



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Modelado del nicho estacional entre
poblaciones migratorias y residentes del colibrí
cola ancha (*Selasphorus platycercus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Norma Alicia Hernández Hernández

Codirectores

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2017



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Modelado del nicho estacional entre
poblaciones migratorias y residentes del colibrí
cola ancha (*Selasphorus platycercus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Norma Alicia Hernández Hernández

Comité Tutorial

Codirectores

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

Tutores

Dra. Citlalli Catillo Guevara

Dra. Mariana del Socorro Cuautle Arenas

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2017



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Norma Alicia Hernández Hernández** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Modelado de nicho estacional entre poblaciones migratorias y residentes del colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*)”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., AGOSTO 21 DE 2017


DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO


DRA. MARIANA DEL SOCORRO CUAUTLE ARENAS


DRA. CITLALLI CASTILLO GUEVARA


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


DRA. ITZEL ARIAS DEL RAZO



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2008-NMX-CC-9001-IMNC-2008



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070, Tlaxcala, Tlax. Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoetbcuat@gmail.com

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, por apoyarme en mi desarrollo académico. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT por otorgarme la beca para realizar mis estudios de Maestría. Al Instituto de Ecología, A. C. y al Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas.

En especial, quiero agradecer profundamente a mis codirectores de tesis, al Dr. Octavio Rojas y al Dr. Carlos Lara, por sus tantas valiosas enseñanzas.

A Octavio, por su entera dedicación y paciencia. Por sus enriquecedoras pláticas y discusiones. Por fortalecer mi conocimientos en el modelado de nicho de las especies. Pero en especial por creer en mí. Gracias por ser un buen director, pero más por ser buen amigo.

A Carlos, por creer en mí y por aceptarme como su estudiante. Por adentrarme al maravilloso mundo de los colibrís y transmitirme sus valiosos conocimientos. Por sus aportes y discusiones. Pero sobre todo por sus amenas pláticas que hicieron sentirme en casa... gracias Doc.

A mis tutoras, las Dras. Citlalli y Mariana por sus aportes a la tesis. Por estar siempre enriqueciendo mi trabajo y formación académica. A la Dra. Itzel Arias y al Dr. Amando, por aceptar con tanto interés ser mis revisores y evaluadores de tesis

A los amigos que conocí en este viaje, David, Gonza, Caro, Mau, Alex, Claudiño, Ade, Fany, Paty Téllez, Paty Parra, Ale, Lili, Arery, Lore, Verito, Hellen, Ubaldo, Gaby y a todas las personas que me acompañaron y brindaron su amistad y apoyo, haciendo el camino tan divertido.

Al Fís. Ángel Robles, por sus tantos aportes y enseñanzas durante los análisis estadísticos. Por ser mi amigo, compañero de café y de vida.

A toda mi familia, quienes me enseñaron a no rendirme, a quererme y tener confianza en mí. ¡Los quiero montones!

RESUMEN

Los movimientos estacionales que presentan las aves son un fenómeno en la naturaleza que ha llamado la atención desde hace mucho tiempo. A pesar de ello, la información sobre cómo influyen las condiciones ambientales en la regulación y conducta migratoria, aun es escasa. En este trabajo se estudiaron las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus* mediante un análisis longitudinal y latitudinal, con base en las frecuencias de registros de presencia por mes de año, lo que permitió identificar diez unidades geográficas (UGOs) asociadas a las estaciones: 1) de invierno (registros correspondientes a los meses de diciembre, enero y febrero); 2) de verano (registros correspondientes a los meses de junio, julio y agosto); y 3) anuales (registros durante todo el año). Para cada UGO, se modeló su nicho estacional correspondiente (invierno y verano) y se transfirió a la estación opuesta (los de invierno a verano y los de verano a invierno). Posteriormente se cuantificó el traslape entre los ambientes estacionales de las distintas UGOs, mediante un análisis de similitud. Se encontraron claras diferencias latitudinales y longitudinales en las UGOs que además tuvieron una asociación con la estacionalidad. Se identificaron las áreas con idoneidad ambiental en las UGOs anuales y estacionales (invierno y verano). El análisis de traslape de nichos permitió identificar para cada UGO tres tipos de conductas migratorias: 1) residentes; 2) migratorias de largas distancias; y 3) migratorias de verano de cortas distancias. Se propone que las distintas conductas en los movimientos estacionales de las poblaciones pueden ser explicadas por las variaciones climáticas.

Palabras clave: *migración, nicho climático estacional, Selasphorus p. platycercus, similitud ambiental, unidades geográficas operacionales.*

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 LA IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS COLIBRÍES	3
2.2 DISTRIBUCIÓN ESTACIONAL DE <i>SELASPHORUS P. PLATYCERCUS</i>	4
2.3 LAS CONDICIONES CLIMÁTICAS EN POBLACIONES DE AVES	5
3. JUSTIFICACIÓN	6
4. HIPÓTESIS	7
5. OBJETIVOS	7
5.1 GENERAL	7
5.2 ESPECÍFICOS.....	7
6. MÉTODOS	8
6.1 REGISTROS DE PRESENCIA.....	8
6.2 ANÁLISIS LONGITUDINAL Y LATITUDINAL	8
6.3 UNIDADES GEOGRÁFICAS OPERACIONALES (UGOs)	8
6.4 MODELOS DE NICHOS	9
6.5 TRANSFERENCIAS ECOLÓGICAS Y ANÁLISIS MOP.....	10
6.6 SIMILITUD DE NICHOS AMBIENTALES.....	12
7. RESULTADOS	13
7.1 PATRONES PUNTUALES DE PRESENCIA	13
7.2 DELIMITACIÓN DE UNIDADES GEOGRÁFICAS OPERACIONALES (UGOs)	15
7.3 MODELADO DEL NICHOS	17
7.4 TRASLAPE Y SIMILITUD AMBIENTAL.....	27
8. DISCUSIÓN	35
9. CONCLUSIÓN	38
10. PERSPECTIVAS	39
11. LITERATURA CITADA	39
12. ANEXOS	45

1. INTRODUCCIÓN

A excepción de la región ecuatorial, la gran mayoría de las regiones del mundo son estacionales, en términos de temperatura, precipitación y luz (duración del día). De acuerdo con Rappole (1995) el origen de la migración en aves se debió al movimiento estacional de un ancestro sedentario como respuesta a las condiciones desfavorables de sus sitios de distribución y fue así como extendieron sus movimientos locales a migraciones de largas distancias. Los patrones migratorios han sido descritos de acuerdo a las rutas y a la conducta que exhiben las aves (Dingle y Drake 2007).

Por ejemplo, en la migración diferencial, se presentan distintos patrones entre individuos jóvenes y adultos o entre sexos. La migración parcial, es otro tipo de estrategia, que consiste en que una fracción de la población migra y otra permanece en su área de reproducción o invierno (Jahn y cols. 2004, Dingle y Drake 2007). Considerando el espacio, las poblaciones pueden realizar movimientos de Norte a Sur o migraciones latitudinales, que es el tipo de movimiento más común en las especies migratorias que viven en el norte. El movimiento longitudinal, consiste en desplazamientos que van de Este a Oeste (Navarro y Benítez 1995) y presentan dos áreas a lo largo del año, de invierno y reproducción. Por último, la migración altitudinal, se caracteriza por que las poblaciones realizan movimientos estacionales entre las partes altas y bajas de las montañas, siguiendo el recurso alimenticio que a altas latitudes abunda solo en una determinada estación del año, coincidiendo con la época reproductiva de las aves (Newton 2010).

Este fenómeno ha despertado un enorme interés dentro de la biología, diversos estudios se han enfocado en analizar su origen y evolución (*e.g.* Rappole 1995, Chesse y Levey 1998, Zink 2002), y en los cambios estacionales con respecto al uso de hábitat que presentan las especies a lo largo del año (*e.g.* Hagan y Johnston 1995, Webster y cols. 2002; Somveille y cols. 2015). Sin embargo, se ha documentado poco si las especies dan seguimiento a un conjunto de condiciones ambientales durante su ciclo migratorio, por ejemplo, a las climáticas que conforman su nicho (Nakazawa y cols. 2004, Battey 2015, Pérez-Moreno y cols. 2015, Gómez y cols. 2016).

Con base en la definición de nicho ecológico, que considera al conjunto multidimensional de condiciones bióticas y abióticas donde una especie puede establecerse

y persistir (Hutchinson 1957), las especies pueden ser clasificadas por su estrategia migratoria en: 1) nicho permutadoras (“niche shifters”), donde las condiciones climáticas de las áreas de invierno son distintas a las condiciones ambientales de las áreas de verano; 2) nicho seguidoras (“niche followers”), cuando las áreas de invierno y verano son similares; y 3) mixtas, una combinación de ambas condiciones (Nakazawa y cols. 2004). Estas estrategias pueden variar entre especies y poblaciones, probablemente como respuesta a varios factores ecológicos (Hedenström 2008).

El movimiento estacional de las especies migratorias podría ser predicho con base en las condiciones climáticas. Además, conocer la variación climática, permite hacer aproximaciones sobre la ecología y conducta migratoria de las especies (*e.g.* Pérez-Moreno y cols. 2016). Recientemente, estas aproximaciones han sido posibles mediante el uso de los modelos de nicho ecológico (MNE), los cuales permiten analizar y mostrar la influencia de las condiciones climáticas sobre los patrones de distribución de especies entre estaciones del ciclo migratorio (Nakazawa y cols. 2004, Battey 2015, Gómez y cols. 2016).

A la fecha los patrones de migración de los colibríes han sido escasamente estudiados, la mayoría de las más de 350 especies que conforman este grupo, no realizan movimientos migratorios de largas distancias y aquellas que lo hacen, se reproducen alejadas de los trópicos (Schuchmann 1999). La información actual sobre las rutas y tiempos de migración en colibríes se basa principalmente en especies de Norteamérica, tales como; el colibrí rufo (*Selasphorus rufus*), el colibrí de Allen (*Selasphorus sasin*) y el colibrí caliope (*Stellula calliope*) (Phillips 1975, Calder 1993, Calder y Calder 1994, Battey 2015).

El colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) es un ave migratoria con dos subespecies reivindicadas recientemente como linajes: *Selasphorus platycercus platycercus* y *Selasphorus platycercus guatemalae* (Malpica y Ornelas 2012). Se cree que la divergencia entre estas poblaciones se debió al cambio en las condiciones climáticas, durante el último interglaciar, las poblaciones migratorias comenzaron a expandirse hacia el norte en busca de condiciones similares a las condiciones del centro de México, lugar donde residen las poblaciones sedentarias que les dieron origen (Malpica y Ornelas 2012). A diferencia de *Selasphorus p. guatemalae* la cual reside en las montañas del sur de México

(Chiapas) y en Guatemala, *Selasphorus p. platycercus* tiene un patrón migratorio complejo, pudiéndose distinguir poblaciones migratorias y residentes (Schuchmann 1999, Koufman 2005, Vuilleumier 2011, Arizmendi y Berlanga 2014, IUCN 2016). En el primer tipo de estrategia, las poblaciones migratorias de largas distancias (las cuales recorren una distancia de vuelo de hasta seis mil kilómetros) cambian su distribución entre las estaciones de verano e invierno, realizando migraciones latitudinales. En el segundo tipo, las poblaciones residentes permanecen en una región geográfica durante todo el año. La tercera se cree que involucra migraciones cortas (a escala regional), pues se han reportado poblaciones que durante el verano están presentes en una región pero a la llegada del invierno abandonan estas áreas y se mueven a áreas aún desconocidas (Lara 2006). Sin embargo, esta última no se ha corroborado y en general se desconocen los sitios de distribución invernal y de verano (la cual coincide con la temporada de reproducción) de *Selasphorus p. platycercus*.

2. ANTECEDENTES

2.1 La importancia ecológica de los colibríes

Los colibríes conforman uno de los grupos más numerosos del mundo. Pertenecen al Orden de los Apodiformes (del griego *a* “sin” y *podon* “pies”) y se agrupan en la familia *Trochilidae*. Esta familia se distribuye únicamente en el continente americano y cuenta con aproximadamente 350 especies, distribuidas en casi todos los ecosistemas con excepción de aquellos con climas donde el frío es extremo. De acuerdo con Arizmendi y Berlanga (2014) en México existen alrededor de 57 especies, de las cuales 19 también están presentes en Estados Unidos y 5 en Canadá, siendo el Ecuador el que tiene el mayor número de especies; y las regiones templadas, el menor número.

Este grupo de aves desempeña un importante papel ecológico en los ecosistemas, ya que pueden polinizar cerca del 15% de las especies de angiospermas en una comunidad vegetal (Buzato y cols. 2000). Los colibríes consumen néctar como fuente energética para satisfacer sus altos requerimientos diarios (Jonhsgard 1997), estableciendo generalmente interacciones mutualistas con las plantas que visitan. Dada su alta dependencia hacia las plantas que le otorgan alimento, la variación en distribución y abundancia espacial y temporal de estas puede influir directamente en la abundancia y distribución de los colibríes (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008). De hecho, en los próximos 100 años cerca del 15%

de las especies de colibríes podrían estar en serio peligro de extinción (Sekercioglu y cols. 2004) y este decline, a su vez tendría importantes consecuencias en la polinización de las plantas.

2.2 Distribución estacional de *Selasphorus p. platycercus*

Se ha reportado que existen varios factores capaces de regular la distribución y la abundancia de las especies. En particular, en colibríes, se conoce que factores como las adaptaciones morfológicas y conductuales (e.g. Calder 2004), la disponibilidad del recurso (e.g. Arizmendi 2001, Lara 2006) y las condiciones climáticas (e.g. Schöndube y cols. 2004), influyen de manera importante. Siendo este último factor el menos estudiado.

La distribución conocida de *Selasphorus p. platycercus* no es clara, pues en las definiciones actuales no se han considerado las distintas estrategias migratorias de las poblaciones, por lo que estas propuestas varían entre si y se han limitado a representar información temporal estática, sin hacer referencia a la presencia de individuos entre estaciones (e.g. Koufman 2005, Vuilleumier 2011, Arizmendi y Berlanga 2014, IUCN 2016) (Fig. 1).



Figura 1. En los mapas se muestran algunas propuestas sobre la distribución de *S. p. platycercus*. En el primer mapa (a), propuesto por Koufman (2005), se muestra en rojo el área de distribución a lo largo del año. En el segundo mapa (b) Arizmendi y Berlanga (2014) indican en amarillo el área ocupada para reproducirse en verano; en morado, donde está presente durante todo el año; en azul, donde inverna; en amarillo, el área por donde la especie migra desde o hacia sus zonas de invernación; y los puntos verdes, son observaciones aisladas que representan a los registros fuera del área de distribución regular. En el último mapa (c), obtenido de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (2016), se indica en amarillo claro, el área de reproducción en el verano; y en amarillo oscuro, el área de donde está presente durante todo el año (Incluye el área de distribución del linaje *S. p. guatemalae*).

Lara y Martínez (comentarios personales) observaron que en diversas regiones del centro de México *S. p. platycercus* está presente solo durante la estación de verano.

Observaciones que coinciden con lo reportado por Malpica y Ornelas (2014), quienes mediante pruebas moleculares encontraron que las poblaciones del centro son las que dieron origen a las poblaciones migratorias que regresan a anidar en el verano. También se ha registrado que en algunas localidades *Selasphorus p. platycercus* está presente solo en la estación de invierno (Lara 2006). Por lo tanto las poblaciones del centro de México son clave para comprender la dinámica de las residentes y migratorias durante el ciclo anual.

A la fecha los trabajos realizados con colibríes y en particular con *Selasphorus p. platycercus*, se han enfocado a entender cómo los movimientos estacionales se ven influenciados por la disponibilidad del recurso floral y las interacciones intra e interespecíficas (e.g. Lara 2006), y muy pocos han intentado explicar el fenómeno de la migración (e.g. Schöndube y cols. 2004, Malpica y Ornelas 2012) considerando las condiciones climáticas que conforman su nicho (e.g. Battey 2015, Laube y cols. 2015).

2.3 Las condiciones climáticas en poblaciones de aves

Se ha demostrado que el movimiento estacional de las especies puede ser predicho con base en las condiciones climáticas. Un trabajo que lo sustenta, es el realizado por Nakazawa y cols. (2004), quienes estudiaron el nicho estacional de aves migratorias neárticas-neotropicales, encontrando amplia variación en la ecología estacional de las especies. Aquellas que migran suelen seguir un nicho climático a lo largo del año (probablemente influenciado por la disponibilidad del recurso alimenticio), mientras que otras especies son capaces de tolerar las variaciones climáticas entre estaciones.

Gómez y cols. (2016) evaluaron cómo el clima influye en la conducta migratoria de aves paseriformes, para ello analizaron la evolución del nicho climático entre estaciones y su relación con la conducta migratoria. Encontraron que después de moverse varios kilómetros a lo largo del año las poblaciones migratorias de zonas templadas suelen seguir condiciones climáticas favorables, en comparación con las poblaciones residentes que viven en las regiones tropicales y que aunque su nicho sea más estrecho, la estabilidad climática permite una amplia disponibilidad de recursos a lo largo del año, y por ende favorece el establecimiento de poblaciones residentes.

Otros autores han sugerido que las condiciones ambientales son un factor importante que regula los movimientos estacionales en distintas especies de aves. Pérez-

Moreno y cols. (2016) analizaron los patrones climáticos de ocupación de áreas invernales en distintas especies de aves migratorias y encontraron que, efectivamente, los individuos siguen un patrón de variación climática. Es decir, las especies no seleccionan sitios de manera aleatoria.

Las características del nicho climático, además de servir como un criterio para definir los movimientos estacionales entre especies migratorias y residentes, han sido utilizadas para definir las áreas de reproducción e invierno de especies de aves con poblaciones que se distribuyen de manera distinta en la geografía (*e.g.* Ruíz-Sánchez y cols. 2015). Mediante la comparación de las variaciones del nicho climático entre la estación reproductiva y la estación de invierno se han definido áreas potenciales de residencia estacional, por ejemplo, en el caso del colibrí zumbador cola-ancha se desconoce su dinámica migratoria, pero con estas técnicas se han definido las áreas de reproducción e invierno y además se han explorado las estrategias de vuelo (Battey 2015).

A pesar del rápido avance en el desarrollo de algoritmos y métodos para analizar el nicho de las especies, a la fecha, únicamente existe un trabajo que ha clasificado de manera general la conducta en el vuelo de colibríes migratorios de Norteamérica. Mediante el análisis de componentes principales y técnicas de cuantificación del nicho climático, Battey (2015) comparó el nicho estacional de invierno y de reproducción de doce especies. Este enfoque permitió proponer que los colibríes migrantes obligados podrían experimentar una menor amplitud en su nicho total si solo permanecieran en las áreas de invierno en lugar de migrar a sus áreas de reproducción; además, la conducta nicho cambiadora parece ser la estrategia dominante en colibríes. Sin embargo, las estrategias pueden variar dependiendo de la especie.

3. JUSTIFICACIÓN

Los trabajos de modelado de nicho climático y geográfico, a lo largo del ciclo anual, de *Selasphorus p. platycercus* son escasos, así como también la información acerca de las estrategias en la conducta migratoria. El caracterizar las áreas donde se establecen las poblaciones, a partir de las variables ecológicas, implica utilizar y generar métodos novedosos en el campo de la ecología y la biogeografía.

Con los datos derivados de este estudio, se definirán las áreas de ocupación de las poblaciones durante el ciclo migratorio, y nos ayudarán a describir la dinámica de residencia estacional, con evidencias sustentadas en el análisis de nicho, además podremos detectar áreas que cumplan con las condiciones ambientales óptimas de ocupación temporal a lo largo de la ruta migratoria. Por último, se podrán establecer estrategias de manejo y conservación.

4. HIPÓTESIS

I

Debido a las diferencias climáticas y espaciales asociadas a las distintas poblaciones de *S. p. platycercus*, sus nichos climáticos de cada una presentan dinámicas estacionales diferentes.

II

Las poblaciones de *S. p. platycercus* presentes en México, durante todo el año, realizan migraciones estacionales cortas, explicadas por las variaciones a escala regional.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Modelar el nicho geográfico y climático estacional entre poblaciones migratorias y residentes de *Selasphorus p. platycercus*.

5.2 Específicos

- a) Describir los patrones puntuales de presencia de las distintas poblaciones de *Selasphorus p. platycercus* sobre su distribución completa.
- b) Delimitar unidades geográficas operacionales (UGOs) por tipo de residencia estacional (de invierno, anual y de verano).
- c) Analizar mediante modelos de nicho y transferencias entre estaciones, de verano e invierno, los movimientos correspondientes a cada población presente en las distintas UGOs.

d) Cuantificar el traslape del nicho climático entre las estaciones de verano e invierno para cada una de las UGOs.

6. MÉTODOS

6.1 Registros de presencia

La información geográfica puntual de las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus*, cuya distribución abarca distintas regiones de México y Estados Unidos, se obtuvo de la base de datos de libre acceso “Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad” (GBIF por sus siglas en inglés; <[http:// data.gbif.org/species/](http://data.gbif.org/species/)>). Los registros únicos de presencia pasaron un por proceso de depuración para eliminar registros duplicados y dudosos (*e.g.* sin nombre del colector, aquellos alejados de la distribución conocida de la especie o con sistema de coordenadas distinto al WG84). Para modelar las estaciones de verano e invierno, se construyeron dos bases de datos: una con los registros del trimestre de verano (junio, julio y agosto); y otra base con los registros del trimestre de invierno (diciembre, enero y febrero).

6.2 Análisis longitudinal y latitudinal

Se realizó un análisis exploratorio considerando todos los registros únicos, para ello se utilizó el paquete raster (Hijmans y cols. 2016) en el ambiente de programación para cómputo estadístico R (R Core Team 2017), los registros fueron proyectados en la geografía, para facilitar la visualización de los patrones longitudinales y latitudinales. Se realizó un análisis longitudinal, que consistió en fraccionar la distribución de los registros en tres bandas, entre el rango -80° a -120° dirección este-oeste. Para el análisis latitudinal los registros se fraccionaron en seis bandas, entre el rango 45° N y 15° S, que abarca desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de México. Una vez delimitadas las bandas, se extrajo la información del número de registros por mes.

6.3 Unidades geográficas operacionales (UGOs)

Los análisis previos (estacionales, longitudinales y latitudinales) permitieron la agrupación de los registros en Unidades Geográficas Operacionales (UGOs) conformadas por las distintas poblaciones de *Selasphorus p. platycercus*, con el objetivo de definir si son residentes estacionales (inverno, verano) o anuales. El criterio para seleccionar cada UGO, fue con base en agrupaciones formadas por las distintas poblaciones asociadas a las

provincias biogeográficas. Una vez delimitada cada UGO, se extrajo el número de registros por mes para identificar el tipo de residencia de los registros de cada unidad geográfica, el cual se clasificó en: 1) de verano, 2) anuales, e 3) invernales.

6.4 Modelos de nicho

Para caracterizar los nichos ecológicos de *S. p. platycercus*, se crearon dos conjuntos de variables obtenidas del proyecto Worldclim (Hijmans y cols. 2005), a una escala temporal mensual, en formato raster y con resolución espacial de $0.0083^\circ/\text{px}$ ($\sim 1\text{km}^2$). Para ajustar las coberturas estacionalmente con la información de los registros (verano e invierno), se construyeron dos bases de datos: una con los registros del trimestre de verano (junio, julio y agosto); y otra con los registros del trimestre de invierno (diciembre, enero y febrero). Cada conjunto incluyó tres coberturas correspondientes a las variables: temperatura mínima del mes más frío; temperatura máxima del mes más cálido; y precipitación acumulada (que es la suma de las tres coberturas de precipitación).

En este trabajo se utilizó el algoritmo de máxima entropía, MaxEnt V 3.4.1 (Phillips y cols. 2017), el cual es robusto para realizar modelos de nicho, transferencias ecológicas y cuando se tiene un reducido número de registros para modelar (Phillips y cols. 2006). La parametrización fue con las opciones predeterminadas del programa, con excepción de las opciones “clamping” y “extrapolate” para evitar extrapolaciones artificiales en los valores extremos de las variables climáticas utilizadas en los modelos. Para calibrar los modelos fueron usados el 70% de los registros y el 30% restante para validarlos. Debido a que el mapa resultante en cada modelo es un mapa probabilístico con valores de cero a uno, se convirtieron los mapas a un formato binario (donde 1=presencia y 0=ausencia) usando como umbral de corte el 10% (10 percentil training presence), ya que los registros de las localidades de presencia fueron obtenidos de bases que pudieran contener algunos errores en los datos siendo uno de los más permisivos de acuerdo con Phillips y cols. (2006). Para conocer el aporte de cada variable ambiental al modelo, se realizó la prueba Jackknife (prueba interna de MaxEnt). Para todos los casos se realizaron proyecciones de las condiciones ambientales a otros espacios geográficos y ambientales (ver siguiente sección).

Antes de generar los modelos, fue necesario establecer el área de accesibilidad o M; es decir, aquellas áreas potencialmente accesibles (*sensu* Soberón y Peterson 2005, Soberón

2007) para la dispersión de *Selasphorus p. platycercus*. Para delimitar la M, el criterio de selección se basó en las provincias biogeográficas y donde existiera al menos un registro de presencia. Para modelar la distribución estacional de verano e invierno se seleccionó una M que abarcó toda el área de distribución conocida de la especie; mientras que para las transferencias de los modelos a escala regional, se seleccionaron conjuntos de UGOs con base en su estatus de residencia y su cercanía geográfica y se establecieron tres áreas de accesibilidad (M). La primera M contenía a las UGOs con registros de presencia en la estación de verano; la segunda las UGOs con registros de invierno solo del sur de México (limitando la distribución hasta Oaxaca, ya que a partir de Chiapas se distribuye el linaje *S. p. guatemalae*); y la tercera las UGOs con registros de invierno a lo largo de toda su distribución. Una vez definidas las Ms se recortaron las coberturas climáticas.

Como una primera aproximación, se modelaron los nichos de verano e invierno de las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus* correspondientes a cada estación. Esto permitió identificar y caracterizar ambientalmente el área total de distribución con condiciones ambientales óptimas para el establecimiento de las poblaciones en cada estación. Posteriormente se modeló a escala regional cada unidad geográfica: las estacionales (verano, invierno) y la anual, identificadas *a priori* en el análisis de los patrones puntuales de presencia.

El rendimiento de los modelos fue evaluado, para todos los casos, mediante la prueba ROC parcial (Peterson y cols. 2008), que es una modificación a la prueba ROC (por sus siglas en inglés, Receiver Operación Characteristic). Para esto se utilizó el programa Partial-ROC V. 1.0. (Barve 2008). Los resultados de la prueba son proporciones (razones) del área bajo la curva del modelo con respecto a un modelo nulo, producto de repeticiones que permiten evaluar estadísticamente las áreas bajo la curva (AUC) con relación a lo esperado por el azar (Peterson y cols. 2008), donde un valor derivado del azar sería de 1 y un valor aceptable (de acuerdo a la proporción de errores de omisión mínima tolerada en el modelo) sería mayor a 1.

6.5 Transferencias ecológicas y análisis MOP

Bajo el supuesto de que algunas poblaciones de *Selasphorus p. platycercus* podrían seguir un conjunto de condiciones climáticas a lo largo de su ruta migratoria, dada su reciente

divergencia de las poblaciones sedentarias, los modelos de nicho fueron transferidos de una estación a otra para identificar áreas de distribución potencial que presentan las condiciones climáticas idóneas a fin de predecir el movimiento estacional de las poblaciones que se agruparon en las diferentes UGOs. Las transferencias de nicho para los modelos estacionales de la distribución completa en verano e invierno, fueron las siguientes:

- (i) Transferencia de las condiciones de la estación de verano (M de reproducción total) al espacio con las condiciones de invierno (M de invierno total).
- (ii) Transferencia de las condiciones de la estación de invierno (M de invierno total), al espacio con las condiciones de reproducción (M de reproducción total).

Para los modelos estacionales por UGOs, se realizaron:

- (iii) Transferencias de cada UGO con condiciones de la estación invierno (UGOs de invierno) a una M de verano. Esto con la finalidad de identificar áreas, durante la estación de verano, para el establecimiento de poblaciones provenientes de las UGOs de invierno.
- (iv) Transferencias de cada UGO anual, usando solo condiciones de la estación verano (UGOs anuales) a una M de invierno del sur (abarca las UGOs del sur de México con registros de invierno). La separación de los registros durante el verano permite identificar a las poblaciones residentes del centro de México (y de las cuales la información es escasa) de las poblaciones migratorias; además se pueden identificar sitios claves para el establecimiento de poblaciones. Las transferencias permiten la identificación de áreas potenciales de invierno asociadas al sur de México.
- (v) Transferencias de cada UGO con las condiciones de la estación de verano (UGO de verano) a una M de invierno total (abarca todas las UGOs con registros de invierno). Este tipo de transferencia corresponde a poblaciones que se establecen en UGOs con registros de presencia solo durante el verano, sin registros de poblaciones presentes durante el resto del año.

La similitud ambiental entre las áreas de calibración y las áreas proyectadas se evaluó mediante la prueba de MOP (Mobility-oriented Parity, Owens y cols. 2013), que es

una modificación y extensión de la prueba MESS (Multivariate environmental similarity Surface), implementada en MaxEnt. MESS identifica sitios de extrapolación estricta y proporciona un índice entre el valor de cada pixel y la mediana de la variable más disímil. Este enfoque es útil, pero limitado, ya que dos puntos en el espacio pueden recibir el mismo valor de MESS como consecuencia de usar la variable más disímil como indicador general. En cambio MOP identifica áreas de extrapolación estricta y también calcula la similitud ambiental entre las regiones de calibración y proyección (ver detalles en Owens y cols. 2013).

Por último, mediante los registros de presencia que caían dentro del área predicha proyectada en cada uno de los modelos (área derivada de las transferencias entre estaciones), se identificaron las UGOs con condiciones similares al área de calibración de cada UGO. Por ejemplo, en el mapa derivado de transferir las condiciones de una M de verano a una M de invierno, se superpusieron los registros de invierno y se extrajo la información del conjunto de puntos que caía en el área predicha, obteniendo información a cual UGO pertenecían. Esto permitió reconocer el sitio potencial de distribución entre estación para una determinada población y para seleccionar que UGOs serían seleccionadas para realizar la prueba de traslape y similitud ambiental.

6.6 Similitud de nichos ambientales

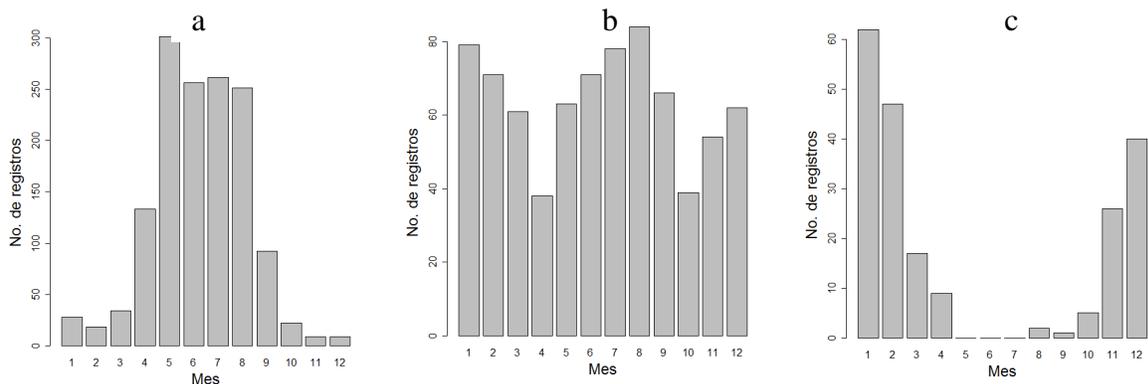
Considerando que los ambientes predichos por los modelos pertenecen a distintas regiones en la geografía y con el objetivo de caracterizar la conducta entre poblaciones migratorias y residentes, se estimó el traslape y similitud de nicho entre los modelos estacionales, de verano e invierno para todos los casos, a través de un enfoque derivado de la teoría de ordenación multivariada (Bröennimann y cols. 2012). Mediante un PCA, se eligieron los dos componentes principales que explicaran la mayor cantidad de la varianza acumulada. Se dividió en 100 particiones el rango ambiental (PCAs) de cada variable en cada modelo, obteniendo en el espacio una rejilla de 10 000 celdas. Para suavizar el ruido de las variables ambientales generado por vacíos de información de registros de presencia de la especie, fue implementado el método de estimación de densidad de probabilidad por Kernel. Posteriormente, para medir el solapamiento de nichos, se calculó la métrica D (Schöener 1970; revisado por Warren y cols. 2008). El método determina cuando los nichos de dos entidades de dos ambientes son similares. La prueba estadística toma una muestra de los puntos de

cada ambiente y calcula el traslape 100 veces, después se genera una distribución nula de valores de similitud (métrica D). El valor observado de D es comparado con los percentiles de la distribución nula en una prueba de una cola, para evaluar la hipótesis de que estadísticamente los dos ambientes no son más similares que lo esperado por el azar. El rango del índice D , va de 0 (no hay solapamiento ambiental) a 1 (existe solapamiento total en el ambiente). Si $P < 0.05$ se rechaza la hipótesis.

7. RESULTADOS

7.1 Patrones puntuales de presencia

Los patrones tanto longitudinales como latitudinales, fueron distintos en cada rango. Para el caso de los longitudinales, en el rango -105 a -120 (oeste), la mayoría de los registros correspondieron a las estaciones de primavera (54%) y verano (33%), el resto correspondieron a otoño (9%) e invierno (4%). Entre el rango -95 a -105 (centro), se encontraron registros durante todo el ciclo anual, con dos picos máximos en los meses de verano (30%) e invierno (28%) y un menor número de registros en primavera (21%) y otoño (21%). En el último rango, -80° a -95° (este), el pico máximo de registros fue en



invierno (71%) y un menor número en primavera (13%) y otoño (16%) (Fig. 1).

Figura 2. Frecuencia del número de registros de presencia por mes de *Selasphorus p. platycercus* en los rangos longitudinales. a) -105° a -120° , b) -95° a -105° y c) -80° a -95° .

En el caso de los patrones latitudinales, se observa que en la zona más norteña de la distribución de *Selasphorus p. platycercus*, entre 45°N y 40°S , correspondieron a los

últimos meses de primavera (28%), a la estación de verano (67%) y algunos, a los primeros meses del otoño (5%), sin registros de invierno. Entre el rango 40°N a 35°S, el patrón fue similar, el pico máximo de registros fue entre el último mes de la estación de primavera (31%) y los primeros meses del verano (59%), en las estaciones otoño e invierno se observó un menor número de registros (9% y 1%, respectivamente). En el tercer y cuarto rango latitudinal, 35°N a 30°S y 30°N a 25°S, se obtuvieron registros correspondientes a todas las estaciones del año. En las regiones más sureñas donde se distribuyen las poblaciones, entre los rangos 25°N a 20°S y 20°N a 15°S, se identificaron registros correspondientes a todas las estaciones, con valores mínimos de registros en la estación de primavera y picos máximos de registros en la estación de invierno (Fig. 3).

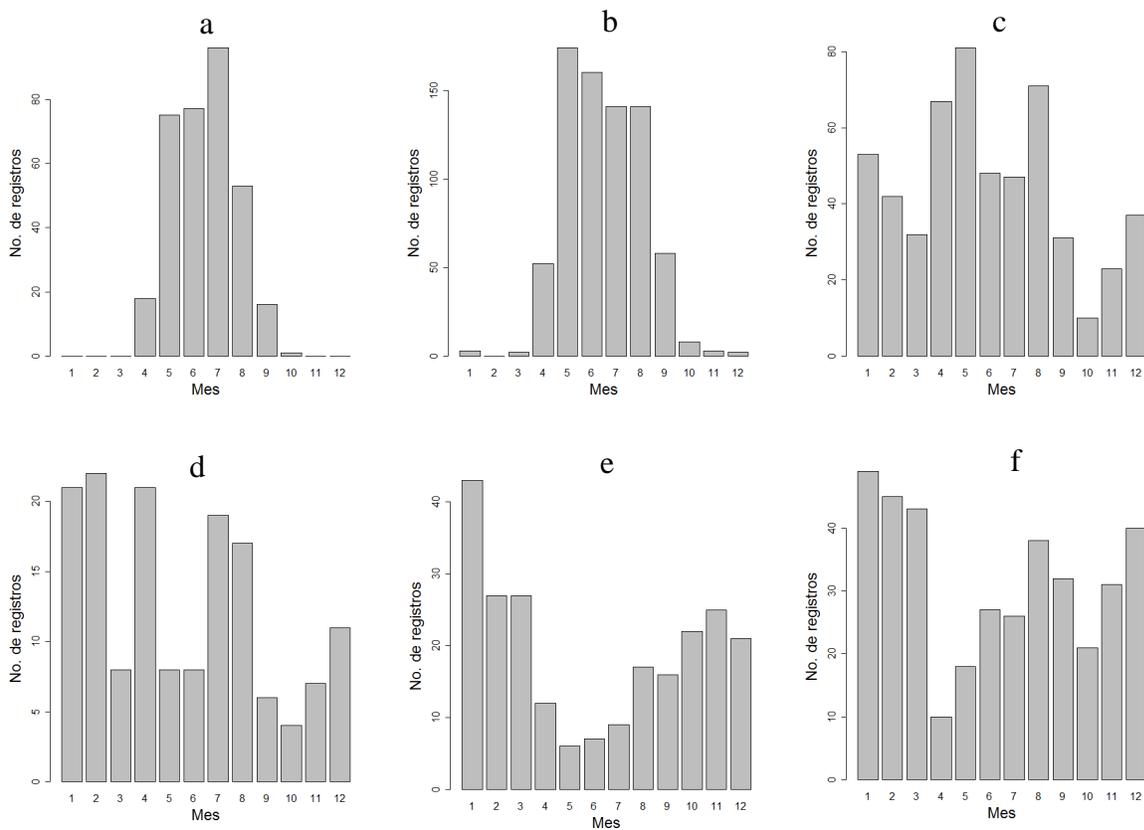


Figura 3. Frecuencia del número de registros de presencia por mes de *Selasphorus p. platycercus* en los rangos latitudinales: a) 45°N y 40°S , b) 40°N a 35°S, c) 35°N a 30°S, d) 30°N a 25°S, e) 25°N a 20°S y f) 20°N a 15°S.

7.2 Delimitación de Unidades Geográficas Operacionales (UGOs)

Se delimitaron un total de diez unidades geográficas, a partir del análisis de frecuencias de registros mensuales, dos en Estados Unidos y ocho en México. Las UGOs identificadas en Estados Unidos, correspondieron al Oeste al Sureste. En México, se identificaron UGOs correspondientes a Oaxaca, Centro, Centro oeste, Eje Neovolcánico (este), Noroeste, Noreste, Guerrero y Sinaloa.

De acuerdo a el estatus de residencia estacional, estos se clasificaron en tres grupos: 1) UGOs de verano (Noreste de México y Oeste de EUA); 2) UGOs anuales (Centro de México y Eje Neovolcánico (este), y 3) UGOs de invierno (Centro oeste de México, Sureste de EUA, Oaxaca, Guerrero y Sinaloa) (Fig. 4).

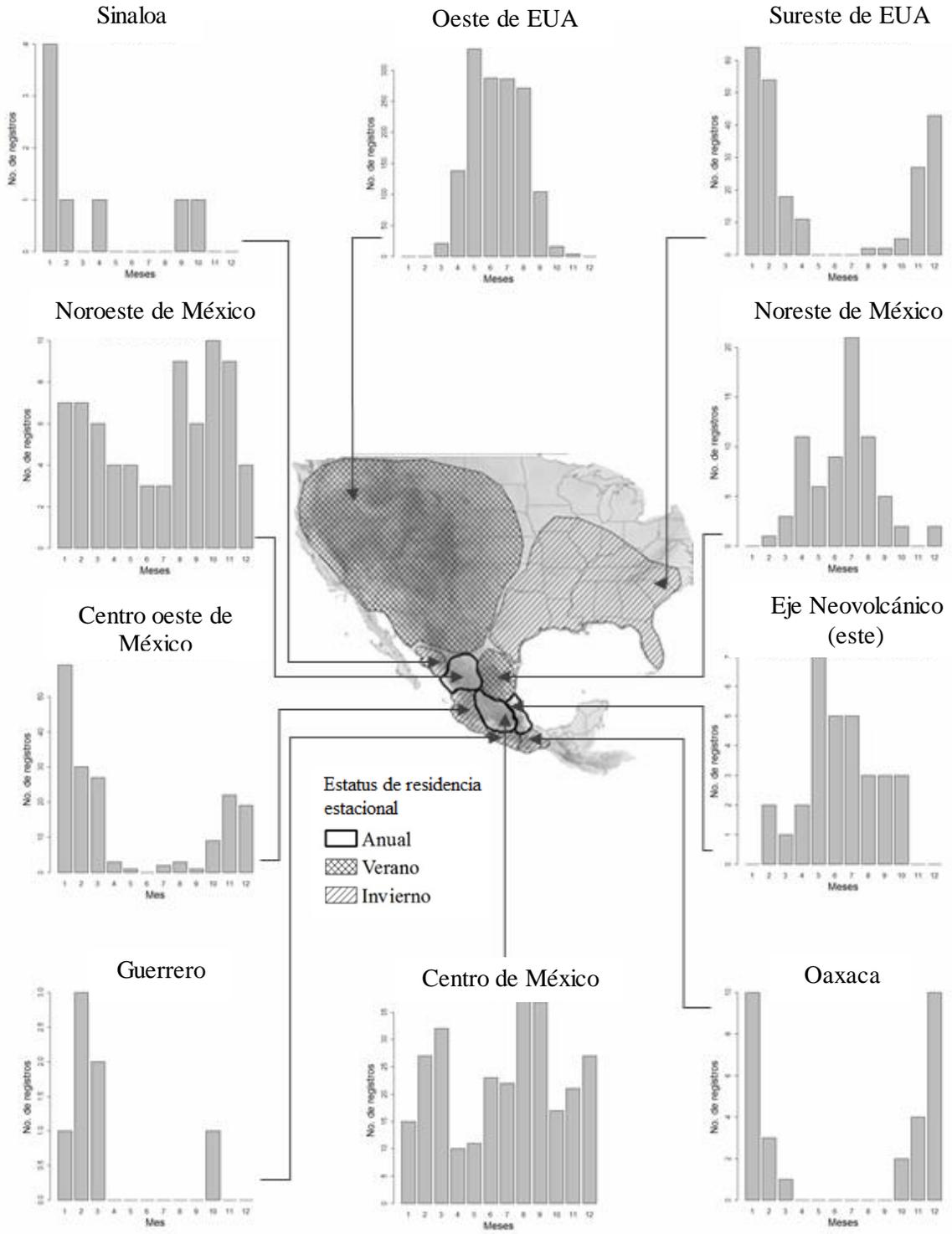


Figura 4. Clasificación del estatus de residencia estacional para diez UGOs, a partir del análisis de los patrones de presencias de registros mensuales.

7.3 Modelado del nicho

Distribución estacional total durante el verano e invierno

La información derivada de los modelos representa las áreas geográficas con la presencia potencial de las condiciones ambientales óptimas y donde la especie puede estar presente (Peterson 2011). El área predicha para el modelo de distribución potencial de verano fue de ~3, 820 311 píxeles (~1 píxel=1km), a lo largo de Estados Unidos y México, de un total de 11, 761 380 píxeles (~36%, del área de calibración) (Fig. 5a). El área total predicha en el modelo de invierno fue de ~ 3, 303 490 píxeles, de un total de ~11, 761 380 píxeles (~ 29% del área de calibración) (Fig. 5c). Los valores de los umbrales de corte fueron de 0.242, para el verano y 0.261, para el invierno (en el formato de salida Cloglog). El porcentaje de contribución de las variables al modelo de verano, fue del 71.4% para la temperatura mínima, el 24.5% para la precipitación y 4.1% para la temperatura máxima. El porcentaje de contribución para el modelo de invierno, fue del 90.5% de la temperatura mínima, 5.8% de la precipitación y el 3.7% de la temperatura máxima. La validación de los modelos de nichos estacionales, mostraron valores altos (razones) en la prueba ROC parcial, en ambos modelos: en verano de 1.579 (\pm 0.045); y en invierno de 1.653 (\pm 0.075).

La transferencia de las condiciones de la estación de verano (M de verano total) al espacio con las condiciones de invierno (M de invierno total), predijo ~3, 026 224 Km² (~26% del área total de calibración) (Fig. 5b). El modelo derivado de transferir las condiciones de la estación de invierno (M de invierno total) al espacio con las condiciones de verano (M de verano total), predijo un área total de ~ 8, 984 449 Km² (~76% del área total) (Fig. 5d).

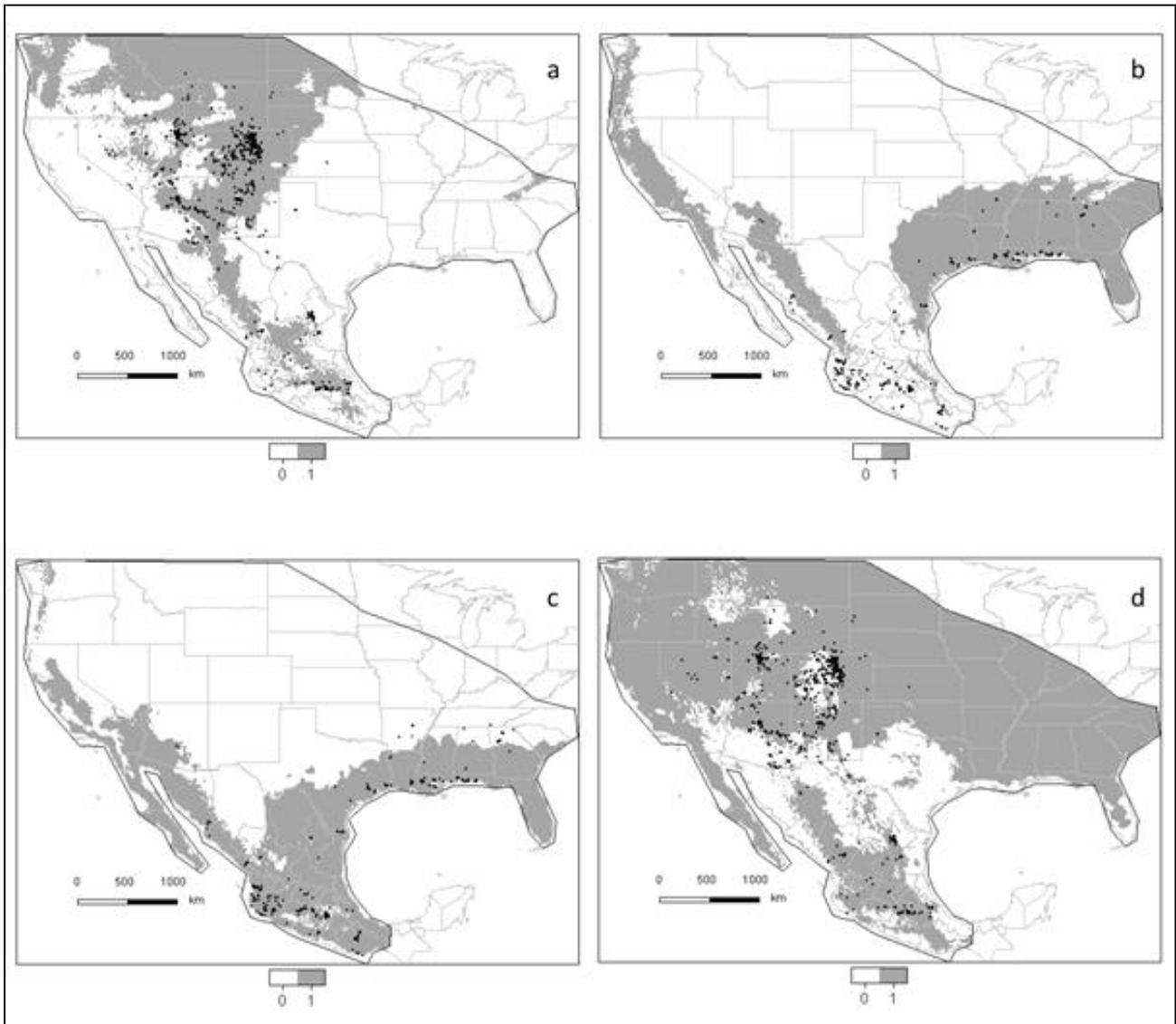


Figura 5. Modelos de nicho (a = verano, c = invierno) y transferencias estacionales (b = proyección de las condiciones de verano a invierno, d = proyección de las condiciones de invierno a verano). Se muestra el área de calibración del modelo, M (contorno gris oscuro), el área predicha (gris) y los registros de *Selasphorus p. platycercus* correspondientes a cada estación (puntos negros).

El análisis del MOP mostró la extrapolación estricta y la similitud de las condiciones entre las áreas calibradas y las áreas derivadas de cada proyección. El MOP de la transferencia de las condiciones ambientales de invierno hacia una M con las condiciones de verano, predijo gran parte de Norteamérica como el área de extrapolación estricta y el noroeste y centro de México como áreas con mayor similitud ambiental (Fig. 6a). Los

resultados de la transferencia de condiciones de verano (estación de reproducción) a una M de invierno, mostraron a la provincia biogeográfica del Sonorense, algunos sitios del norte y del centro este de México, como áreas de extrapolación estricta. Por otro lado, las áreas más similares ambientalmente (cercanas a 1), correspondieron a la Sierra Madre Occidental y Oriental, parte de la provincia del Golfo de México y a Oaxaca (Fig. 6b).

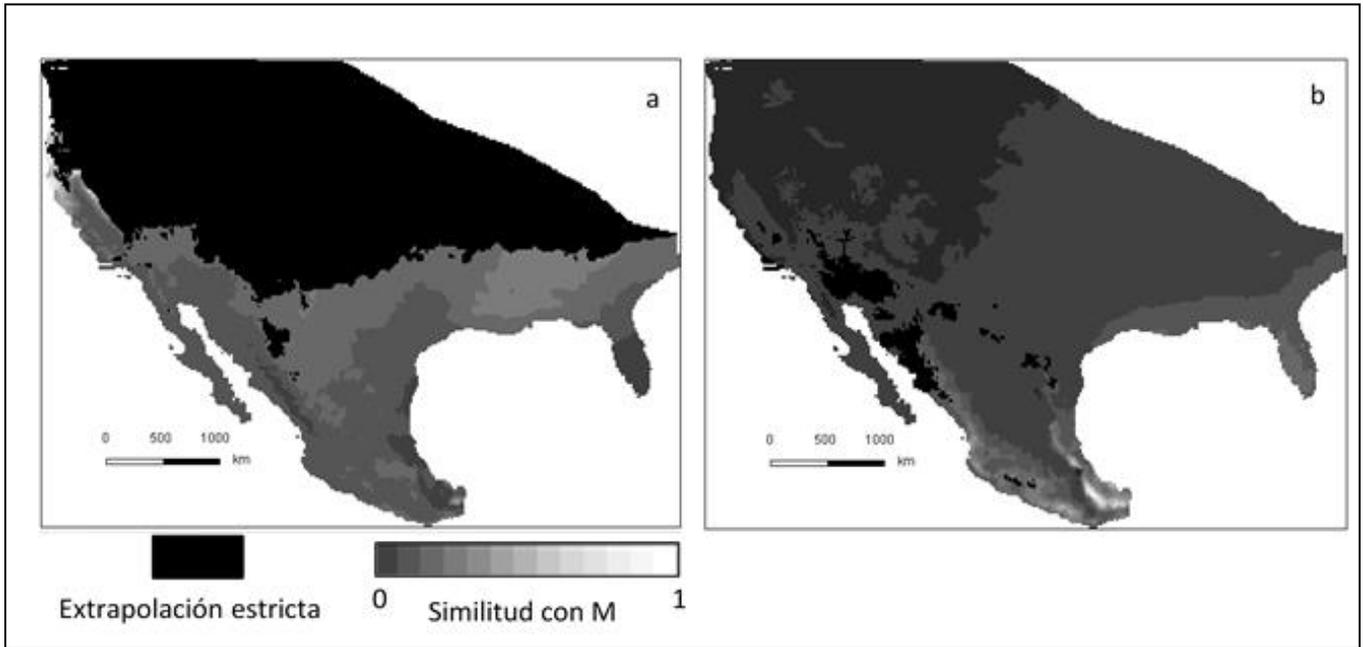


Figura 6. Análisis mediante la prueba MOP. Extrapolación estricta y similitud de las condiciones entre las áreas calibradas y las áreas de proyección. Transferencias de las condiciones de invierno a una M con las condiciones de verano (a) y de las transferencias de las condiciones de verano a una M con las condiciones de invierno (b).

La prueba de similitud de nichos entre estaciones muestra los dos primeros componentes principales del PCA para verano e invierno (Fig. 7). El valor del traslape observado entre estaciones (D) fue de 0.061.

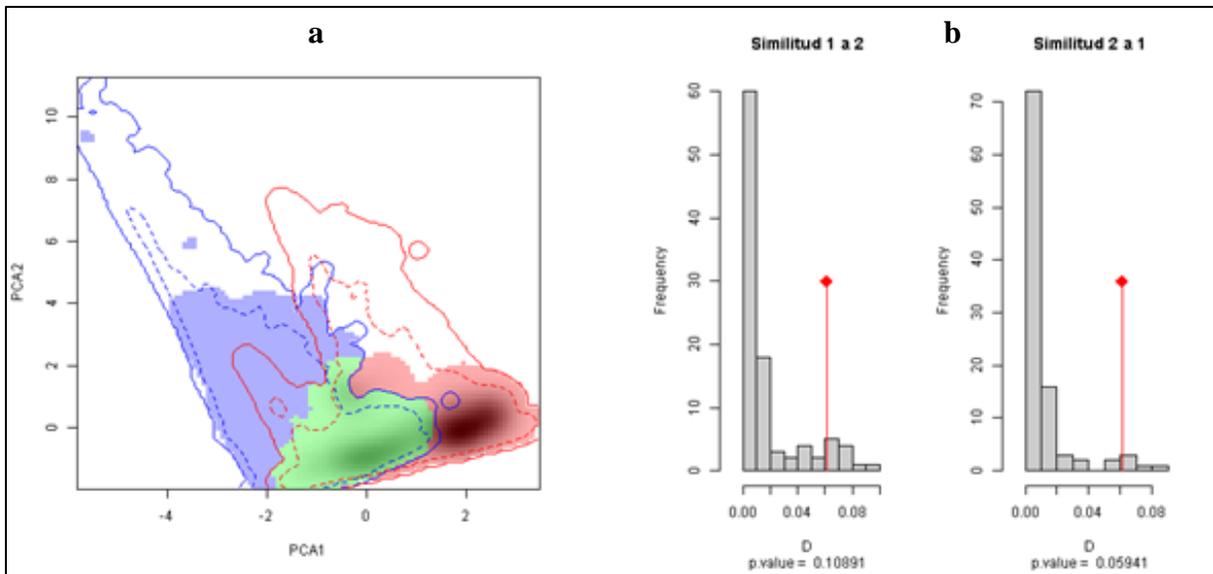


Figura 7. a) Traslape de nichos ambientales (verde) entre las condiciones del nicho de verano (rojo) y las condiciones del nicho de invierno (azul). Las celdas oscuras indican el área del nicho con mayor densidad de presencia. Los contornos sólidos y punteados representan el 100% y el 50% de la disponibilidad del ambiente para cada estación. b) Los histogramas muestran la sobreposición observada entre los dos ambientes (línea roja) y el traslape de nichos simulados (barras grises) en las cuales se realizaron pruebas de similitud de la estación de verano a invierno (similitud 1 a 2) y de la estación de invierno a verano (similitud 2 a 1).

Unidades geográficas (UGOs)

Los modelos y transferencias se realizaron para ocho UGOs que cumplieron con los suficientes números de registros para realizar los modelos de nicho y las validaciones. Dos UGOs fueron omitidas, ya que el número de registros de presencia fue insuficiente para modelar (Ver Anexo I).

Las UGOs de invierno, correspondieron a: el Centro Oeste de México, el Sureste de EUA y Oaxaca. Las condiciones ambientales de cada una de las UGOs de invierno fueron transferidas a la M con condiciones de verano. Las áreas de extrapolación estricta y de similitud ambiental, también fueron identificadas a través del análisis del MOP (Fig. 8). Para la primer UGO de invierno, Centro Oeste de México (Fig. 8a), las condiciones óptimas durante el invierno fueron: Norteamérica, la Sierra Madre Occidental, Oriental y del sur, el Noreste, el Eje Neovolcánico y algunas regiones del sur de México (Fig. 8b). Las áreas de extrapolación estricta correspondieron a la región biogeográfica del Sonorense, el Altiplano Norte Chihuahuense y la región Tamaulipeca. Las regiones más similares

ambientalmente (cerca a 1), correspondieron a la Sierra Madre Oriental y Oaxaca (Fig. 8c).

La segunda UGO de invierno, Sureste de EUA (Fig. 8d), mostró regiones con idoneidad ambiental, durante el verano, correspondientes al Oeste de Estados Unidos y a el Eje Neovolcánico (este) (Fig. 8e). Las áreas de extrapolación estricta del modelo de proyección, abarcó gran área de Norteamérica, con excepción del Oeste de Estados Unidos y el centro de México, donde las condiciones ambientales fueron muy similares (Fig. 8f).

Para la UGO Oaxaca (Fig. 8g), las áreas predicha en el modelo de proyección hacia el verano, correspondieron al Oeste de Estados Unidos, algunas regiones de la Sierra Madre Occidental y del Centro de México (Fig. 8h). Las áreas de extrapolación estricta corresponden al Norte de México y al Sureste de EUA. Las áreas más similares ambientalmente correspondieron a las regiones de la Sierra Madre Oriental y el este del Eje Neovolcánico (Fig. 8i).

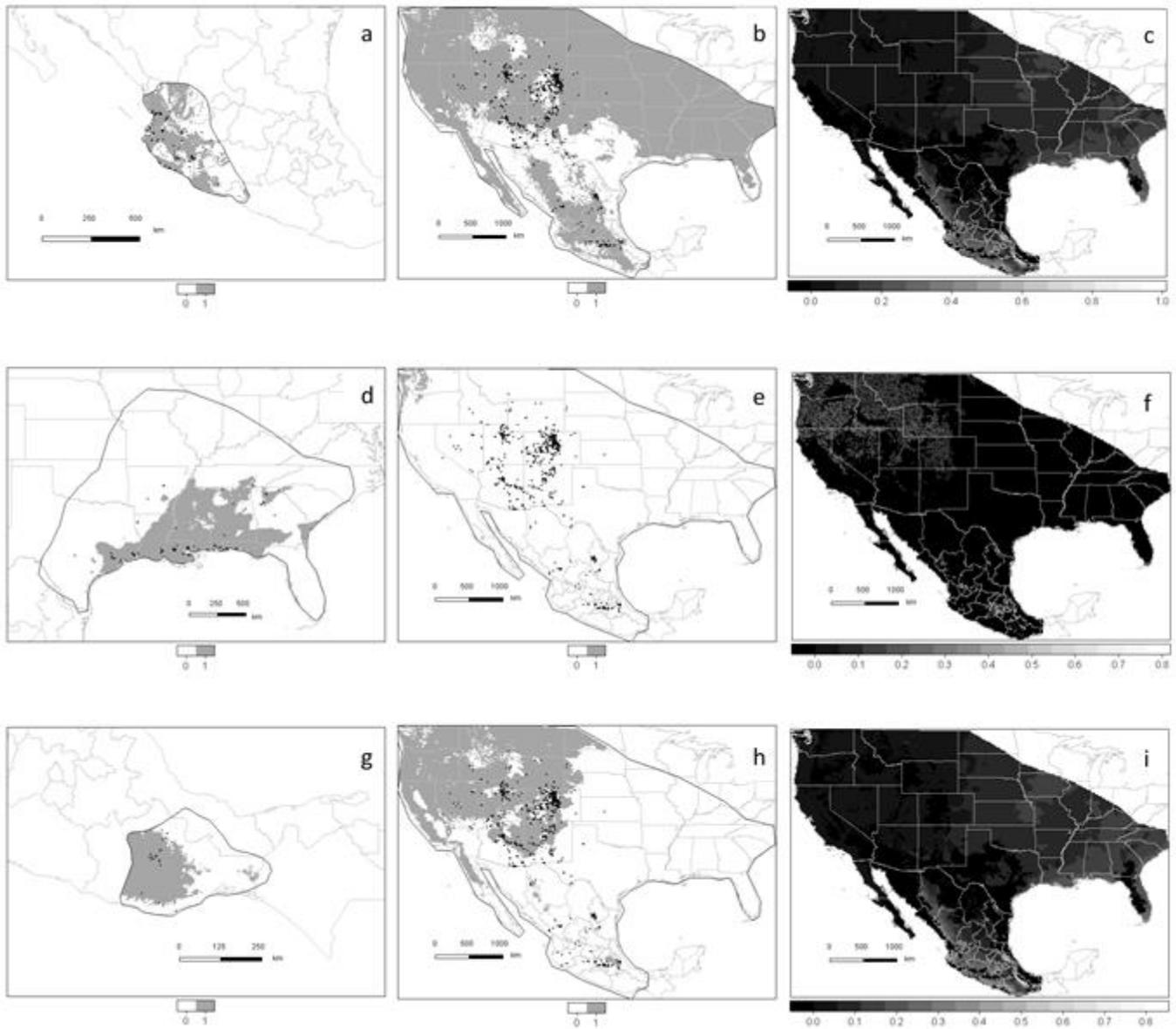


Figura 8. Modelos de nicho de las áreas de calibración (a= UGO Centro Oeste, d= UGO Sureste de EUA y g= UGO Oaxaca), proyecciones de invierno a verano (b= UGO Centro Oeste, e= UGO Sureste de EUA y h= UGO Oaxaca) y análisis MOP de las transferencias de las UGOs (c= UGO Centro Este, f= UGO Sureste de EUA e i= UGO Oaxaca) de invierno a una M de verano total. Los puntos negros representan los registros de presencia.

Las UGOs con condiciones ambientales idóneas durante el verano (y el resto del año), fueron: el Noroeste, el Centro de México y el Eje Neovolcánico (este). Las transferencias de las condiciones de las UGOs de verano se realizaron hacia la M con condiciones de invierno en el sur de México (hasta Oaxaca) (Fig. 9). Las condiciones

idóneas para la UGO Centro de México (Fig. 9a) durante el invierno (en el sur de México), correspondieron a un área reducida del este del Eje Neovolcánico (Fig. 9b). El área de extrapolación estricta abarcó regiones de la M de invierno del sur, con excepción el Sureste de EUA, Oaxaca y parte del Eje Neovolcánico, que mostraron mayor similitud ambiental (Fig. 9c).

Para la UGO Eje Neovolcánico (este) (Fig. 9d), las áreas predichas en el modelo de proyección correspondieron a los límites entre las provincias biogeográficas del Golfo de México y la Sierra Madre Oriental (Fig. 9e). El área de extrapolación estricta abarcó gran extensión de la M de invierno del sur, con excepción de las áreas similares, las cuales correspondieron a el Golfo de México, la Sierra Madre Oriental, y Oaxaca (Fig. 9f).

La última UGO con condiciones idóneas todo el año para el establecimiento de las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus*, UGO Noroeste (Fig. 9g), mantuvo condiciones en el invierno en las provincias biogeográficas del Golfo de México, la Sierra Madre Oriental ,parte del Eje Neovolcánico y Oaxaca (Fig. 9h). La extrapolación estricta del modelo de proyección abarcó gran extensión de la M de invierno del sur. Las áreas similares ambientalmente, detectadas mediante el MOP, correspondieron a las áreas predichas por el modelo de proyección (Fig. 9i).

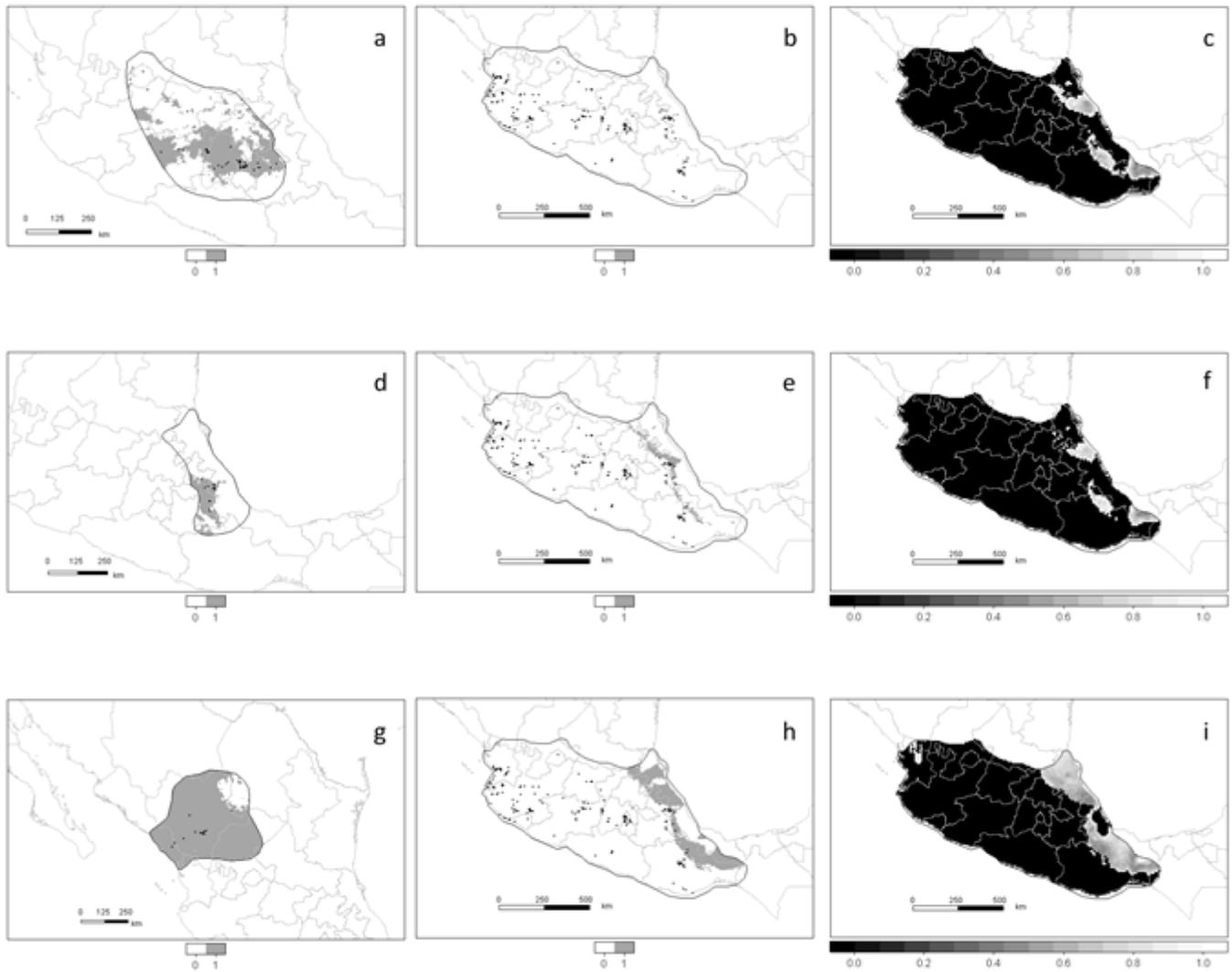


Figura 9. Modelos de nicho en las áreas de calibración de verano (a= UGO Centro de México, d= UGO Este del Eje Neovolcánico y g= UGO Noroeste), proyecciones a M de invierno sur (b= UGO Centro de México, e= UGO Este del Eje Neovolcánico y h= UGO Noroeste) y análisis MOP de la transferencia de las UGOs (c= UGO Centro de México, f= UGO Este del Eje Neovolcánico e i= UGO Noroeste) con condiciones óptimas durante verano (y anuales) a una M de invierno del sur de México. Los puntos negros representan los registros de presencia.

Las UGOs con condiciones ambientales idóneas en el verano, para las poblaciones de corresponden al Noreste de México y el Oeste de Estados Unidos. Las condiciones ambientales de cada UGO de verano fueron transferidas hacia una M con las condiciones de invierno total (Fig. 10). Las condiciones ambientales idóneas durante el invierno, para

las poblaciones provenientes de la UGO Noreste de México (Fig. 10a), correspondieron a la Costa del Golfo, y a algunas regiones de la provincia biogeográfica Sierra Madre Occidental (Fig. 10b). La extrapolación estricta abarcó varias regiones del área de proyección y las condiciones ambientales similares correspondieron a las áreas predichas por el modelo de proyección (Fig. 10c).

La segunda unidad geográfica de verano, UGO Oeste de Estados Unidos (Fig. 10d), tuvo condiciones similares durante el invierno en el Sureste de EUA, en la Sierra Madre Occidental y Oriental. De acuerdo con el MOP, solo en el noroeste de Estados Unidos existieron condiciones de extrapolación estricta (Fig. 10f).

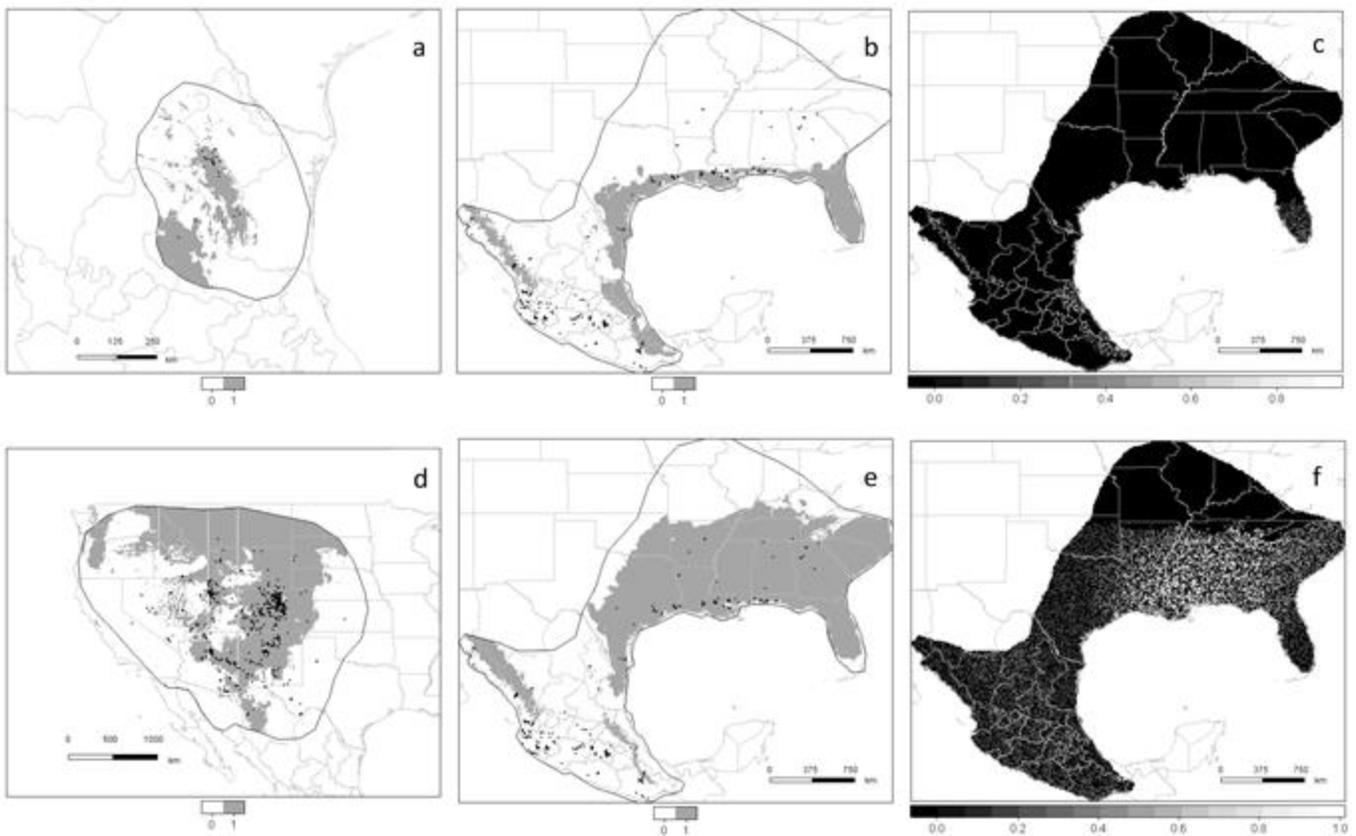


Figura 10. Modelos de nicho en las área de calibración en el verano (a= UGO Noreste y d= UGO Oeste de EUA), proyecciones a la M de invierno (b= UGO Noroeste a M de invierno total y e= UGO Oeste de EUA a M de invierno total) y análisis MOP (c= MOP de la transferencia UGO Noreste y f= MOP de la transferencia UGO Oeste de EUA) de las UGOs con condiciones óptimas durante verano a una M de invierno total. Los puntos negros representan registros de presencia.

La evaluación de los modelos de cada unidad geográfica, mediante la prueba ROC parcial, mostró valores (razones) alejados de lo esperado por el azar (>1) y se estimó el área de distribución predicha para el modelo de calibración y el modelo de proyección de cada unidad geográfica (Tabla 1).

UGO	AUC parcial		Área de distribución predicha (Km ²)		Umbral (bajo el 10 PTP)
	Razón	Des. estándar	Calibración	Proyección	
Centro	1.439	± 0.208	64 793	1 005	0.309
Centro oeste	1.436	± 0.092	90 432	1 415 633	0.518
Costa del Golfo	1.615	± 0.209	625 593	100 766	0.218
Eje Neovolcánico (este)	-	-	15 909	16 740	0.186
Guerrero*	-	-	-	-	-
Noreste	1.392	± 0.247	53 566	665 048	0.093
Noroeste	-	-	196 278	69 541	0.902
Oaxaca	1.576	± 0.102	7 248	3 807 961	0.408
Oeste	1.448	± 0.046	2 804 312	2 254 991	0.476
Sinaloa*	-	-	-	-	-

Tabla 1. Se muestran los valores de la prueba ROC parcial, desviación estándar, área de distribución predicha para las áreas de calibración y proyección y el valor de corte bajo el umbral del 10% (10 percentil training presence), para cada una de las UGOs.*UGOs con número insuficiente de registros para modelar.

A partir de la sobreposición de los registros de presencia, en el área predicha por las proyecciones, para las UGOs de invierno Centro Oeste, Sureste de EUA y Oaxaca, se identificaron condiciones óptimas de verano en cinco UGOs (Ver Anexo II). Se encontró que las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus*, presentes durante la estación de invierno en la UGO Centro Oeste, tuvieron condiciones óptimas para su distribución durante el verano, en la unidad geográfica Oeste de EUA. Las áreas óptimas de distribución en el verano, para las poblaciones presentes en el Sureste de EUA durante el invierno, fueron el Noroeste y Centro de México. Para las poblaciones de la unidad geográfica de invierno correspondiente a Oaxaca, las áreas potenciales para su distribución durante el verano, fueron las UGOs Noreste, Oeste de EUA, Centro y Eje Neovolcánico (este). Para las poblaciones presentes durante el verano y el resto del año que forman UGOs anuales, en el Centro, el Eje Neovolcánico (este) y el Noroeste de México, solo se registró un dato de

presencia de *Selasphorus p. platycercus* dentro del área predicha por el modelo de predicción de invierno del sur; el cual correspondió a la UGO del Centro de México.

Para las poblaciones que forman UGOs de verano en el Noroeste de México y en el Oeste de EUA, se identificaron condiciones óptimas de invierno en siete UGOs (Ver Anexo III). Para las poblaciones presentes en la UGO Noreste, en el verano, las condiciones de invierno óptimas se identificaron en las UGOs de invierno correspondientes al Centro Oeste, Eje Neovolcánico (este), Oaxaca, Sureste de EUA, Noroeste y Sinaloa. Para la UGO Oeste de EUA con poblaciones presentes en verano, se identificaron UGOs con las condiciones de invierno para la distribución de las poblaciones en el Centro oeste, Centro, Eje Neovolcánico (este), Oaxaca, el Sureste de EUA, Noroeste y Sinaloa.

7.4 Traslape y similitud ambiental

Para examinar la medida en que difieren los nichos climáticos ocupados por *S. p. platycercus* en cada estación en relación por lo esperado por el azar (dada la variación del clima de fondo) se realizó la prueba de similitud que implicó 100 iteraciones donde el traslape entre el nicho en una estación se compara con una simulación, un modelo de nicho nulo que se basa en climas disponibles de la otra estación. Entonces, el traslape observado que cae fuera del 95% de los intervalos de confianza de los valores simulados, es considerado más similar o distinto que el azar.

La prueba de traslape y similitud de los nichos ambientales se realizó entre: 1) las UGOs de invierno (Centro Oeste, Sureste de EUA, y Oaxaca) y las UGOs asociadas a la M de verano total (Noreste, Oeste de EUA, Centro, Eje Neovolcánico (este) y Noroeste); 2) Las UGOs de verano (y con presencia de *Selasphorus p. platycercus* el resto del año) (Centro, Eje Neovolcánico (este) y el Noroeste) y las UGOs asociadas a la M de invierno del sur (Centro oeste, Centro y Eje Neovolcánico (este)); por último, se estimó el traslape y similitud entre los ambientes de las UGOs de verano (Noreste, y Oeste de EUA) y las UGOs asociadas a la M de invierno total (Centro oeste, Centro, Eje Neovolcánico (este), Oaxaca y el Sureste de EUA).

Como resultado de cuantificar se involucraron el traslape ambiental entre las tres UGOs de invierno y las cinco UGOs asociadas a la M de verano total, se obtuvieron 15 combinaciones, de las cuales, ocho tuvieron condiciones ambientales similares entre

estaciones con valores de traslape (D) no significativos ($P < 0.05$) (Ver Anexo IV) (Tabla 2). La similitud fue observada entre: el ambiente de invierno del Centro oeste y las unidades geográficas de verano correspondientes al Oeste de EUA ($D = 0.050$) y Eje Neovolcánico (este) ($D = 1$); La UGO de invierno Sureste de EUA con las UGOs de verano Centro ($D = 0.006$), Eje Neovolcánico (este) ($D = 0.109$) y Noroeste ($D = 0.031$); y el ambiente de la UGO de invierno Oaxaca con las UGOs de verano Noreste ($D = 0.014$), Eje Neovolcánico (este) ($D = 0.106$), Noroeste ($D = 0.030$) y Oeste de EUA ($D = 0.172$) (Fig. 11).

A partir del análisis de traslape ambiental de las poblaciones presentes en verano en tres UGOs anuales y las cuatro UGOs asociadas a la M de invierno del sur, se obtuvieron 12 combinaciones, de las cuales, siete tuvieron algún grado de traslape y condiciones ambientales similares entre estaciones, solo para cuatro de estas los valores de traslape fueron no significativos ($P < 0.05$) (Tabla 3), rechazando la hipótesis de que los nichos no son más similares que el azar (Ver Anexo V). El traslape fue observado entre: las poblaciones de verano presentes en la UGO anual Centro y la UGO de invierno Oaxaca; las poblaciones de verano presentes en la UGO Eje Neovolcánico (este) y las UGOs de invierno Centro oeste ($D = 0.059$), Centro ($D = 0.079$), Eje Neovolcánico (este) ($D = 0.114$) y Oaxaca ($D = 0.160$); y la UGO Noroeste con las UGOs de invierno Centro oeste ($D = 0.012$) y Oaxaca ($D = 0.050$) (Fig. 12).

Por último, se analizó el traslape ambiental de las poblaciones presentes en dos UGOs de verano y cinco UGOs asociadas a la M de invierno total, obteniendo 10 combinaciones, de las cuales, seis mostraron traslape, pero sólo en dos de estas los valores de fueron no significativos ($P < 0.05$) (Tabla 4) (Ver Anexo VI). El traslape fue observado entre: las poblaciones de verano presentes en la UGO Noreste y las UGOs de invierno Oaxaca ($D = 0.163$) y Sureste de EUA ($D = 0.007$); las poblaciones de verano presentes en la UGO Oeste de EUA y las UGOs de invierno Centro oeste ($D = 0.026$), Centro ($D = 0.010$), Eje Neovolcánico (este) ($D = 1$) y Oaxaca ($D = 0.093$) (Fig. 13).

1) invierno		2) verano									
		Noreste		Oeste de EUA		Centro		Eje Neovolcánico (este)		Noroeste	
UGO		1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1
Centro Oeste	<i>D</i>	0.017	0.017	0.050	0.050	0.000	0.000	1.000	1.000	0.000	0.000
	<i>P-valor</i>	0.346	0.267	0.168	0.188	1.000	1.000	0.009*	0.009*	1.000	1.000
Sureste de EUA	<i>D</i>	0.000	0.000	0.001	0.001	0.006	0.006	0.109	0.109	0.031	0.031
	<i>P-valor</i>	0.019*	0.009*	0.257	0.277	0.059	0.049*	0.019*	0.009*	0.039*	0.029*
Oaxaca	<i>D</i>	0.014	0.014	0.172	0.172	0.006	0.006	0.106	0.106	0.030	0.030
	<i>P-valor</i>	0.049*	0.108	0.108	0.079	0.613	0.712	0.079	0.039*	0.504	0.045*

Tabla 2. Traslape de nicho y valores de similitud. *D* es el valor del grado del traslape entre los nichos de las UGOs de invierno y las UGOs asociadas a la M de verano total (1-2) y viceversa (2-1) , sobre una escala de 1 y 0, donde los valores altos representan mayor traslape. El valor de *p* es la probabilidad de que el traslape de nicho observado se deba al azar. *Valores por debajo de 0.05 no fueron significativos, por lo cual se rechaza la hipótesis de que los nichos no son más similares que lo esperado por el azar.

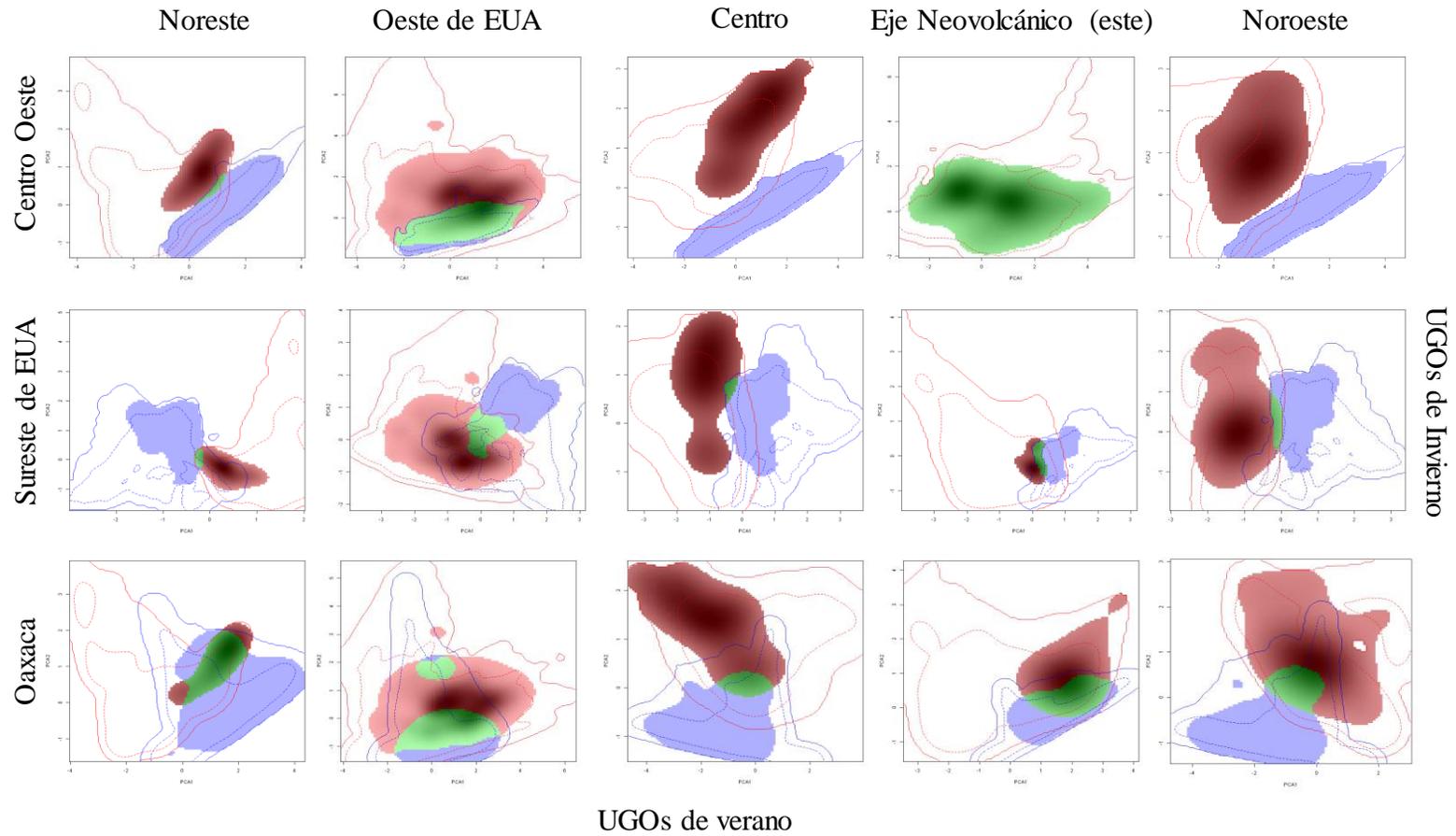


Figura 11. Traslape de nichos ambientales (verde) entre los nichos de las UGOs de invierno (azul) y las UGOs asociadas a la M de verano total (rojo). Las celdas oscuras indican el área del nicho con mayor densidad de presencia. Los contornos sólidos y punteados representan el 100% y el 50% de la disponibilidad del ambiente para cada estación.

UGO (anual)		1) verano		2) invierno					
		Centro oeste		Centro		Eje Neovolcánico (este)		Oaxaca	
		1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1
Centro	<i>D</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.004
	<i>P-valor</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.712	0.712
Eje Neovolcánico (este)	<i>D</i>	0.059	0.059	0.079	0.079	0.114	0.114	0.160	0.160
	<i>P-valor</i>	0.118	0.079	0.019*	0.039*	0.069	0.049*	0.049*	0.049*
Noroeste	<i>D</i>	0.012	0.012	0.000	0.000	0.002	0.002	0.050	0.050
	<i>P-valor</i>	0.445	0.514	1.000	1.000	0.594	0.603	0.445	0.544

Tabla 3. Traslape de nicho y valores de similitud. *D* es el valor del grado del traslape entre los nichos de las UGOs de verano y las UGOs asociadas a la M de invierno (1-2) y viceversa (2-1) , sobre una escala de 1 y 0, donde los valores altos representan valores altos de traslape. El valor de *p* es la probabilidad de que el traslape de nicho observado se deba al azar. *Valores por debajo de 0.05 no fueron significativos, por lo cual se rechaza la hipótesis de que los nichos no son más similares que lo esperado por el azar.

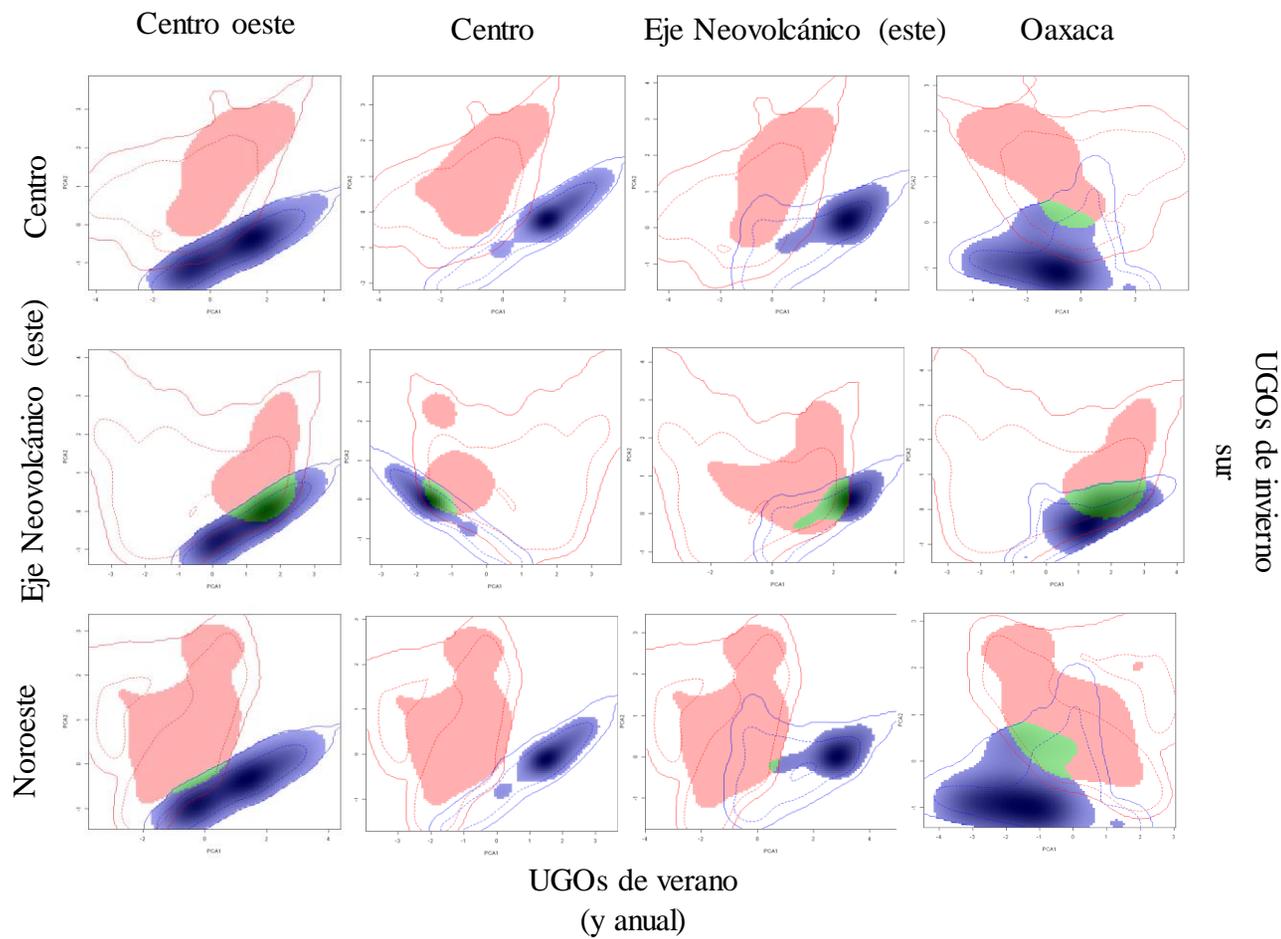


Figura 12. Traslape de nichos ambientales (verde) entre los nichos de las UGOs de verano (rojo) y las UGOs asociadas a la M de invierno del sur (azul). Las celdas oscuras indican el área del nicho con mayor densidad de presencia. Los contornos sólidos y punteados representan el 100% y el 50% de la disponibilidad del ambiente para cada estación.

1) verano		2) invierno									
		Centro oeste		Centro		Eje Neovolcánico (este)		Oaxaca		Sureste de EUA	
UGO		1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1	1-2	2-1
Noreste	<i>D</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.002	0.163	0.163	0.007	0.007
	<i>P-valor</i>	0.425	0.475	1.000	1.000	0.346	0.405	0.039*	0.049*	0.019*	0.029*
Oeste de EUA	<i>D</i>	0.026	0.026	0.010	0.010	1.000	1.000	0.093	0.093	0.000	0.000
	<i>P-valor</i>	0.207	0.297	0.405	0.455	0.000*	0.000*	0.198	0.217	0.336	0.435

Tabla 4. Traslape de nicho y valores de similitud. *D* es el valor del grado del traslape entre los nichos de las UGOs de verano y las UGOs asociadas a la M de invierno total (1-2) y viceversa (2-1), sobre una escala de 1 y 0, donde los valores altos representan valores altos de traslape. El valor de *p* es la probabilidad de que el traslape de nicho observado se deba al azar. *Valores por debajo de 0.05 no fueron significativos, por lo cual se rechaza la hipótesis de que los nichos no son más similares que lo esperado por el azar.

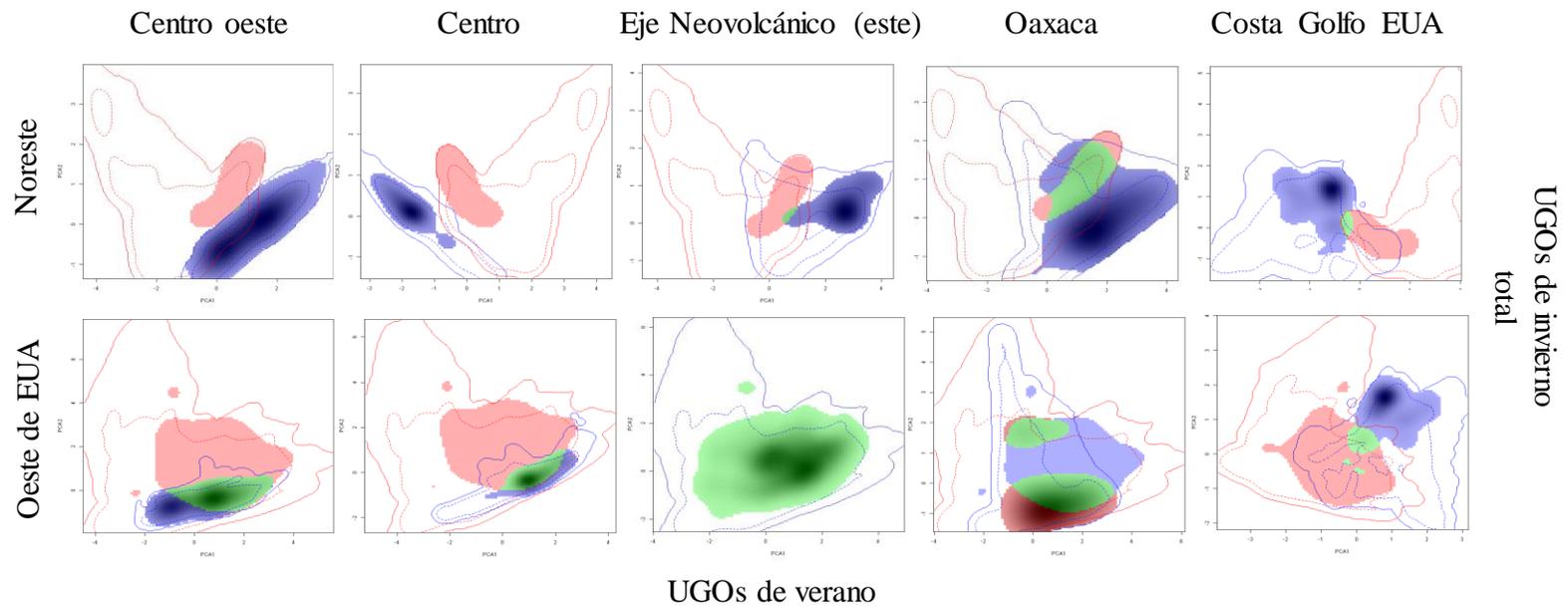


Figura 13. Traslape de nichos ambientales (verde) entre los nichos de las UGOs de verano (rojo) y las UGOs asociadas a la M de invierno total (azul). Las celdas oscuras indican el área del nicho con mayor densidad de presencia. Los contornos sólidos y punteados representan el 100% y el 50% de la disponibilidad del ambiente para cada estación.

8. DISCUSIÓN

Los patrones de las distribuciones de las especies son descritos, por lo general, a partir de rasgos geográficos y políticos (*e.g.* divisiones estatales); minimizando los procesos encargados de moldear dichos patrones a una idea combinada que incluye la integración de procesos históricos y ecológicos, como lo son análisis finos; o en general, el efecto de la escala que permitan distinguirlos (Peterson 2001, Peterson y cols. 2002). A partir del desarrollo de algoritmos computacionales enfocados al análisis macroclimático de la distribución de especies, la tarea ha sido cada vez más fácil para la distinción entre los procesos antes descritos. En particular, el análisis de los movimientos migratorios de diversas especies de aves se ha esclarecido gracias a las técnicas de modelamiento de nicho (*e.g.* Nakazawa y cols. 2004, Pérez-Moreno y cols. 2016, Gómez y cols. 2016).

Patrones puntuales de presencia

Como una primera aproximación, el análisis de los patrones longitudinales y latitudinales del área de distribución completa de *Selasphorus p. platycercus*, facilitó la delimitación de poblaciones geográficas, a su vez, esto permitió clasificar a las poblaciones estacionalmente y con ello, la delimitación de las unidades de modelado necesarias para el análisis de su nicho geográfico y ambiental. Además, el patrón general longitudinal encontrado, sugiere que en el oeste, las poblaciones se establecen durante el invierno; en el centro, están presentes durante todo el año; y en el este, las poblaciones se establecen principalmente en la estación de reproducción. Por otra parte, los patrones sugieren que en latitudes norteñas, las poblaciones se establecen durante el verano; en latitudes medias, correspondientes al centro de México, se establecen durante todo el año; y en latitudes del sur, en el invierno. Estos primeros resultados demuestran que los movimientos en las poblaciones de aves migratorias son influenciados por las variaciones geográficas a lo largo de su distribución. Algunos trabajos han tratado de explicar el papel de las variaciones geográficas en las especies, encontrando que efectivamente, los movimientos en aves migratorias son influenciados por estas; y que además pueden afectar de manera importante la variación en parámetros reproductivos, de los cuales depende la adecuación de las poblaciones (*e.g.* Bell 1996, Méro y cols. 2015).

Modelado de nicho y similitud estacional total de verano e invierno

La distribución de las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus*, tanto en la estación de verano (reproductiva) como en la estación de invierno, muestra que las poblaciones de distintas áreas geográficas se establecen de manera ecológicamente diferencial; por ejemplo, en algunos casos en zonas de mayor altitud (e.g. las poblaciones del Oeste de EUA y de varias regiones de México se asocian a regiones montañosas durante la temporada reproductiva), mientras que en otros se distribuyen en tierras bajas de las costas (e.g. las poblaciones migratorias de cortas y largas distancias se asocian a latitudes bajas durante el invierno) Una conducta similar se ha observado en otras especies migratorias de colibríes como *Selasphorus rufus*, *Selasphorus sasin* y *Stellula caliope* (Phillips 1975, Calder 1993, Calder y Calder 1994); aunque las similitudes con dichas especies posiblemente se deban a que su relación filogenética es cercana (Licona-Vera y cols. Ornelas 2014).

En la estación reproductiva, la extensión de área predicha con condiciones climáticas adecuadas es mayor con respecto al área de invierno (515 821 pixeles, ~7% más área), ocasionando diferencias entre las variaciones de los nichos estacionales. Estas diferencias en la extensión y en las variaciones entre las áreas de reproducción con respecto a las áreas de invierno, podrían deberse a que, durante la reproducción, las especies requieren altas cantidades de recurso para satisfacer las necesidades energéticas y de alimentación para las crías, permitiendo su rápido crecimiento y así disminuir el riesgo por depredación. De este modo, ocupar dos áreas durante el ciclo migratorio confiere ventajas evolutivas a las poblaciones (Lincoln y cols. 1998). Un caso particular de estas ventajas ha sido demostrado en varias especies de colibríes, donde se encontró que la migración ayuda a incrementar el tamaño del nicho (Battey 2015).

A pesar de las diferencias entre los nichos de verano e invierno a escala macroclimática, el espacio ambiental entre los nichos tiende a traslaparse. Estadísticamente no son más similares que lo esperado por el azar; sin embargo, si se considera la historia evolutiva de las poblaciones migratorias y residentes, se podría asumir que el traslape se

debe a la reciente divergencia evolutiva entre poblaciones (Malpica y cols. Ornelas 2012). Siendo las poblaciones migratorias las que conservan condiciones similares entre estaciones. Es importante considerar que en los modelos a una escala amplia, se incluyen presencias tanto de poblaciones migratorias como de residentes, pudiendo generar ruido en el modelo de similitud. Por ello, se realizó además el análisis a escala regional, por unidad geográfica.

UGOs: Transferencias, cuantificación de traslape y prueba de similitud ambiental

Las transferencias para cada una de las UGOs sugieren que los complejos movimientos de las poblaciones migratorias de largas y cortas distancias, responden a las condiciones geográficas y ambientales entre estaciones, durante el ciclo migratorio. Las condiciones climáticas como factor para diferenciar poblaciones de aves, han sido utilizadas también para diferenciar grupos geográficos entre complejos de subespecies (Ruíz-Sánchez y cols. 2015) mostrando un aceptable valor predictivo.

A escala regional fue posible identificar: el tipo de población (migratoria o residente); las áreas de verano e invierno ambientalmente óptimas para su distribución; y el tipo de conducta de las poblaciones migratorias. Por ejemplo, los resultados sugieren la existencia de tres tipos de poblaciones: migratorias latitudinales, migratorias de verano (de corta distancia); y las residentes. De acuerdo con los análisis de traslape y similitud de ambientes, las poblaciones migratorias latitudinales presentes durante el verano en la UGO Oeste de EUA, conservan condiciones ambientales similares durante el invierno con el Eje Neovolcánico (este), el Centro, Oaxaca y el Sureste de EUA. Esto coincide parcialmente con lo reportado por Schuchmann (1999), Koufman (2005) y Vuilleumier (2011). Sin embargo, en este trabajo se integró a la UGO Sureste de EUA en la descripción, la cual es un área que no había sido descrita antes.

Por otro lado, fueron identificadas las poblaciones migratorias de distancias cortas que solo están durante el verano las cuales se establecen en el verano en el Eje Neovolcánico (este) y en el Noroeste, y a la llegada del invierno las condiciones similares se asocian a las UGOs del Centro oeste y Oaxaca. A pesar de no ser significativo, se observó traslape ambiental con Oaxaca. Este resultado probablemente se deba a que el

número de registros entre unidades geográficas son desiguales, siendo menor para Oaxaca. Por último, las poblaciones presentes en el Centro durante el verano, no tienen sitios con condiciones similares durante el invierno. Estas poblaciones podrían ser consideradas como residentes, al igual que las poblaciones presentes en Eje Neovolcánico (este).

Es importante señalar que el eje Neovolcánico (este), de acuerdo con Malpica y Ornelas (2012), fue el sitio donde a partir de poblaciones sedentarias divergieron las poblaciones migratorias durante el último interglaciar. Lo cual la hace una región importante para el entendimiento del origen y evolución de los movimientos en las poblaciones. Con el análisis de similitud de las áreas idóneas ambientalmente entre las estaciones de verano e invierno, se sugiere que el Eje Neovolcánico (este) es un sitio clave para el establecimiento de poblaciones visitantes de verano, residentes y poblaciones migratorias de largas distancias, formando una población mixta.

Otro caso particular, es el de las poblaciones del Noreste presentes ahí durante el verano, no tienen sitios idóneos en el invierno en ninguna de las unidades geográficas que conforman la M de invierno sur. Sin embargo, en el análisis de similitud entre las UGOs de invierno del Centro y la UGO de verano Noroeste, sí hubo similitud ambiental entre estaciones. Esta similitud encontrada probablemente se deba a que el Sureste de Estados Unidos sea una región con poblaciones reproductoras provenientes del Oeste de Estados Unidos y poblaciones provenientes del Noroeste de México.

9. CONCLUSIÓN

La distribución de las poblaciones de *Selasphorus p. platycercus* presentan distintos patrones estacionales asociados con la longitud y la latitud. Los análisis del nicho geográfico y climático estacional, a lo largo de toda el área de distribución, sugieren que a una macroescala, las características de los nichos de las poblaciones migratorias de largas distancias, entre la estación de reproducción y de invierno mostraron tendencias hacia la conservación. Con relación a los análisis regionales de las distintas poblaciones, se concluye que: 1) existen tres tipos de conducta en sus movimientos durante el ciclo anual: 1) residentes, 2) migratorias de largas distancias y 3) migratorias de verano de cortas

distancias. Las distintas conductas en los movimientos estacionales de las poblaciones pueden ser explicadas por las variaciones climáticas. En general, las técnicas de modelado de nicho, como las transferencias y pruebas de traslape y similitud, en conjunto con la escala geográfica apropiada, son una herramienta que permite identificar los patrones y las áreas en las que se distribuyen las poblaciones de aves migratorias.

10. PERSPECTIVAS

Este trabajo contribuirá al entendimiento del papel de las condiciones ambientales en la distribución estacional de las poblaciones migratorias de largas distancias y residentes. Así como también la metodología empleada podría ser útil para distinguir poblaciones con distintas conductas en sus movimientos estacionales. Si se considera que las poblaciones de colibríes, y de varias especies migratorias, se enfrentan a la modificación constante del hábitat, este trabajo adquiere mayor importancia. En este contexto, estos análisis pueden ser aplicados a otras especies de colibríes para poder clasificar sus conductas migratorias y en combinación con información genética, por ejemplo, proponer un modelo que permita explicar los procesos de divergencia evolutiva. Por último mediante estos resultados se pueden tomar decisiones en programas de conservación de áreas prioritarias donde se encuentren las condiciones climáticas óptimas para la adecuación de las especies.

11. LITERATURA CITADA

- Arizmendi, M. C. y H. Berlanga. (2014). *Colibríes de México y Norteamérica*. CONABIO. México. 160 pp.
- Baltosser, W. H., y Russell, S. M. (2000). Black-chinned Hummingbird (*Archilochus alexandri*). *The birds of North America*, (495), 32.
- Baltosser, W. H., y P. E. Scott. (1996). *Costa's Hummingbird (Calypte costae)*. Pages 1–32 in A. Poole and F. Gill, editors. *The birds of North America*, No. 251. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, and American Ornithologist's Union, Washington, D.C., USA.
- Barve N (2008) Tool for Partial-ROC. Version 1. Lawrence, KS: *Biodiversity Institute*.

- Battey, C. J. (2015). Migration Increases Niche Breadth in North American Hummingbirds. *Electronic Journal of Applied Volume 7: 2015 Multivariate Statistics*, 8, 1-10.
- Bell, C.P. (1996). The relationship between geographic variation in clutch size and migration pattern in the yellow wagtail. *Bird Study* 43: 333–341.
- BirdLife International. 2016. *Selasphorus platycercus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22688293A93190741. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22688293A93190741.en>.
- Bröennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., y Graham, C. H. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497.
- Buzato, S., M. Sazima, & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- Calder, W. A. (1987). Southbound through Colorado: migration of rufous hummingbirds. *Natl. Geogr. Res.*, 3(1), 40-51.
- Calder, W. A. (1993). Rufous hummingbird (*Selasphorus rufus*). Pages 1–20 in A. Poole and F. Gill, editors. *The birds of North America*. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Calder, W. A. (2004). Rufous and broad-tailed hummingbirds Pollination, migration, and population biology. *Conserving migratory pollinators and nectar corridors in western North America*. University of Arizona Press and the Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona, USA, 59-79.
- Calder, W.A. y Calder, L.L. (1994). Calliope hummingbird (*Stellula calliope*). In: *The Birds of North America, No. 135*, eds. Poole, A. y Gill, F. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, DC: The American Ornithologists' Union.
- Chesser, R. T., y Levey, D. J. (1998). Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: diet, habitat, and migration revisited. *The American Naturalist*, 152, 311-319.
- Dingle, H., y Drake, V. A. (2007). What is migration? *Bioscience*, 57(2), 113-121.

- Elith, J., Graham C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., y Loiselle, A. B. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Gómez, C., Tenorio, E. A., Montoya, P., y Cadena, C. D. (2016). Niche-tracking migrants and niche-switching residents: evolution of climatic niches in New World warblers (Parulidae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 283: 20152458.
- Hagan, J.M., III, y D.W. Johnston, Eds. (1995). *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hedenström, A. (2008). Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363, 287-299.
- Hijmans R. J. (2016). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks, 22, 415-427.
- Jahn AE, Levey DJ, Smith KG. (2004). Reflections across hemispheres: A system-wide approach to New World bird migration. *The Auk* 121: 1005–1013.
- Johnsgard, P. A. 1997. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., EUA.
- Kaufman, K. (2005). *Kaufman field guide to birds of North America*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Laube, I., Graham, C. H., y Böhning-Gaese, K. (2015). Niche availability in space and time: migration in *Sylvia* warblers. *Journal of Biogeography*, 42(10), 1896-1906.
- Lara, C. (2006). Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23–29.
- Licona-Vera, Y., y Ornelas, J. F. (2014). Genetic, ecological and morphological divergence between populations of the endangered Mexican Sheartail Hummingbird (*Doricha eliza*). *PloS one*, 9(7), e101870.

- Lincoln, C., Fredrick, C., Peterson, S. R., y Zimmerman, J. L. (1998). Migration of birds. Washington, DC: United States Fish and Wildlife Society.
- Malpica, A., y Ornelas, J. F. (2014). Postglacial northward expansion and genetic differentiation between migratory and sedentary populations of the broad-tailed hummingbird (*Selasphorus platycercus*). *Molecular Ecology*, 23, 435-452.
- Méró, T. O., Žuljević, A., y Lengyel, S. (2015). Latitudinal, longitudinal and weather-related variation in breeding parameters of Great Reed Warblers in Europe: A meta-analysis. *Bird Study*, 62(3), 411-416.
- Nakazawa, Y., Peterson, A. T., Martínez-Meyer, E., y Navarro-Sigienza, A. G. (2004). Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *The Auk*, 121, 610-618.
- Navarro, A. G., y H. Benítez. 1995. El dominio del aire. Colección "La Ciencia Para Todos", Fondo de Cultura Económica, México, D. F., México
- Newton, I. (2010). *The migration ecology of birds*. Academic press. London, UK.
- Ortiz-Pulido, R. y Vargas-Licona, G. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 19: 473-484.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., y Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10-18.
- Pérez-Moreno, H., Martínez-Meyer, E., Soberón, J., y Rojas-Soto, O. (2016). Climatic patterns in the establishment of wintering areas by North American migratory birds. *Ecology and Evolution*, 6(7), 2022-2033.
- Peterson, A. T. (2001). Predicting Species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, 103(3), 599-605.
- Peterson, A. T., (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)* (No. 49). Princeton University Press.
- Peterson AT, Papes M., Soberón J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213: 63-72.

- Peterson, A. T., Ball, L. G., y Cohoon, K. P. (2002). Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis*, 144(1).
- Phillips, A. R. (1975). The migrations of Allen's and other hummingbirds. *The Condor*, 77(2), 196-205.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190, 231-259.
- Phillips, S. J., Dudík, M., y Schapire, R. E. (2017). Maxent software for modeling species niches and distributions Version 3.4. 0.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rappole, J. H. (1995). The ecology of migrant birds: A Neotropical perspective. *Smithsonian Institution Press*, Washington DC.
- Ruiz-Sánchez, A., K. Renton, R. Landgrave-Ramírez, E. F. Mora-Aguilar, and O. Rojas-Soto. (2015). Ecological niche variation in the Wilson's warbler (*Cardellina pusilla*) complex. *J. Avian Biol.* 46:516–527.
- Schondube, J. E., y Del Rio, C. M. (2004). Sugar and protein digestion in flowerpiercers and hummingbirds: a comparative test of adaptive convergence. *Journal of Comparative Physiology B*, 174(3), 263-273.
- Schöener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3), 408-418.
- Schuchmann, K. L. (1999). Family Trochilidae (Hummingbirds). *Handbook of the birds of the world*, 5, 468-680.
- Sekercioglu, C. H., Daily, G. C. y Ehrlich, P. R. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 101:18042-18047.
- Soberón J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Let.* 10:1115-23.
- Soberón, J. M. and Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiv. Inform.* 2: 1–10.
- Somveille, M., Rodrigues, A. S., y Manica, A. (2015). Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 664-674.

- Stiles, F. G. (1972). Age and sex determination in Rufous and Allen hummingbirds. *The Condor*, 74(1), 25-32.
- Vuillaumier, F. (2011). *Birds of North America. Eastern region*. American Museum of Natural History. New York.
- Warren, D. L., Glor, R. E., y Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Webster, M. S., Marra, P. P., Haig, S. M., Bensch, S., y Holmes, R. T. (2002). Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology y Evolution*, 17, 76-83.
- Winger, B. M., Barker, F. K., y Ree, R. H. (2014). Temperate origins of long-distance seasonal migration in New World songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 12115-12120.
- Wethington, S. M., y Russell, S. M. (2003). The seasonal distribution and abundance of hummingbirds in oak woodland and riparian communities in southeastern Arizona. *The Condor*, 105(3), 484-495.
- Zink, R. M. (2002). Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology*, 33, 433-436.

12. ANEXOS

Anexo I. Unidades geográficas por tipo de región, número de registros totales y estacionales, utilizados para calibrar y validar modelos. *UGOs con número de registros insuficientes para modelar (<20).

UGO	País	Tipo de región	Registros de verano		Registros de invierno		Registros totales
			Calibración	Validación	Calibración	Validación	
Centro	MEX	Anual	59	24	-	-	83
Centro oeste	MEX	Invierno	-	-	76	32	108
Costa del Golfo	EUA	Invierno	-	-	113	48	161
Eje Neovolcánico (este)	MEX	Anual	10	3	-	-	13
Guerrero*	MEX	Invierno	*	*	*	*	7
Noreste	MEX	Verano	29	12	-	-	41
Noroeste	MEX	Anual	11	4	-	-	15
Oaxaca	MEX	Invierno	-	-	17	6	23
Oeste	EUA	Verano	591	253	-	-	844
Sinaloa*	MEX	Invierno	*	*	*	*	8

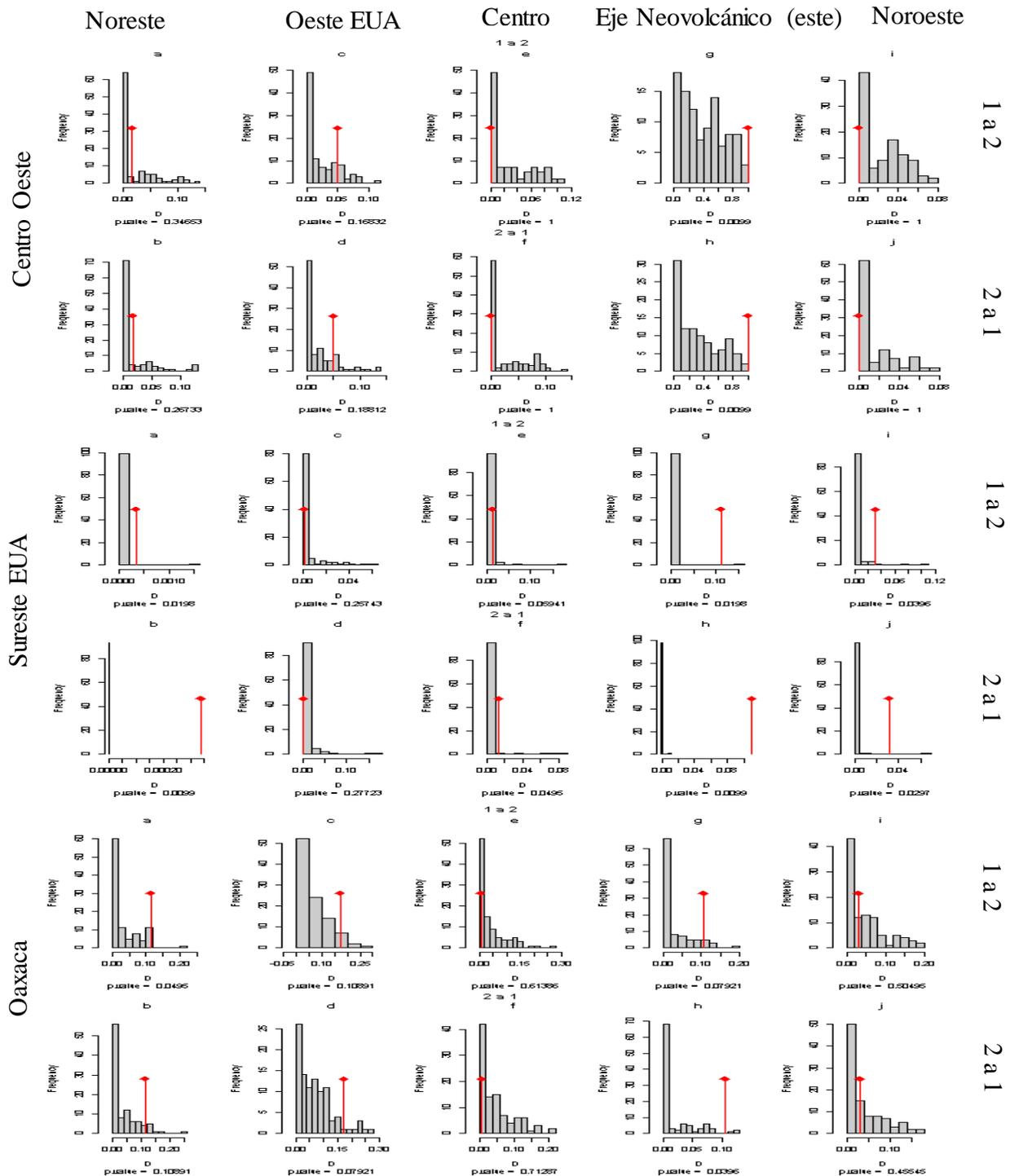
Anexo II. Porcentaje y número de registros predichos por el modelo de proyección para cada UGO de invierno a la M con las condiciones de verano. – No hubo predicción de registros.

UGO invierno	Registros de verano predichos para cada UGO de la M de verano									
	Noreste		Oeste de EUA		Centro		Eje Neovolcánico (este)		Noroeste	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
Centro oeste	-	-	50	6%	-	-	-	-	-	-
Sureste de EUA	-	-	-	-	2	2%	-	-	3	7%
Oaxaca	27	66%	667	79%	24	29%	6	46%	-	-

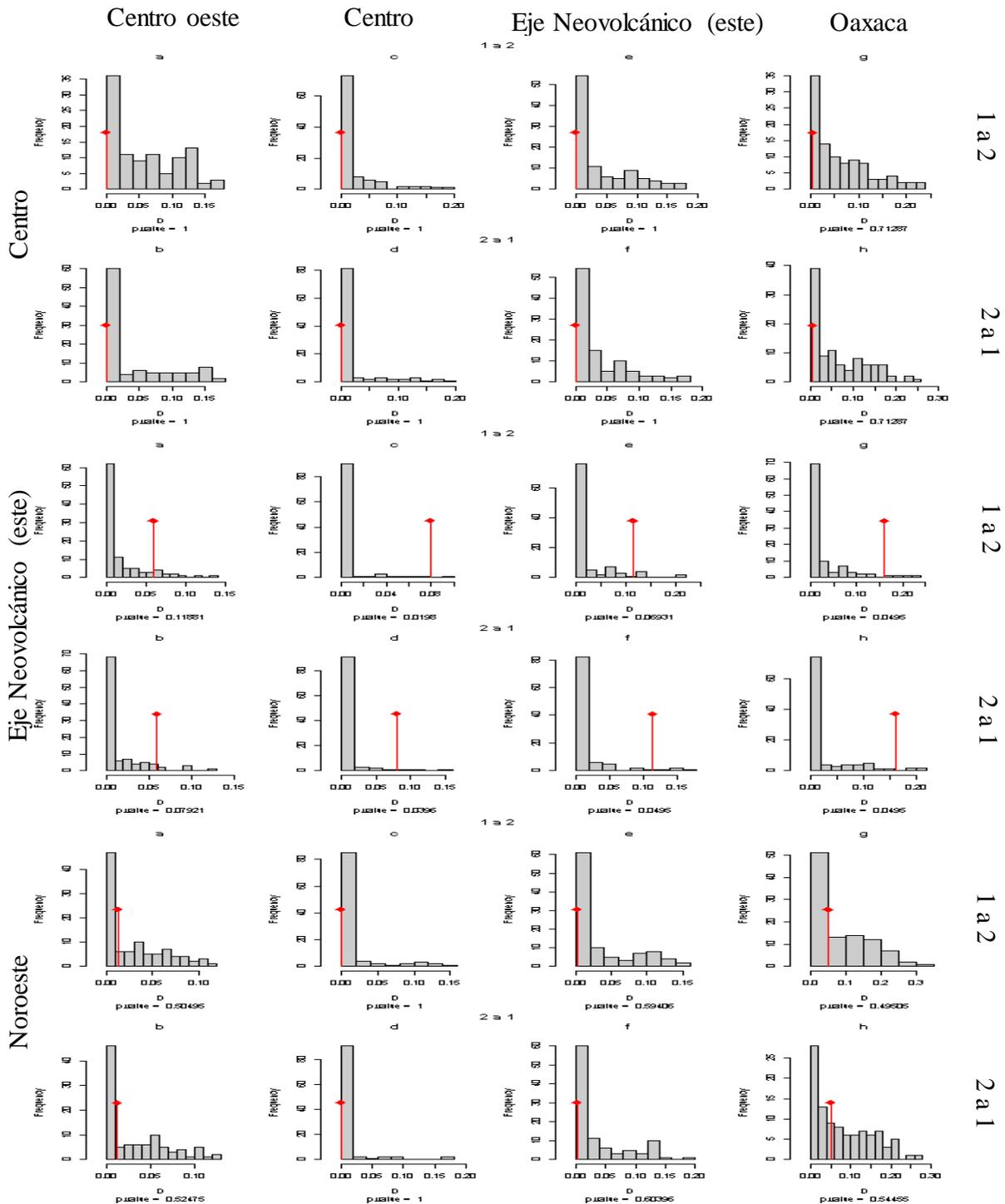
Anexo III. Porcentaje y número de registros predichos por el modelo de proyección para cada UGO de invierno a la M con las condiciones de verano. – No hubo predicción de registros.

UGO verano	Registros de invierno predichos para cada UGO de la M de invierno													
	Centro oeste		Centro		Eje Neovolcánico (este)		Oaxaca		Sureste de EUA		Noroeste		Sinaloa	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
Noreste	7	6%	-	-	5	16%	3	13%	106	66%	16	89%	2	40%
Oeste de EUA	8	7%	11	12%	8	26%	2	9%	160	99%	12	67%	2	40%

Anexo IV. Los histogramas muestran la sobreposición observada entre los dos rangos (línea roja) y el traslape de nichos simulados (barras grises) en las cuales se realizaron pruebas de similitud entre las condiciones ambientales de las UGOs en la estación de invierno y las UGOs de verano (similitud 1 a 2) y viceversa, de la estación de verano a invierno (similitud 2 a 1).



Anexo V. Los histogramas muestran la sobreposición observada entre los dos rangos (línea roja) y el traslape de nichos simulados (barras grises) en las cuales se realizaron pruebas de similitud entre las condiciones ambientales de las UGOs en la estación de verano y las UGOs de invierno del sur (similitud 1 a 2) y viceversa, de la estación de invierno a verano (similitud 2 a 1).



Anexo VI. Los histogramas muestran la sobreposición observada entre los dos rangos (línea roja) y el traslape de nichos simulados (barras grises) en las cuales se realizaron pruebas de similitud entre las condiciones ambientales de las UGOs en la estación de verano y las UGOs de invierno del sur (similitud 1 a 2) y viceversa, de la estación de invierno a verano (similitud 2 a 1).

