. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate

- breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B* 271: 59 - 74
- PETERSON, A. T., NAVARRO-SIGÜENZA, A. G & H. BENÍTEZ-DÍAZ. 1998. The need for continued scientific collecting: a geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* 140: 288 - 294.
- PETERSON, A. T & K. P. COHOON. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modeling*. 117: 159 - 164
- PETERSON, A. T., SOBERÓN, J & V. SÁCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265 - 1267.
- PETERSON, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599 - 605.
- PETERSON, A. T & D. A VIEGLAIS. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience* 51: 363 - 371.
- PETERSON, A. T., STOCKWELL, D. R. B & D. A. KLUZA. 2002. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. In: J. M. Scott, P. J. Heglund, M. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall and F. B. Samson, editors. *Predicting species occurrences: Issues of scale and accuracy*. Washington, DC: Island Press; 617-623.
- PETERSON, A. T., SOBERÓN, J., PEARSON, R. G., ANDERSON, R. P., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M & M. B. ARAÚJO. 2010. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- RAPPOLE, J. H., RAMOS, W. A & K. WINKLER. 1989. Wintering Wood Thrush movements and mortality in southern Veracruz. *Auk* 106: 402 - 410.
- RAPPOLE, J. H & E. S. MORTON. 1985. Effects of habitat alteration on a tropical avian forest community. *Ornithological Monographs* 36: 1013 - 1021.
- RAPPOLE, J. H. & M. V. McDONALD. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *Auk* 111: 652 - 660.
- RAPPOLE, J. H. 1995. *The Ecology of Migrant Birds: A Neotropical Perspective*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA.
- ROBBINS, C. S., SAVER, J. R., GREENBERG, R & S. DROEGE. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. [Proceedings](#)

[of the National Academy of Sciences](#) of the United States of America 86: 7658 - 7662.

- ROJAS-SOTO, O., ALCÁNTARA-AYALA, O & A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California peninsula, Mexico: a Parsimony Analysis of Endemicity and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449 – 461.
- RUBENSTEIN, D. R., CHAMBERLAIN, C. P., HOLMES, R. T., AYRES, M. P., WALDBAUER, J. R., GRAVES, G. R & N. C. TUROSS. 2002. Linking Breeding and Wintering Ranges of a Migratory Songbird Using Stable Isotopes. *Science* 295: 1062 - 1065.
- SHERRY, T. W & R. T. HOLMES. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of neotropical–Nearctic migrant birds. *Ecology* 77: 36 - 48.
- SALOMONSON, M. G & R. P. BALDA. 1977. Winter territoriality of Townsend's solitaires (*Myadestes townsendi*) in a Pinon-Juniper-Ponderosa pine ecotone. *Condor* 79:148 – 161.
- SOBERÓN, J & A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1 - 10.
- SOGGE, M. K., KORONKIEWICZ, T. J., RIPER III, C & S. L. DURST. 2007. Willow flycatcher nonbreeding territory defense behavior in Costa Rica. *Condor* 109: 475 - 480
- SOMERSHOE, S. G., BROWN, C. R. D & R. T. POOLE. 2009. Winter site fidelity and over-winter site persistence of passerines in Florida. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 119 - 125.
- STUDDS, C, E & P. P. MARRA. 2005. Nonbreeding habitat occupancy and population processes: an upgrade experiment with a migratory bird. *Ecology* 86: 2380 – 2385.
- STOCKWELL, D & I. R. NOBLE. 1992. Inductions of set rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computer Simulation* 33: 385 - 390.

- STOCKWELL, D & D. PETERS. 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems* 13: 143 - 158.
- STUTCHBURY, B, J. 1994. Competition for winter territories in a neotropical migrant: the role of age, sex and color. *Auk* 111: 63 - 69.
- STUTCHBURY, B. J., MORTON, E. S & T. E. PITCHER. 2005. Sex roles in migrants: extra-pair mating systems and winter social systems, p.307–320. In R. Greenberg and P. P. Marra [EDS.], *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- SYMONDS, M & A. MOUSSALLI. 2011. Model selection, multimodel inference and model averaging using Akaike's information criterion: an introduction for statistically terrified behavioural ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 13 - 21.
- TOWNSEND, J. M., RIMMER, C. C & K. P. MCFARLAND. 2010. Winter territoriality and spatial behavior of bicknell's thrush (*Catharus bicknelli*) at two ecologically distinct sites in the Dominican Republic. *Auk* 127: 514 – 522.
- TSOAR, A., ALLOUCHE, O., STEINITZ, O., ROTEM, D & R. KADMON. 2007. A comparative evaluation of presence only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* 13: 397- 405.
- WINKER, K., RAPPOLE, J. H & M. A. RAMOS. 1990. Population dynamics of the Wood Thrush in southern Veracruz, Mexico. *Condor* 92: 444 - 460.
- WINKER, K & J. H. RAPPOLE. 1992. The autumn passage of Yellow-bellied Flycatchers in South Texas. *Condor* 94: 526 - 529.
- WEBSTER, M.S., MARRA, P. P., HAIG, S. M., BENSCH, S & R. T, HOLMES. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 76 - 83.
- ZINK, R. M. 2002. Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology* 33: 433 - 436.
- ZINK, R. M. 2011. The evolution of avian migration. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 237 - 250.

Tabla 1. Registros únicos mensuales de las 13 especies seleccionadas

La última columna muestra la condición de su nicho entre verano e invierno como seguidora, permutadora o mixta de acuerdo a Nakazawa *et al.* (2004); el guion representa a especies cuya condición de nicho entre verano e invierno no se ha determinado.

Especie	Ocurrencias mensuales								Nicho entre temporadas
	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	
<i>Cardellina pusilla</i>	122	158	137	178	226	201	244	105	-----
<i>Oporornis tolmiei</i>		57	48	68	73	78	87	38	-----
<i>Oreothlypis celata</i>	214	226	290	347	313	329	393	280	Mixta
<i>O. ruficapilla</i>	22	67	47	92	93	91	89	44	Seguidora
<i>Passerina ciris</i>		28	35	54	34	67	84	36	Mixta
<i>P. cyanea</i>		61	63	66	88	111	140	70	Mixta
<i>Piranga ludoviciana</i>		10	18	20	25	28	26	25	-----
<i>Setophaga citrina</i>	10	12	15	12	20	15	24	11	-----
<i>S. magnolia</i>		21	23	18	23	28	36	36	Permutadora
<i>S. nigrescens</i>	28	22	27	50	43	55	50	10	Mixta
<i>S. occidentalis</i>	14	11	11	19	17	13	16	10	Mixta
<i>S. virens</i>		11	15	25	22	14	18	12	Seguidora
<i>Spizella pallida</i>		13	28	16	11	16	28	18	Mixta

Tabla 2. Índice de probabilidad de los coeficientes de variación predicha por los MNE respecto a la variación climática de las áreas de distribución invernal reportadas para cada especie.

<b>Especie</b>	<b>Tmax</b>	<b>Tmin</b>	<b>Prec</b>
<i>Cardellina pusilla</i>	0.00342	0.05484	0.22779
<i>Oporornis tolmiei</i>	0.00069	3.76E-08	0.0718
<i>Oreothlypis celata</i>	0.1712	0.03889	0.54055
<i>O. ruficapilla</i>	0.06715	0.01428	0.125
<i>Passerina ciris</i>	0.00817	0.00006	0.00475
<i>P cyanea</i>	0.00497	0.00028	0.01971
<i>Piranga ludoviciana</i>	0.00085	6.56E-06	0.11956
<i>Setophaga citrina</i>	0.02419	0.00184	0.23135
<i>S. magnolia</i>	0.02452	0.00253	0.06469
<i>S. nigrescens</i>	0.01359	0.0959	0.07596
<i>S. occidentalis</i>	0.13011	0.14102	0.22524
<i>S. virens</i>	0.00018	2.16E-13	0.14083
<i>Spizella pallida</i>	0.00009	5.27E-07	0.25064

Tabla 3. Valores de AIC, delta ( $\Delta_i$ ) y peso ( $W_i$ ) de AIC, para los GML (cuadrático y lineal). Los GLM se corrieron para los CV mensual de las 3 variables climáticas (Tmax, Tmin, Prec) en las 13 especies de aves migratorias estudiadas.

VARIABLE	MODELO	ESPECIE	AIC	$\Delta_i$	$W_i$	ESPECIE	AIC	$\Delta_i$	$W_i$	ESPECIE	AIC	$\Delta_i$	$W_i$			
Tmax	Cuadrático	Cardellina pusilla	28.7	0	0.2719	P. cyanea	20.1	0	<b>0.9989</b>	S. occidentalis	43.3	0.32	0.4601			
	Lineal		26.8	-2	0.7281		33.8	13.7	0.0011		43	0	0.5399			
Tmin	Cuadrático		50.6	0	0.7640		38.1	0	<b>0.9904</b>		59.8	0	<b>0.9519</b>			
	Lineal		52.9	2.35	0.2360		47.4	9.28	0.0096		65.8	5.97	0.0481			
Pre	Cuadrático		67.3	0	<b>0.9923</b>		49.4	0	<b>0.9989</b>		76.3	0	<b>0.8952</b>			
	Lineal		77	9.71	0.0077		63	13.6	0.0011		80.6	4.29	0.1048			
Tmax	Cuadrático		Oporornis tolmiei	25.2	-4.8		<b>0.9161</b>	Piranga ludoviciana	35.7		0	<b>0.9276</b>	S. virens	25.5	0	<b>0.9565</b>
	Lineal			30	0		0.0839		40.8		5.1	0.0724		31.7	6.18	0.0435
Tmin	Cuadrático			46.6	-4.3		<b>0.8971</b>		55.3		0	<b>0.9286</b>		33.6	0	<b>0.9361</b>
	Lineal			51	0		0.1029		60.4		5.13	0.0714		39	5.37	0.0639
Pre	Cuadrático	66.3		0	0.3775	70.9	1.98		0.2709	51.8	0	<b>0.9606</b>				
	Lineal	65.3		-1	0.6225	68.9	0		0.7291	58.1	6.39	0.0394				
Tmax	Cuadrático	Oreothlypis celata		44.3	0	<b>0.9762</b>	Setophaga citrina		30.1	0	<b>0.9309</b>	Spizella pallida		30.7	0	<b>0.9825</b>
	Lineal			51.7	7.43	0.0238			35.3	5.2	0.0691			38.8	8.06	0.0175
Tmin	Cuadrático			67.1	0	<b>0.9772</b>			39.2	0	<b>0.9481</b>			49.3	0	<b>0.9896</b>
	Lineal			74.6	7.52	0.0228			45	5.81	0.0519			58.5	9.12	0.0104
Pre	Cuadrático		68.4	0	0.2984	57.2		0	<b>0.9991</b>	58.1	1.94		0.2749			
	Lineal		66.7	-1.7	0.7016	71.2		14	0.0009	56.2	0		0.7251			
Tmax	Cuadrático		O. ruficapilla	39.2	1.73	0.2963		S. magnolia	21.2	0	<b>0.9930</b>					
	Lineal			37.5	0	0.7037			31.2	9.93	0.0069					
Tmin	Cuadrático			61.7	1.37	0.3351			15.5	0	<b>0.9999</b>					
	Lineal			60.3	0	0.6649			38.4	22.9	0.0001					
Pre	Cuadrático	72.4		0	0.7503	45.6	0		<b>0.9999</b>							
	Lineal	74.6		2.2	0.2497	67.2	21.6		0.0001							
Tmax	Cuadrático	Passerina ciris		21.1	0	<b>0.9885</b>	S. nigresens		29.9	0	0.7301					
	Lineal			30	8.91	0.0115			31.9	1.99	0.2699					
Tmin	Cuadrático			36	0	<b>0.9157</b>			48.6	0	<b>0.9991</b>					
	Lineal			40.8	4.77	0.0843			62.7	14.1	0.0009					
Pre	Cuadrático		48.5	0	<b>0.9977</b>	67.2		0	<b>0.9133</b>							
	Lineal		60.7	12.2	0.0023	71.9		4.71	0.0867							

Figura 1. Ejemplo de los modelos de nicho ecológico mensuales (*Setophaga citrina*)  
Los registros de presencia mensual aparecen como puntos negros sobre cada modelo.

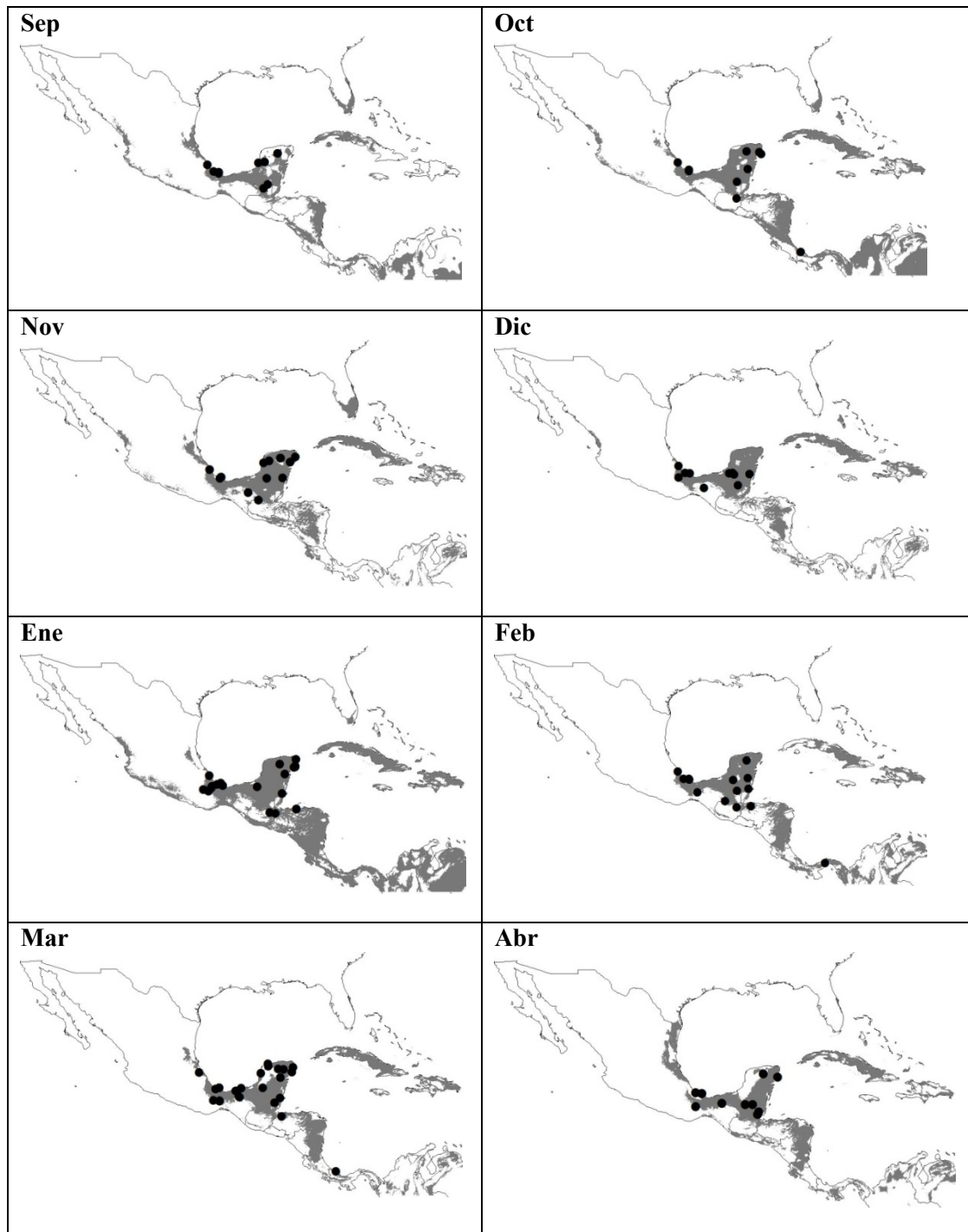




Figura 2. El modelo cuadrático (línea roja) describe una distribución a manera de “campana”, indicando bajos coeficientes de variación al inicio y final de la temporada y altos en los meses intermedios. El modelo lineal (línea azul) asume que los coeficientes de variación aumentan o disminuyen constantemente a lo largo de la temporada invernal.

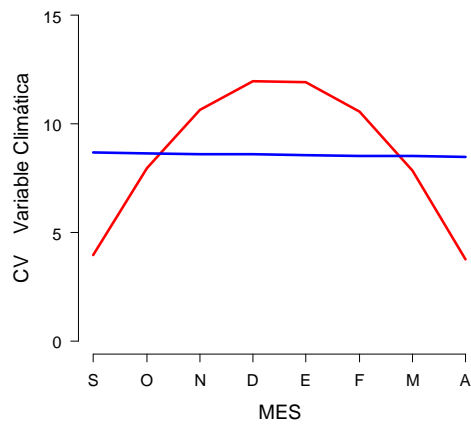


Fig 3. Distribución de la variación climática invernal (modelo nulo) de *S. citrina* respecto a la variación climática predicha por los MNE (línea verde) de la misma especie. Temperatura máxima (a), temperatura mínima (b) y precipitación (c). Las temperaturas tienen un índice de probabilidad bajo (0,024 y 0,002) contrario al alto índice de probabilidad de la precipitación (0.231).

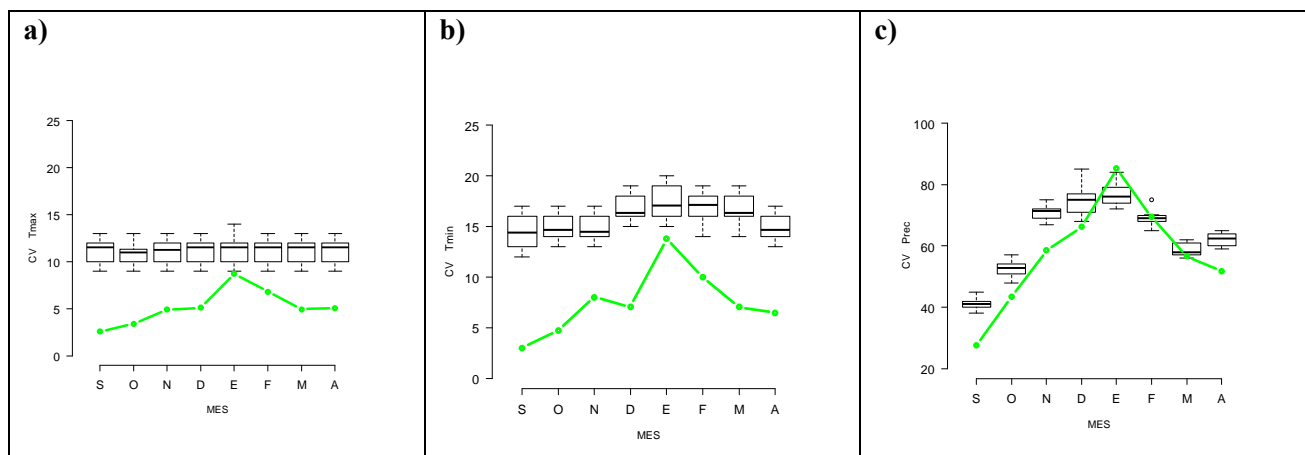
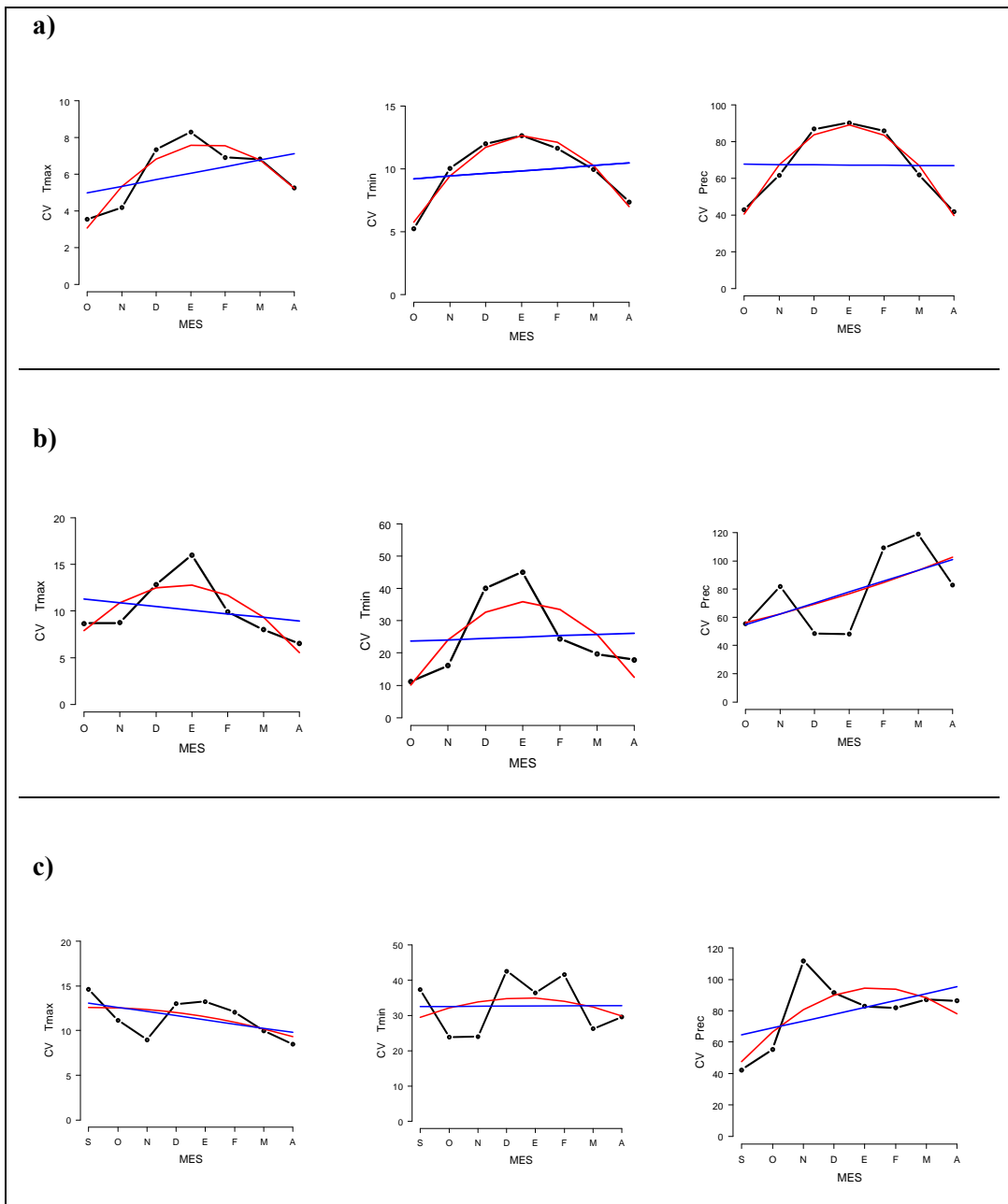
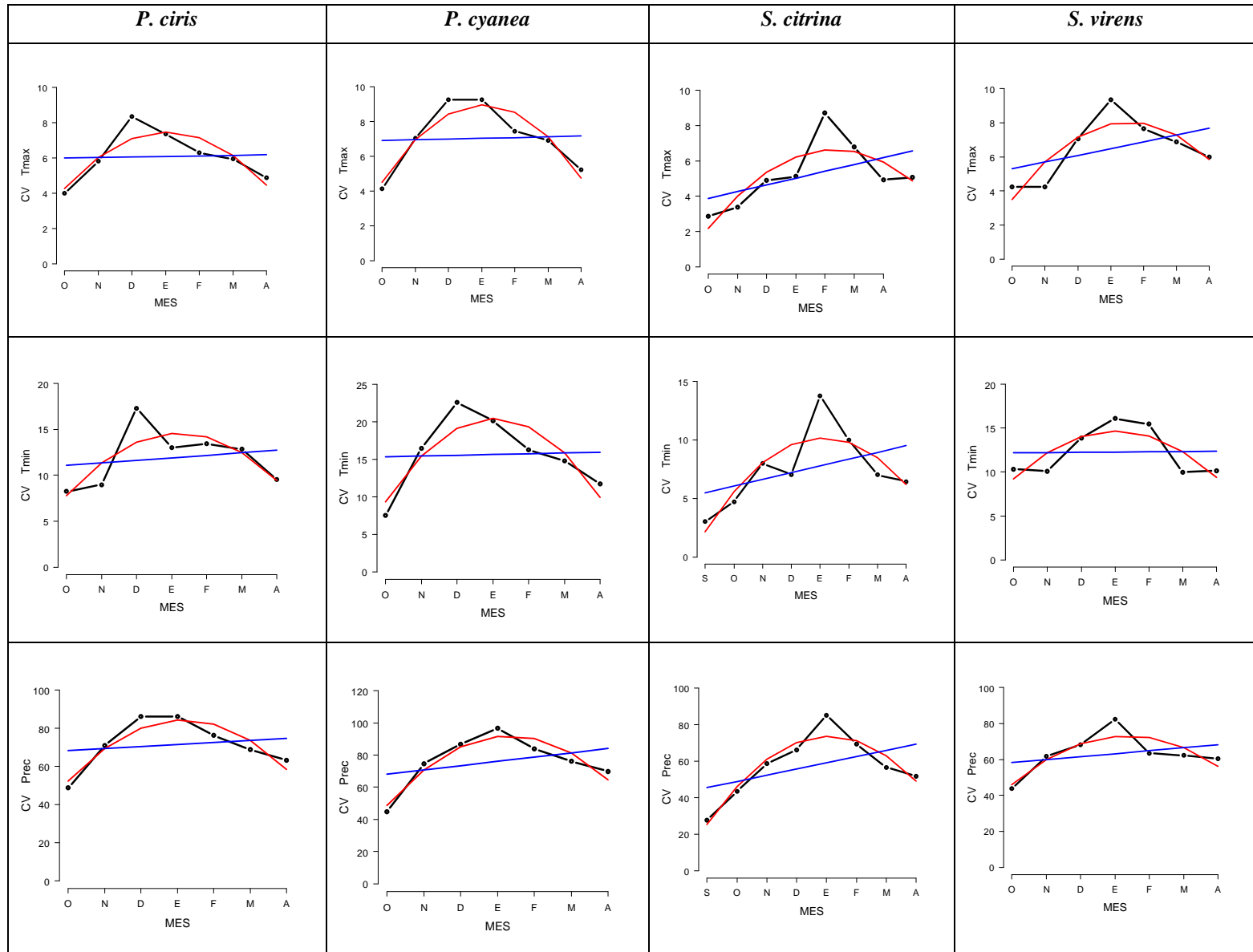


Fig 4. Distribución de los coeficientes de variación (CV) mensual (línea negra) de la temperatura máxima, la temperatura mínima y la precipitación durante el periodo invernal, obtenidos de los modelos de nicho ecológico (MNE) de *S. magnolia* (a), *P. ludoviciana* (b) y *O. ruficapilla* (c). La línea roja y la línea azul representan la distribución esperada a partir de los GML, cuadrático y lineal respectivamente.



## **APÉNDICES**

Apendice 1. Distribución de los CV mensual (línea negra) de la temperatura máxima, la temperatura mínima y la precipitación durante el periodo invernal, obtenidos de los modelos de nicho ecológico de *P. ciris*, *P. cyanea*, *S. citrina*, *S. virens*. La línea roja y la línea azul, representan la distribución esperada a partir de los GML, cuadrático y lineal respectivamente.



Apéndice 2. Distribución de los CV mensual (línea negra) de la temperatura máxima, la temperatura mínima y la precipitación durante el periodo invernal, obtenidos de los modelos de nicho ecológico de *O. celata*, *O. tolmiei*, *S. pallida*, *S. nigrescens*, *S. occidentalis*, *C. pusilla*. La línea roja y la línea azul, representan la distribución esperada a partir de los GML, cuadrático y lineal respectivamente.

