

El Colegio de la Frontera Sur

Estado de conservación de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves:
Troglodytidae): distribución y relación de su diversidad genética
con la fragmentación del hábitat

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de Doctora en Ciencias en Ecología y
Desarrollo Sustentable con orientación en Conservación de la Biodiversidad

Por

Anay Serrano Rodríguez

2018

A mi familia, la de cinco puntas, porque juntos
formamos la estrella que me guía en la vida.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Griselda Escalona Segura, mi tutora, por aceptarme como estudiante y por su apoyo para la realización de este doctorado. A ella y al comité tutorial, Dra. Lorena Ruiz Montoya, Dra. Salima Christine Machkour M' Rabet y Dr. Eduardo Eugenio Íñigo Elías por acompañarme en toda la trayectoria y contribuir al desarrollo de estos estudios. A Eduardo también por su amistad de más de 10 años y su confianza, por su apoyo académico constante y económico inicial. A los sinodales Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez, Dr. Rafael Reyna Hurtado y Dr. Alexis H. Plasencia Vázquez por aceptar participar como jurado y sus valiosos comentarios que fueron importantes para mejorar este trabajo. A Barbara MacKinnon, Alexander Dzib y demás ornitólogos y observadores por su ayuda incondicional y por proporcionarnos información valiosa. A los que apoyaron durante el trabajo de campo, Guillermo E. Castillo Vela y José A. España España, Alexis Plasencia y al personal de las ANP que nos recibieron. Al Laboratorio de Genética del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) de la Universidad Autónoma de México (UNAM), campus Morelia y su maravilloso equipo, en especial al Dr. Antonio González Rodríguez por recibirme en primera instancia y el apoyo incondicional y a Goretty Mendoza por su ayuda con las últimas placas. Al equipo de posgrado de Ecosur y a todos los profesores que ayudaron en mi formación.

A ECOSUR y CONACYT por el apoyo económico brindado a través de la beca de doctorado (CVU/Becario: 594692/308491). A The Rufford Foundation por el presupuesto otorgado para este proyecto. Al Laboratorio de Ornitología de Cornell por el apoyo "seed grants" para impulsar esta investigación en sus inicios. A Idea Wild y Birder Exchange por los equipos donados.

A mis padres por ser mi mayor escuela y mi mejor soporte. A mis hermanas, mis almas gemelas en todo sentido, porque son mi impulso y ejemplo, aunque suene cursi, lo son! A la familia cubana de Campeche porque han hecho agradable la vida en estos años y siempre pude contar con ustedes (Ale, Sule, Elvis, Wilma, Albe y su tropa, Alfre, Fran, Jose y Neyda y los demás). A los amigos que han formado parte de este batallón de apoyo, José y Lorena, Willy, Male, entre otros.

A las personas que de alguna forma u otra han sido parte de esto, y que por razones ajenas a mi voluntad han sido víctimas de mi mala memoria.

Y por último a las Matracas que cooperaron con su sangre, porque sin ellas no hubiera sido posible. Por ellas y para ellas va este trabajo, espero que me perdonen la tortura y que de alguna manera se retribuya a ellas el sacrificio.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL | 2 |
| <i>Campylorhynchus yucatanicus</i> : Estado de conservación | 2 |
| Distribución y nicho potencial | 3 |
| Fragmentación del hábitat y estructura del paisaje..... | 4 |
| Factores que influyen en la diversidad genética de las poblaciones | 6 |
| Genética del paisaje..... | 9 |
| Justificación de la investigación: | 9 |
| Problema de investigación: | 10 |
| Hipótesis de investigación:..... | 11 |
| Objetivo general:..... | 11 |
| Objetivos específicos: | 11 |
| REFERENCIAS | 13 |
| CAPÍTULO II. Potential distribution and climatic niche of seven species of <i>Campylorhynchus</i> (Aves, Troglodytidae): conservation implications for <i>C. yucatanicus</i> | 22 |
| ABSTRACT | 22 |
| Methods..... | 25 |
| Potential distribution models..... | 26 |
| Characterization of ecological niche, overlap, and equivalence | 27 |
| Results | 28 |
| Potential distribution models..... | 28 |
| Characterization of the ecological niche, overlap, and equivalence..... | 31 |
| Discussion | 34 |
| Potential distribution models..... | 34 |
| Characterization of ecological niche, overlap, and equivalence | 35 |
| Acknowledgments | 36 |
| Literature cited | 37 |
| CAPÍTULO III. Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de <i>Campylorhynchus yucatanicus</i> (Aves, Troglodytidae) | 42 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 45 |
| RESULTADOS | 50 |

| | |
|--|-----|
| DISCUSIÓN..... | 54 |
| REFERENCIAS | 60 |
| CAPÍTULO IV. Diversidad y estructura genética en <i>Campylorhynchus yucatanicus</i> (Aves, Troglodytidae) y su relación con la estructura del paisaje: identificando barreras..... | 67 |
| INTRODUCCIÓN..... | 67 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 69 |
| RESULTADOS..... | 76 |
| DISCUSIÓN..... | 84 |
| REFERENCIAS | 93 |
| CONCLUSIONES GENERALES | 103 |
| RECOMENDACIONES..... | 104 |
| ANEXOS | 105 |

RESUMEN

Campylorhynchus yucatanicus Hellmayr 1934 (Passeriformes, Troglodytidae) es una especie de ave endémica que se localiza principalmente en el matorral costero del complejo de vegetación de dunas en el norte de la Península de Yucatán. La situación para la especie es alarmante ya que se distribuye en uno de los ecosistemas más frágiles y raros de la región, el cual está siendo destruido por la influencia de las actividades humanas en la zona. Actualmente se desconoce cómo las poblaciones de *C. yucatanicus* están respondiendo a los cambios ocasionados dentro de su hábitat. A pesar de que en la NOM-059-2010 la especie se encuentra catalogada como en peligro, la IUCN la reporta como “casi amenazada”, una categoría de menor riesgo. En este trabajo nos hemos propuesto como objetivos generales definir la distribución potencial de *C. yucatanicus* y evaluar la relación de su diversidad genética con la fragmentación del hábitat con vistas a revisar su estado de conservación. Para el cumplimiento de los objetivos se realizaron modelos de distribución potencial utilizando algoritmo MaxEnt y un conjunto de variables bioclimáticas, topográfica y el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI). Comparamos los modelos de distribución y nicho ecológico con otras especies de *Campylorhynchus*. Se visitaron 14 localidades en las cuales se capturaron 184 individuos, tomando muestras de sangre. La variabilidad y estructura genética en *C. yucatanicus* se describió empleando microsatélites. Como resultados importantes obtuvimos que *C. yucatanicus* mostró un área de distribución potencial y un nicho climático más restringido que sus conespecíficos, característicos de especies hábitats especialistas. La distribución potencial de *C. yucatanicus* es de aproximadamente 2 711 Km², 2% del área total de la Península de Yucatán. Por otro lado, estimamos cuatro poblaciones genéticas y su estructura sugiere que los asentamientos humanos en la costa representan barreras en determinado contexto geográfico. La información recabada puede utilizarse para establecer estrategias de manejo y apuntan a que la especie se encuentra en un estado de conservación más delicado del que hasta ahora se había descrito por la UICN. Creemos que *C. yucatanicus* debe cambiarse a la categoría “En peligro” de la UICN. Los criterios que apoyan estas consideraciones son la distribución de la especie, la conectividad del paisaje entre poblaciones, y las presiones a las que se encuentra la especie a lo largo de toda su distribución.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

***Campylorhynchus yucatanicus*: Estado de conservación**

El género *Campylorhynchus* está compuesto por 13 especies (Selander 1964) distribuidas desde el sudeste de los Estados Unidos hasta Paraguay y el sudeste de Brasil. Incluye aves con distribución amplia y otras con distribución restringida como *Campylorhynchus yucatanicus* (Hellmayr 1934), una especie de ave endémica de México y una de las más grandes de la familia Troglodytidae. Su plumaje es monocromático y relativamente uniforme en cuanto a patrones de coloración y tamaño (Selander 1964). Sin embargo, los machos son más grandes que las hembras (Selander 1964, Arminger 2014) y se pueden diferenciar utilizando una combinación de medidas corporales a través de una función discriminante (Anexo 1). Sus alas desproporcionalmente cortas pueden estar adaptadas a la vegetación baja, donde quizás sólo realizan vuelos cortos (Selander 1964). La distribución de *Campylorhynchus yucatanicus* (matraca yucateca) está limitada a la costa norte de la Península de Yucatán, desde el Parque Natural Los Petenes-Ría Celestún hasta el Parque Natural Ría Lagartos (Howell y Webb 1995, Brewer y MacKay 2001); se restringe a una línea de costa de poco más de un kilómetro de ancho en los estados de Campeche y Yucatán (Peterson y Chalif 1989, Howell y Webb 1995, Vargas-Soriano *et al.* 2010). El hábitat característico de la especie es el matorral costero espinoso, aunque se ha encontrado ocasionalmente en sitios parcialmente perturbados con arbustos bajos y malezas, cerca de manglares, palmeras y playas (Paynter 1955, Zimmerman 1957, Tramer 1974, Stone 1890, Edwards 1984).

El matorral costero constituye un hábitat con poca extensión y que también es considerado como raro, e igualmente se confina a la línea costera antes mencionada (Flores y Espejel 1994). Se caracteriza por presentar dos fases de desarrollo. La primera fase se establece frente a la playa y constituye una barrera de arbustos rompe-vientos, de hojas suculentas y follaje denso, cuyas principales especies son *Suriana marítima* (pats'íl) y *Tournefortia gnaphalodes* (tabaquillo). La otra fase corresponde al interior de la duna, en una zona donde la arena se encuentra más fija y la altura de la vegetación varía entre 3 y 5 m; las especies más comunes en esta zona son *Bravaisia berlanderiana* (julub), *Thevetia gaumeri* (akits), *Coccoloba uvifera* (uva de mar), *Cordia sebestena* (siricote de playa), *Metopium brownei* (chechem), *Sideroxylon americanum* (x-muyché),

Jacquinia aurantiaca (limoncillo), *Caesalpinia vesicaria* (chintok), *Pithecellobium keyense* (katsin eek'), *Lantana involucrata* (orégano), *Erithalis fruticosa* (ocotillo), *Gossypium hirsutum* (algodoncillo) y *Agave angustifolia* (ch'elem) (Flores y Espejel 1994, Durán *et al.* 2000).

Las principales amenazas a la población de *C. yucatanicus* que se han identificado son el desarrollo de infraestructura hotelera, casas de recreo, expansión de comunidades rurales y en menor medida por la colecta de leña y la tala (CONANP, 2000). Dentro de su distribución parece ser bastante abundante y puede encontrarse ocasionalmente en malezas de sitios parcialmente perturbados, borde de manglares, palmares y playas, (del Hoyo *et al.* 2005), aunque sólo se ha documentado su anidamiento dentro de los matorrales costeros (Vargas-Soriano *et al.* 2010).

Distribución y nicho potencial

Explicar y predecir la distribución de las especies es una de las tareas fundamentales de la ecología (Guisan y Thuiller 2005). La capacidad de modelar distribuciones geográficas de las especies ha demostrado ser vital para la conservación de las mismas, así como para el manejo de tierras y el diseño de áreas protegidas (Scott y Csuti 1997, Ferrier 2002, Zizka *et al.* 2009, Mateo *et al.* 2011). En consecuencia, las herramientas para modelar la distribución se han desarrollado rápidamente en las últimas décadas, generando una abundante literatura y metodología para una visión general de este campo (Guisan y Zimmermann 2000, Scott *et al.* 2002, Guisan y Thuiller 2005). Al mismo tiempo, el progreso de la teledetección remota, de las interpolaciones climáticas de alta resolución y el uso de estas variables explicativas, han proporcionado un fuerte impulso a la confección de modelos confiables de distribución (Peterson 2001, Conti *et al.* 2007, Ortega-Huerta y Peterson 2008, Lieske *et al.* 2014).

Entre los algoritmos que se utilizan para modelar la distribución potencial de las especies, el método de máxima entropía o MaxEnt, es uno de los más empleados (Phillips *et al.* 2006). Con esta herramienta se han obtenido modelos satisfactorios que arrojan la probabilidad relativa de ocurrencia de las especies en el espacio geográfico (Phillips y Dudík 2008, Warren y Seifert 2011, Renner y Warton 2013). Adicionalmente, el programa

proporciona una estimación del valor de importancia relativa de las variables utilizadas en la obtención del modelo y la descripción de la relación entre la probabilidad de ocurrencia de la especie con el comportamiento de las variables explicativas.

El único mapa de distribución potencial de *C. yucatanicus* que se conoce en la actualidad es el confeccionado por Navarro y Peterson (2007). En este proyecto se obtuvieron los modelos de distribución potencial de las especies de aves de México usando como escenario la totalidad del área del país y siguiendo un algoritmo estándar para todas las especies. Sin embargo, es conocida la importancia de definir con detenimiento el territorio de estudio que depende del área accesible para las especies en un tiempo prudencial de importancia biogeográfica (Barve *et al.* 2011). De igual manera, los modelos resultantes pueden variar mucho en dependencia del área de accesibilidad que se utilice, así como las variables explicativas empleadas y la calidad de los registros de presencia empleados (Wisz *et al.* 2008, Hirzel y Lay 2008). Según los reportes y el conocimiento que se tiene hasta el momento de la distribución de *C. yucatanicus* (Paynter 1955, Zimmerman 1957, Tramer 1974, Edwards 1984, Peterson y Chalif 1989, Stone 1890, Howell y Webb 1995, Brewer y MacKay 2001, Howell y Webb 1995, Vargas-Soriano *et al.* 2010), el modelo de Navarro y Peterson (2007) sobrestima el área de distribución potencial de esta especie. De ahí la necesidad de definir nuevos modelos de distribución para *C. yucatanicus* que sean más precisos y aprovechables en los planes de manejo.

Fragmentación del hábitat y estructura del paisaje

La fragmentación es un proceso que ocurre a escala de paisaje en el que un hábitat se distribuye en fragmentos de tamaño variable, dispersos en una matriz diferente al hábitat original (Fahrig 2003, McGarigal y Cushman 2002). En las últimas décadas la fragmentación tiene un ritmo acelerado por las actividades del ser humano (Bailey *et al.* 2010) y representa una de las principales amenazas para la biodiversidad ya que impacta sobre diversos procesos ecológicos desde el nivel poblacional hasta el ecosistémico (Hansen *et al.* 2002, Foley *et al.* 2005; Lindenmayer y Fisher 2006, Ricketts *et al.* 2008, Bailey *et al.* 2010). La fragmentación del hábitat típicamente reduce la superficie total de

este, el tamaño de los fragmentos, y la proximidad entre ellos, y aumenta la cantidad de borde.

Este proceso antrópico tiene efectos negativos sobre la demografía de la biota incluyendo las aves en diferentes ecosistemas y en varias escalas (Askins 2000, Boulinier *et al.* 2001). Las teorías de biogeografía de islas y de metapoblación asumen que la matriz que rodea los fragmentos de hábitat puede ser hostil para algunos organismos (Haila 2002). Este supuesto no se cumple en especies que se consideran generalistas de hábitat, las cuales utilizan de igual manera la matriz y los fragmentos, lo que contribuye a obtener resultados inesperados en algunos estudios de fragmentación (Lindenmayer y Fischer 2007). Así, los modelos de isla se aplican mejor a especies especialistas, cuya ocurrencia se asocia sólo a determinado tipo de vegetación. En este caso, una reducción de la superficie del hábitat puede disminuir drásticamente la población porque se reduce el espacio para establecer los territorios, sitios de anidación y la disponibilidad de otros recursos críticos (Stephens *et al.* 2003). La reducción del tamaño de los fragmentos incide en la proximidad entre ellos y en la cantidad de borde del hábitat, lo que también puede afectar negativamente la reproducción, supervivencia, la emigración y/o tasas de inmigración en el hábitat restante de las poblaciones de aves especialistas (Franklin *et al.* 2000).

La detección del efecto de la fragmentación sobre las poblaciones de plantas y animales está determinado también por las características biológicas de la especie de interés y la escala geográfica y temporal a la que se trabaja (Henle *et al.* 2004, Ewers y Didham 2006, Bailey *et al.* 2010). La mayoría de las investigaciones se desarrollan a nivel de fragmento o micro-escala, lo cual trae problemas cuando se extrapola el efecto a nivel del paisaje (Fahrig 2003).

En México, como en muchas otras partes del mundo, el acelerado crecimiento demográfico humano, incluyendo los procesos del fenómeno migratorio humano y el establecimiento de comunidades en zonas deshabitadas han repercutido en el deterioro de los ecosistemas terrestres (Sanchez-Colón *et al.* 2009). Esta expansión urbana daña a los ecosistemas por la presión que ejercen los humanos sobre los recursos naturales, por la construcción de infraestructura y por el incremento en la generación de residuos

municipales e industriales que se disponen de manera inadecuada (Chiappy y Gama 2004).

La Península de Yucatán es una región biogeográfica que se caracteriza por poseer una gran riqueza de especies y un alto grado de endemismo (Paynter 1955, Lee 1996, Ibarra *et al.* 1995, Durán *et al.* 1998, Peterson *et al.* 1998, MacKinnon 2013, Navarro-Sigüenza *et al.* 2014). Los hábitats de la Península también han sido altamente fragmentados desde tiempos prehispánicos (MacKinnon 2013). Chiappy y Gama (2004) definieron ocho categorías de geo-complejos según los niveles de modificación que han sufrido los ecosistemas de Yucatán que van desde poco modificadas hasta paisajes antrópicos. La Península de Yucatán presenta una considerable fragmentación, originada principalmente por actividades antrópicas tales como la agricultura de temporal, los pastizales cultivados y la agricultura nómada, relacionadas en su mayoría con vegetación secundaria, consecuencia de prácticas forestales de índole industrial y doméstico. Además, la incidencia de otras actividades como el turismo, la urbanización, el uso forestal de tipo doméstico, las formas de pastoreo extensivo y la explotación de sal, piedra caliza y petróleo tienen un mayor efecto sobre sus costas (Durán y Méndez 2010, Villalobos-Zapata y Mendoza-Vega 2010, Pozo *et al.* 2011).

Factores que influyen en la diversidad genética de las poblaciones

A nivel poblacional, la fragmentación del hábitat usualmente causa reducción del tamaño de las poblaciones animales y un incremento del aislamiento de las mismas. El impacto de estos cambios sobre las poblaciones depende del tamaño efectivo poblacional (N_e) y de las tasas de migración (Lowe *et al.* 2005). La modificación de estos parámetros demográficos influye en la estructura y diversidad genética de las poblaciones, de lo cual depende la viabilidad de la especie a largo plazo (Frankham 1996, Young y Clarke 2000, Frankham *et al.* 2002, Lewis 2006, Keyghobadi 2007).

Todavía no son suficientes los estudios que examinan cómo el grado de aislamiento afecta el flujo de genes entre poblaciones, y tampoco se conoce con claridad cómo varía el tamaño efectivo de las mismas (N_e) en las distintas etapas de un proceso de fragmentación (Saccheri *et al.* 1998, Hutchison y Templeton 1999, Segelbacher y Storch

2002). Se ha encontrado que la fragmentación reciente y el aislamiento de las poblaciones de varias especies ha tenido un efecto negativo sobre la diversidad genética de las poblaciones y el flujo de genes (Johnson *et al.* 2003). Se espera que el flujo de genes sea mayor cuando las poblaciones están más cercanas y como consecuencia, éstas deberían ser genéticamente más similares. Esta relación se conoce como aislamiento por distancia que asume un modelo de flujo de genes y un tiempo suficiente para que las poblaciones hayan alcanzado la condición de equilibrio (Wright 1969, Kimura y Crow 1964). Sin embargo, las poblaciones en las que el hábitat ha sido recientemente fragmentado, son vulnerables a la violación de una serie de supuestos relacionados con los análisis de genética de poblaciones. Es importante reconocer que la ocurrencia de aislamiento por distancia puede reflejar un flujo de genes histórico en lugar de los actuales, especialmente si el aislamiento es reciente y el N_e es lo suficientemente grande como para reducir los efectos de la deriva (Bossart y Prowell 1998).

En las poblaciones naturales, los individuos a menudo se distribuyen en hábitat discontinuos, y los mismos pueden moverse entre zonas adyacentes o cercanas. Para explicar la estructura genética de estas poblaciones, Kimura (1953) propuso un modelo que él llamó "stepping stone model". La situación más simple para este modelo es unidimensional en el que un individuo de cada generación puede migrar un paso en cualquiera de las dos direcciones. En otras palabras, el intercambio de los individuos en una generación se limita a ocurrir entre colonias adyacentes. Se ha demostrado que la disminución de la correlación genética con la distancia depende en gran medida el número de dimensiones: en una dimensión, la correlación disminuye aproximadamente de forma exponencial con la distancia (Kimura y Weiss 1964).

La conectividad, descrita por los movimientos de los organismos entre fragmentos de hábitat a través de la migración, la dispersión, o como actividad regular de una conducta es esencial para preservar la diversidad genética de la especie (Reed y Frankham 2003, Lowe y Allendorf 2010). Por lo tanto, las poblaciones pequeñas y aisladas pueden perder diversidad genética naturalmente, causando una reducción en su potencial para adaptarse a los cambios ambientales, como nuevas enfermedades, parásitos y depredadores (Quattro y Vrijenhoek 1989, Leberg y Vrijenhoek 1994, Hedrick

2001). En poblaciones extremadamente pequeñas usualmente se conduce a la depresión por endogamia, que se puede expresar en una salud genética de los individuos pobre (Charlesworth y Charlesworth 1987, Hemmings *et al.* 2012). Otros factores demográficos, tales como la dispersión sesgada por el sexo y los niveles de poliginia altos, pueden afectar las estimaciones de la estructura de la población, y puede variar en dependencia del marcador genético utilizado en el análisis (Chesser y Baker 1996, Bossart y Prowell 1998, Hedrick 2004, Hutchison y Templeton 1999, Whitlock y McCauley 1999, Rocha-Olivares y González-Jaramillo 2014). Por lo tanto, los análisis genéticos que incorporan aislamiento por distancia pueden ser útiles para identificar las poblaciones genéticamente aisladas o estructuradas (Johnson *et al.* 2003).

Las herramientas moleculares han sido ampliamente usadas para estudiar la conectividad genética entre las poblaciones y pueden complementarse con los estudios directos de dispersión o migración (Bohonak 1999). Se pueden cuantificar los movimientos de dispersión con métodos de captura-marcaje-recaptura, pero el esfuerzo de muestreo en el campo está limitado en el espacio y en el tiempo. Así, las estimaciones genéticas de conectividad y flujo de genes constituyen una estimación del movimiento y la reproducción exitosa de los individuos. Estas estimaciones pueden captar los eventos de dispersión de larga distancia más raros que son muy difíciles de detectar con otros métodos. Los patrones de flujo y deriva genética a través de muchas generaciones se reflejan en la diversidad genética de las poblaciones. Mediante el análisis de esta diversidad genética pueden inferirse los patrones de conectividad genética y los impactos de la fragmentación o la pérdida de hábitat (Barr *et al.* 2013).

Existen factores intrínsecos y extrínsecos a la historia de vida de cada especie que afectan la capacidad de dispersión y flujo génico. Además del grado de perturbación del hábitat y la historia de uso de la tierra se debe tener en cuenta por ejemplo la estrategia reproductiva. En resumen, es importante conocer la biología y diversidad genética cuando se quieren realizar estrategias para la conservación de las especies y sus hábitats (Hille *et al.* 2003, Küpper *et al.* 2012).

Genética del paisaje

El flujo de genes no sólo depende de la distancia entre poblaciones, sino también de la estructura, la composición y la dinámica de la matriz del paisaje en donde se encuentran inmersos estos fragmentos de hábitat (Whitlock y Barton 1997, Gibbs 2001, Templeton *et al.* 2001, Brooker y Brooker 2002). La genética del paisaje surge por la necesidad de incluir otros elementos del paisaje a través de la cual se logra un análisis más integrador del ambiente en el que se desarrolla una especie. Es por lo tanto una ciencia multidisciplinaria, relativamente joven, y su objeto de estudio es informar acerca de las interacciones entre las características del paisaje y los procesos evolutivos, fundamentalmente el flujo de genes y la selección (Manel y Holderegger 2013). Los volúmenes de datos genéticos y para los sistemas de información geográfico (SIG) que pueden recogerse y el surgimiento de nuevos métodos, ofrecen oportunidades para investigar la relación entre la variabilidad del paisaje y la estructura demográfica, el flujo de genes, y la historia evolutiva en diferentes escalas espaciales y temporales (Holderegger y Wagner 2008, Knowles 2009, Storfer *et al.* 2010, Mona *et al.* 2014).

Por otro lado, las herramientas de la genética del paisaje ofrecen en la actualidad la posibilidad de observar la influencia de los procesos ecológicos que modelaron la variación genética en relación a la distribución espacial (Manel *et al.* 2003, Storfer *et al.* 2010, Sork y Waits 2010). Por lo tanto, se puede hacer explícita la variación genética respecto al ambiente y podemos utilizar entonces aproximaciones de esta disciplina para comprender procesos evolutivos históricos y contemporáneos (Manel *et al.* 2003). Entender cómo el paisaje influye en la conectividad de las poblaciones es un tema ampliamente discutido (Spielman y Smouse 1976, Sokal *et al.* 1991, Taylor *et al.* 1993, Baer 1998, en Dyer *et al.* 2010), pero la forma en la que se entiende y se mide la magnitud del flujo génico ha cambiado con el uso de marcadores moleculares neutrales que pueden mutar rápidamente, como los microsatélites (Dyer *et al.* 2010).

Justificación de la investigación:

La información histórica publicada sobre la ecología de *C. yucatanicus* se limita al trabajo realizado por Zimmerman (1957) en Sisal, Yucatán quien realizó una breve

descripción de los nidos, enfocándose a estudiar el comportamiento de esta especie. Recientemente Vargas-Soriano y colaboradores (2010) describieron la fenología reproductiva y estimaron el éxito de anidación en la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Campeche. Por su parte, Armiger (2014) describió algunas estrategias reproductivas en las poblaciones de Ría Lagartos. Sin embargo, los estudios hasta el momento son puntuales y no describen los procesos a nivel de especie.

La destrucción y fragmentación del hábitat de esta especie por el desarrollo de actividades humanas amenazan sus poblaciones. Sin embargo, no se tiene evidencia cuantitativa sobre esto (del Hoyo *et al.* 2005). El éxito reproductivo de la especie puede estar afectado por las actividades del ser humano, como la recolección de leña y los fuegos provocados por pobladores locales (Vargas-Soriano *et al.* 2010). Así mismo, las nuevas propuestas de proyectos de parques eólicos sobre la costa, amenazan con reducir el hábitat de *C. yucatanicus*.

Según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059 2010) es una especie endémica y en peligro de extinción, aunque la IUCN la ubica en una categoría de menor preocupación, casi amenazada (BirdLife International 2012). Sin embargo, no se tiene información suficiente que permita a los administradores de áreas protegidas realizar un adecuado manejo de las poblaciones y su hábitat.

Problema de investigación:

El hábitat de *C. yucatanicus* está amenazado por el desarrollo urbano en la costa norte de la Península de Yucatán, México. Este proceso puede afectar la conectividad de las poblaciones entre los fragmentos de vegetación de matorral costero, provocando una disminución en la variabilidad genética dentro de las poblaciones y los patrones de flujo genético, especialmente en los paisajes más fragmentados. Por otro lado, no existen modelos de distribución de la especie confiables, que puedan usarse como base para implementar otras investigaciones y constituye uno de los criterios fundamentales para conocer su estado de conservación. Entender los patrones de distribución de *C. yucatanicus* y cómo responde ante diferentes perturbaciones, es crucial para reevaluar

su categoría de amenaza y proponer estrategias de conservación pragmáticas para la especie y el hábitat.

Hipótesis de investigación:

La distribución de *C. yucatanicus* está sobreestimada y está determinada por una amplitud de nicho reducido. Las poblaciones de esta especie en paisajes fragmentados embebidos en matrices con perturbación antrópica tienen índices de variabilidad genética menores que las que habitan en paisajes con disponibilidad de vegetación de matorral costero continuo y matriz conservada. Además, el flujo de genes está relacionado con la resistencia que ofrece la matriz ante el paso de individuos de un sitio a otro.

Objetivo general:

Definir la distribución potencial de *C. yucatanicus* y evaluar la relación de su diversidad genética con la fragmentación del hábitat con vistas a revisar el estado de conservación de esta especie.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar la contribución de variables climáticas en la modelación de la distribución geográfica potencial de siete especies de *Campylorhynchus* (Capítulo II).
2. Evaluar la amplitud de nicho climático de *C. yucatanicus* en relación a otras seis especies de *Campylorhynchus* (Capítulo II).
3. Definir el área de distribución potencial de *C. yucatanicus* y su representatividad en áreas protegidas y evaluar la conectividad del paisaje (Capítulo III).
4. Evaluar la diversidad y estructura genética *C. yucatanicus* y su relación con la estructura del paisaje, la disponibilidad de hábitat y la fragmentación de sus hábitats (Capítulo IV).

Novedad científica del estudio

Este estudio es el primero en obtener modelos de distribución geográfica potencial de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán, con un nivel de análisis fino, específico para la especie. Es la primera vez que se realiza un análisis de diversidad y estructura genética de la especie relacionada con la composición y estructura del paisaje. Se propone un método efectivo de determinar el sexo de los individuos en el campo. Los resultados en esta investigación son importantes para la planificación de las acciones de conservación de la especie y sus hábitats. Los mismos servirán para revisar el estado de conservación de la especie y serán el punto de partida de próximos programas de monitoreo y manejo.

REFERENCIAS

- Armiger, J. 2014. Breeding biology of a tropical cooperative passerine: The Yucatan Wren (*Campylorhynchus yucatanicus*). Master Thesis. Villanova University. ProQuest Dissertations Publishing, 2014. 1558940.
- Askins, R. A. 2000. Restoring North America's Birds: Lessons from Landscape Ecology. Yale University Press, New Haven.
- Baer, C. F. 1998. Species-wide population structure in a southeastern US freshwater fish, *Heterandria formosa*: gene flow and biogeography. *Evolution* 52: 183-193.
- Bailey, D., Schmidt-Entling M. H., Eberhart P., Herrmann J. D., Hofer G., Kormann U. y F. Herzog. 2010. Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of Applied Ecology*, 47:1003–1013.
- Barr, K. R., Vandergast A. G. y B. E. Kus. 2013. Genetic Structure in the Cactus Wren in Coastal Southern California. Data Summary Report prepared for CDFW, U.S. Geological Survey, Reston, Virginia, 27 p.
- Barve, N., Barve V., Jiménez-Valverde A., Lira-Noriega A., Maher S. P., Townsend Peterson A., Soberón J. y F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222: 1810-1819.
- BirdLife International. 2012. *Campylorhynchus yucatanicus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Descargado el 14 October 2014.
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* 74:21-45.
- Bossart, J. L. y D. P. Prowell. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 202–206.
- Boulinier, T., Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Flather, C. H. y K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 82:1159–1169.
- Brewer, D. y B. K. MacKay. 2001. Wrens, dippers and thrashers. Christopher Helm, London.

- Brooker, L. y M. Brooker. 2002. Dispersal and population dynamics of the blue-breasted fairy-wren, *Malurus pulcherrimus*, in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildlife Research*, 29: 225 –233.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 237-268.
- Chesser, R. K. y R. J. Baker. 1996. Effective sizes and dynamics of uniparentally and biparentally inherited genes. *Genetics*, 144: 1225 – 1235.
- Chiappy C. y L. Gama. 2004. Modificaciones y fragmentación de los geocomplejos tropicales de la Península de Yucatán. *Universidad y Ciencia*, número especial I:17-25.
- Conti, M. F., M. Galetti, S. Marsden, R. Scachetti y A. T. Peterson. 2007. Are large scale distributional shifts of the blue-winged macaw (*Primolius maracana*) related to climate change? *Journal of Biogeography*, 34 (5): 816-827.
- del Hoyo, J., Elliott, A., y D. Christie. 2005. *Handbook of the Birds of the World*, vol. 10: Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Durán, R. y M. Méndez (Eds). 2010. *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.
- Durán, R., G. Campos, J. C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui. 2000. *Listado Florístico de la Península de Yucatán*. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán A. C. 259 p.
- Durán, R., J. C. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez. 1998. Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* 3:263-314.
- Dyer, R. J., Nason J. D. y R. C. Garrick. 2010. Landscape modelling of gene flow: improved power using conditional genetic distance derived from the topology of population networks. *Molecular Ecology* 19: 3746–3759.
- Edwards, E. P. 1984. Birding on the Yucatan Peninsula. *Living Bird* 3(1): 22-26.
- Ewers, R. M. y R. K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.*, 81: 117–142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Systemat*, 34: 487–515.

- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic Biology*, 51, 331.
- Flores, J. S. y I. Espejel. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán. 136 p.
- Foley, J. A., DeFries I., Briese R. y D. B. Lindenmayer. 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309: 570–574.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66: 95-107.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10, 1500 – 1508.
- Frankham, R., Ballou J. D., Briscoe D. A. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin, A. B., Anderson, D. R., Guitierrez, R. J. y K. P. Burnham. 2000. Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70:539–590.
- Gibbs, J. P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation*, 100: 15 – 20.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12:321–334.
- Hansen, A. J., Rasker R., Maxwell B., Rotella, J. J., Johnson J. D., Wright Parmenter A., Langner U., Cohen W. B., Lawrence R. L. y M. P. V. Kraska. 2002. Ecological causes and consequences of demographic change in the New West. *Bioscience*, 52: 151–162.
- Hedrick, P. W. 2001. Conservation genetics: where are we now? In: *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16:629-636.
- Hedrick, P. W. 2004. *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Publishers, Estados Unidos de América.

- Hemmings, N. L., Slate J. y T. R. Birkhead. 2012. Inbreeding causes early death in a passerine bird. *Nature Communications* 3.
- Henle, K., Davies K. F., Kleyer M., Margules C. y J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.*, 13: 207–251.
- Hille, S. M., Nesje M. y G. Segelbacher. 2003. Genetic structure of kestrel populations and colonization of the Cape Verde archipelago. *Molecular Ecology* 12: 2145–2151.
- Hirzel A. H. y G. L. Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1372-1381.
- Holderegger, R. y H. H. Wagner. 2008. Landscape genetics. *Bioscience* 58:199–207.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford.
- Hutchison, D. W. y A. R. Templeton. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution*, 53: 1898–1914.
- Ibarra-Manríquez, G., J. L. Villaseñor & R. Durán-García. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Bol Soc. Bot. México* 57:49-77.
- Johnson, J. A., Toepfer J. E. y P. O. Dunn. 2003. Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite population structure in fragmented populations of greater prairie-chickens. *Molecular Ecology*, 12: 3335–3347.
- Keyghobadi, N. 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1049–1064.
- Kimura, M. 1953. “Stepping Stone” model of population. *Ann. Rept. Nat. Inst. Genetics, Japan* 3 : 62-63.
- Kimura, M. y G. H. Weiss. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49: 561-576.
- Kimura, M. y J. F. Crow. 1964. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49:725–738.
- Knowles, L. L. 2009. Species tree estimation: methods of phylogenetic analysis when there is incongruence across genes. *Syst. Biol.* 58: 463-467.

- Küpper, C., Edwards S. V., Skosztolányi A., Alrashidi M., Burke T., Herrmann P., Argüelles-Tico A., Amat J. A., Amezian M., Rocha A., Hötcker H., Ivanov A., Chernicko J. y T. Székely. 2012. High gene flow on a continental scale in the polyandrous Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Molecular Ecology* 21: 5864–5879.
- Leberg, P. L. y R. C. Vrijenhoek. 1994. Variation among desert topminnows in their susceptibility to attack by exotic parasites. *Conservation Biology* 8: 419-424.
- Lee, J.C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Península. Comstock Assoc. Ithaca and London. 500 pp.
- Lewis, S. L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B.* 361, 195-210.
- Lieske, D. J., D. A. Fifield y C. Gjerdrum. 2014. Maps, models, and marine vulnerability: Assessing the community distribution of seabirds at-sea. *Biological Conservation*, 172: 15-28.
- Lindenmayer D. B., Fisher J. 2006. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington DC.
- Lowe A. J., Boshier D., Ward M., Bacles C. F. E., Navarro C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95:255–273.
- Lowe, W. H. y F. W. Allendorf. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19: 3038-3051.
- Manel, S. y R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* October, 28(10):614-621.
- Manel, S., Schwartz M. K., Luikart G. y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol* 18: 189–197.
- Mateo, R., Felicísimo A. M. y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 217-240.
- McGarigal, K. y S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol Appl* 12: 335–345.
- McKinnon, B. H. 2013. Sal a Pajarear Yucatán, guía de aves. La Vaca Independiente S. A., Ciudad de México, 287p.

- Mona N., Ray N. Arenas M. y E. Excoffier. 2014. Genetic consequences of habitat fragmentation during a range expansion. *Heredity* 112: 291-299.
- Navarro, A. G. y A. T. Peterson. 2007. *Campylorhynchus yucatanicus* (matraca yucateca) residencia permanente. Distribución potencial. Extraído del proyecto CE015: Mapas de las aves de México basados en WWW. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM & University of Kansas, Museum of Natural History. Financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo M. F., Gordillo-Martínez A., Peterson A. T., Berlanga-García H. y L. A. Sánchez-González. 2014. Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* 85:476-495.
- Ortega-Huerta, M. y A. T. Peterson. 2008. Modelado de nichos ecológicos y predicción de distribuciones geográficas, comparación de seis métodos. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 79: 205-216.
- Paynter, R. A. Jr. 1955. The Ornithogeography of the Yucatan Peninsula. *Peabody Museum of Natural History Bulletin* 9: 347.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor.* 103:599-605.
- Peterson, A. T., G. Escalona-Segura, y J. A. Griffith. 1998. Distribution and Conservation of Birds of Northern Central America. *The Wilson Bulletin* 110(4): 534-543.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. *Aves de México, Guía de Campo.* Diana. México D.F. 473 p.
- Phillips, S. J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Pozo, C., Armijo Canto, N. y S. Calmé, (Eds.). 2011. *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (ppd).* México, D. F.

- Quattro, J. M. y R. C. Vrijenhoek. 1989. Fitness differences among remnant populations of the endangered Sonoran topminnow. *Science* 245: 967-978.
- Reed, D. H. y R. Frankham. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- Renner, I. W. y D. I. Warton. 2013. Equivalence of MAXENT and Poisson Point Process Models for Species Distribution Modeling in Ecology. *Biometrics*, 69 (1): 274-281.
- Ricketts, T. H., Regetz J. y I. Steffan-Dewenter. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, 11:499–515.
- Rocha-Olivares, A. y M. González-Jaramillo. 2014. Population genetic structure of Mexican Magnificent Frigatebirds: an integrative analysis of the influence of reproductive behavior and sex-biased dispersal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 532-545.
- Saccheri, I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. y I. Hanski. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392: 491–494.
- Sánchez-Colón, S., Flores Martínez A., Cruz-Leyva I. A. y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México, pp. 75-129.
- Scott, J. M. y B. Csuti. 1997. Gap analysis for biodiversity survey and maintenance. *Biodiversity, II. Understanding and protecting our biological resources* (ed. by M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson and E.O. Wilson), pp. 321-340. Joseph Henry Press, Washington, DC.
- Scott, J. M., Heglund P. J. y M. L. Morrison. 2002. Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale. *Island*, Washington, D.C.
- Segelbacher, G. y I. Storch. 2002. Capercaillie in the Alps: genetic evidence of metapopulation structure and population decline. *Molecular Ecology*, 11: 1669 – 1677.
- Sokal, R. R., Oden N. L. y C. Wilson. 1991. Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion. *Nature* 351: 143–145.
- Sork, V. L. y L. Waits. 2010. Landscape genetic contributions to molecular ecology – approaches, in sights, and future potential. *Molecular Ecology* 19: 3489–3495.

- Spielman, R. S. y P. E. Smouse. 1976. Multivariate classification of human populations. I. Allocation of Yanomama Indians to villages. *American Journal of Human Genetics* 184: 637–644.
- Stephens, S. E., Koons D. N., Rotella J. J. y D. W. Willey. 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 115:101–110
- Stone, W. 1890. On birds collected in Yucatan and Southern Mexico. *Proceedings Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 42: 201-218.
- Storfer, A., Murphy M. A., Spear S. F., Holderegger R. y L. P. Waits. 2010. Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology*, 19: 3496–3514.
- Taylor, P. D., Fahrig L., Henein K. y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571–573.
- Templeton, A. R., Robertson R. J., Brisson J. y J. Strasburg. 2001. Disrupting evolutionary processes: the effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 5426 – 5432.
- Tramer, E. J. 1974. Proportions of wintering North American Birds in disturbed and undisturbed dry Tropical habitats. *Condor* 76: 460-464.
- Vargas-Soriano J., Salgado J. y G. E. Segura. 2010. Breeding Phenology and Nesting Success of the Yucatan Wren in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(3):439-446.
- Villalobos-Zapata, G. J. y J. Mendoza Vega (Coord.), 2010. La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (conabio), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 p.
- Warren, D. L. y S. N. Seifert 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21: 335-342.
- Whitlock, M. C. y D. E. McCauley. 1999. Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal $1/(4Nm + 1)$. *Heredity*, 82: 117 – 125.
- Whitlock, M. C. y N. H. Barton. 1997. The effective size of a subdivided population. *Genetics* 146: 427–441.

- Wisz, M. S., Hijmans R. J., Li J., Peterson A. T., Graham C. H., Guisan A. y NCEAS. Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*. 14: 763-773.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. II. The Theory of Gene Frequencies*. University of Chicago Press, Chicago.
- Young, A. G., Clarke G. M. eds. 2000. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zimmerman, D. A. 1957. Some remarks on the behavior of the Yucatan Cactus Wren. *Condor* 59: 53-58.
- Zizka, G., Schmidt M., Schulte K., Novoa P., Pinto R. y K. König. 2009. Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2449-2471.

CAPÍTULO II. Potential distribution and climatic niche of seven species of *Campylorhynchus* (Aves, Troglodytidae): conservation implications for *C. yucatanicus*

Artículo en imprenta en la revista *The Wilson Journal of Ornithology* (Anexo 2)

Anay Serrano-Rodríguez,^{1*} Griselda Escalona-Segura,¹ Eduardo E. Iñigo Elias,² Annery Serrano Rodríguez,³ Juan M. Uriostegui,³ and Ana C. Montes De Oca Aguilar³

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche, Avenida Rancho Polígono 2A, Ciudad Industrial Lerma, Campeche, Campeche, México

² Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, 159 Sapsucker Woods Rd, Ithaca, NY 14850 USA

³ Instituto de Ecología, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa Enríquez, Veracruz, México

* Corresponding authors: anayserrano1984@gmail.com

ABSTRACT

Predictive species distribution models and environmental niche evaluation have become useful techniques in conservation biogeography and are increasingly used as prediction tools to identify priority conservation areas for focal species. Multiple hypotheses and paradigms were proposed to explain the variation seen in geographical range sizes among species. Our hypothesis was that in a monophyletic group of 7 *Campylorhynchus* species, those with a broad climatic niche would persist over a wide geographic range while species with a narrow climatic niche, such as *C. yucatanicus*, would be restricted to a smaller geographic range. To test this hypothesis, we modeled potential distributions using the MaxEnt algorithm and estimated the climatic niche of 7 species included in the monophyletic group of *Campylorhynchus* (Troglodytidae). To compare the ecological niches of these 7 species, we plotted the occurrence density for each species with combinations of environmental conditions and then identified the first 2 components using a principal component analysis. In general, the most important variables predicting species presence were rainfall seasonality and minimum temperature during the coldest month. The climatic niches for these 7 species were relatively segregated throughout the environmental space. When compared with related species, *C. yucatanicus* had the narrowest niche width and lowest niche similarity and overlap index, which could explain the restricted distribution for this species. Given the restricted

range of *C. yucatanicus* within the Yucatan Peninsula, the species is highly vulnerable to small disturbances, current local threats (e.g., habitat alterations due to urbanization), and global threats (e.g., climate change). We therefore recommend increased national and international protection for *C. yucatanicus* and that it be listed as globally threatened by the International Union for Conservation of Nature (IUCN).

RESUMEN

Los modelos predictivos de distribución de especies y la evaluación de nichos ambientales se han convertido en técnicas útiles en biogeografía de la conservación y se utilizan cada vez más como herramientas de predicción para identificar áreas de conservación prioritarias para especies focales. Se han propuesto múltiples hipótesis y paradigmas para explicar la variación observada entre los rangos geográficos de las especies. Nuestra hipótesis es que en un grupo monofilético de 7 especies de *Campylorhynchus* (Troglodytidae), aquellas con un amplio nicho climático tendrán mayor rango geográfico mientras que las especies con un estrecho nicho climático, como *C. yucatanicus*, estarán restringidas en un rango geográfico menor. Para probar esta hipótesis, hemos modelado la distribución potencial utilizando el algoritmo MaxEnt y hemos estimado el nicho climático de 7 especies de *Campylorhynchus*. Para comparar los nichos ecológicos de estas 7 especies, graficamos la densidad de ocurrencia de cada especie en las diferentes condiciones ambientales representadas en los dos primeros componentes de un análisis de componentes principales. En general, las variables más importantes que predecían la presencia de las especies fueron la estacionalidad de la lluvia y la temperatura mínima durante el mes más frío. Los nichos climáticos de estas 7 especies estuvieron relativamente segregados en todo el espacio ambiental. Cuando comparamos especies relacionadas, *C. yucatanicus* tenía amplitud de nicho más estrecho y menor similitud de nicho e índice de superposición con las demás, lo que podría explicar la su distribución más restringida. Dada la distribución potencial de *C. yucatanicus* dentro de la Península de Yucatán, la especie es altamente vulnerable a pequeños disturbios, amenazas locales actuales (como por ejemplo, alteraciones del hábitat debido a la urbanización) y amenazas globales (por ejemplo, cambio climático). Por lo tanto, recomendamos una mayor protección nacional e internacional para *C. yucatanicus* y que sea catalogada como amenazada (en peligro) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

Key words: *Campylorhynchus*, conservation, distribution, MaxEnt, Mexico, Yucatan Peninsula

Ecological species niches from the perspective of Hutchinson are defined as the sum of all environmental factors acting on the life history of an organism; the niche thus defined is a region of n-dimensional hyperspace (Hutchinson 1957). The continued conceptual development and quantification of the species ecological niche have allowed new studies to determine how species vary in their requirements (Guisan and Zimmermann 2000, Chase and Leibold 2003, Soberón 2007, Elith and Leathwick 2009). Quantifying differences in environmental requirements among species in a geographical context is increasingly important because local and global threats affect species distributions and how they change over time, consistent with the Grinnellian niche concept (Devictor et al. 2010).

Niche model analysis allows research on a wide variety of biogeographical studies (Chen and Peterson 2002, Elith and Burgman 2002, Scott et al. 2002, Plasencia-Vázquez et al. 2014), including assessing different distribution scenarios under climate change conditions (Thomas et al. 2004), evaluating invasive species introductions (Peterson 2003), evaluating pest-inflicted crop damage (Sánchez-Cordero and Martínez-Meyer 2000), and defining biodiversity conservation priorities (Chen and Peterson 2002). Methods for quantifying an environmental niche and estimating niche differences typically rely on either ordination techniques (Thuiller et al. 2005, Hof et al. 2010) or species distribution models (SDM; Guisan and Thuiller 2005). SDMs use weighting to select and emphasize specific variables associated with processes that determine the distribution of species (through their environmental niches) while down-weighting or excluding variables that do not help discriminate between species presence and absence (Wintle et al. 2003, Guisan and Thuiller 2005).

Why some species have highly restricted geographic ranges while closely related species have widespread distributions has long fascinated ecologists and biologists (Brown et al. 1996, Gaston 2003). Various hypotheses and paradigms have been proposed to explain the variation observed in geographical range sizes among species. Among these hypotheses, the niche breadth hypothesis, which has recently gained more support, suggests a positive correlation between niche breadth and geographical range size (Boulangeat et al. 2012, Botts et al. 2013). Brown (1984) indicated that species that can utilize a greater array of resources and maintain viable populations under a wider variety of conditions should become more widespread. Botts et al. (2013) and Slatyer et al. (2013) defined 3 general categories for niche breadth: climate tolerance, habitat tolerance,

and diet. Regarding climate tolerance, Stevens (1989) proposed that species able to tolerate larger climate variation should occupy larger geographical areas than species with lower tolerance. Yet, the relationship between niche breadth and distribution range remains unclarified because each study measures only a subset of the niche hypervolume. Because of the duality of Hutchinson, the relationship between climatic niche breadth and range strongly depends on the characteristics and heterogeneity of the environment where the species occurs (Hutchinson 1957).

Highly diverse species groups with multiple, diverse sets of ecological adaptations along an environmental gradient may help elucidate ecological niche differences and identify actions to mitigate global change impacts (Aguirre-Gutiérrez et al. 2015). The genus *Campylorhynchus* is composed of 13 species (Selander 1964) distributed from southeastern United States to Paraguay and southeast Brazil. Birds from this genus are found in multiple habitats, including scrub desert and high evergreen rainforest (Brewer 2001, Barker 2007). In a monophyletic group of 7 species of *Campylorhynchus* (Barker 2007), we found species with different categories of threat, primarily because of small range distributions and a combination of multiple stressors such habitat loss, climate change modifications, and invasive species. *C. yucatanicus* is endemic to a small area in the northern Yucatan Peninsula and considered endangered by the Mexican government under the Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010) and near threatened by the International Union of the Conservation of Nature (IUCN; BirdLife International 2012).

We hypothesized that within the monophyletic group of 7 species of *Campylorhynchus*, species with broad climatic niches would persist over a wide geographic range while species with a narrow climatic niche, such as *C. yucatanicus*, would be restricted to a smaller geographic range. Our aim was to compare models of potential geographic distribution and amplitude of climatic niche of 7 species from the genus *Campylorhynchus*.

Methods

We modeled the potential distribution and ecological niche of a monophyletic group of 7 species from the genus *Campylorhynchus* according to the phylogenetic reconstruction proposed by Barker (2007). Species included are *C. brunneicapillus*, *C. griseus*, *C. chiapensis*, *C. jocosus*, *C. gularis*, *C. rufinucha*, and *C. yucatanicus*. The occurrence records for these species were compiled from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org/>) and eBird (<http://ebird.org/content/ebird/>) databases, respectively. The accuracy of these data was

confirmed, and duplicate points, questionable records regarding taxonomic classification and geographical position, and records separated by <1 km were all eliminated. The models were carried out using 495 records of *C. brunneicapillus*, 280 *C. griseus*, 94 *C. chiapensis*, 172 *C. jocosus*, 277 *C. gularis*, 261 *C. rufinucha*, and 55 *C. yucatanicus* compiled between 1950 and 2009.

Potential distribution models

The potential distribution of each species was modeled using 8 climatic variables of temperature and rainfall (Table 1), available in the WorldClim database (Hijmans et al. 2005), with a spatial resolution of 0.00833° (equivalent to ~1 km). These variables were chosen *a priori*, using those with a closer relation with the ecology of the species. Variables with Spearman correlation coefficients >0.7 were eliminated. Some variables with correlation coefficients greater than the threshold were maintained because they provide indispensable climate information and biological significance. The ecological niche models used to predict the potential distribution of the species were developed according to the maximum entropy algorithm (MaxEnt; Phillips et al. 2006). In general, this algorithm detects the nonrandom relationships between the georeferenced records of a species presence and a combination of climatic layers in raster format to determine species distribution at a specific scale of analysis (Phillips et al. 2006). We used 80% of occurrence records from each entity as training points and 20% for model validation, using 1,000 iterations in each run.

The prediction capacity of the model was assessed using the area under curve (AUC) values that describe the sensitivity graph based on their specificity (Phillips and Dudík 2008). A Jackknife test was applied (Sokal and Rohlf 1995, Phillips et al. 2006) to calculate the relative contribution of each variable to the model, which then described the requirements of each species. A binary map of the potential distribution of each species was created by taking the mean of the logistic thresholds of 10 models obtained in MaxEnt, according to the criteria of maximum sensitivity and specificity. The maximum sensitivity and specificity criteria have the lowest omission rate. The threshold values obtained to create a binary map for each species were: 0.20 for *C. brunneicapillus*, 0.15 for *C. chiapensis*, 0.10 for *C. gularis*, 0.16 for *C. griseus*, 0.11 for *C. jocosus*, 0.21 for *C. rufinucha*, and 0.45 for *C. yucatanicus*. Variables contributing to model predictions for each species were evaluated by analyzing the mean of the relative contribution percentages obtained from the Jackknife test for the 10 models.

Table 1. Bioclimatic variables used (Hijmans et al. 2005) to model the potential distribution of 7 species of *Campylorhynchus*.

| Bioclimatic variables | Code |
|--|-------|
| Annual mean temperature | bio1 |
| Mean diurnal range | bio2 |
| Max temperature of warmest month | bio5 |
| Min temperature of coldest month | bio6 |
| Annual precipitation | bio12 |
| Precipitation of wettest month | bio13 |
| Precipitation of driest month | bio14 |
| Precipitation seasonality (coefficient of variation) | bio15 |

Characterization of ecological niche, overlap, and equivalence

We represented the mean, the first and third quartiles (25% and 75% of the data), and the interquartile range (1.5% and 98.5% of the data) of each variable in a boxplot. To compare the mean of the variables among species, an analysis of variance (ANOVA) was performed (Chambers et al. 1992). Subsequently, a Tukey test determined differences between the groups (Yandell 1997).

To determine the ecological niche space occupied by *Campylorhynchus* species and to quantify niche overlap, equivalence, and similarity, we used an ordination technique that applies kernel smoothers to species presence in an environmental space (Broennimann et al. 2012). We divided the environmental space into a grid of 100 × 100 cells, in which each cell corresponded to a unique vector of available environmental conditions in the study area. Because the number of occurrences per species might result in an underestimation of their density in some of the cells and overestimation in others, a kernel density function was applied to smooth the density of occurrences for each of the cells in an environmental space, thus obtaining a better indication of the environmental conditions suitable for each species. We implemented this approach by means of a principal component analysis (PCA) calibrated on the entire environmental space present in the study area. We calculated niche breadth as the portion of the environmental space where the

probability of finding the species is >5%, taking into account the matrix of density of occurrences. In addition, we determined niche amplitude in the 2 components of the PCA and the centroid position of the environmental niche for the species in each axis of environment space.

The analysis of niche similarity (I) and overlap (D) between species pairs (Warren et al. 2008) was based on the coincidences of the occurrence matrices within a grid of environmental combinations in an environmental space of 100 × 100 pixels. To compare the niche equivalence of *C. yucatanicus* with other species, we tested whether niche overlap is constant when randomly reassigning the occurrences of species pairs (Warren et al. 2008, Broennimann et al. 2012). We combined the data and randomly divided it into 2 groups while maintaining the number of occurrences in the original data groups and calculating D, repeating the process 100 times to create a frequency histogram with the simulated D values. If the value of D fell within 95% of the simulate values, the null hypothesis of niche equivalence cannot be rejected; that is, equivalence would remain the same under conditions of randomness. All analyses were performed in the R platform (R Development Core Team 2014).

Results

Potential distribution models

The models for each species corresponding to the median produced AUC values between 0.84 and 0.99 for the training data and between 0.76 and 0.99 for the test data. The binary maps of potential distribution (Fig. 1) represent the geographical space and climatic conditions which the studied species can inhabit, without taking into consideration landscape elements that could favor the presence or absence of individuals. The available geographical space with its characteristic climatic conditions differs among species. The species with the highest percentage of potential distribution area were *C. griseus* and *C. brunneicapillus*, with 18.29% and 16.60%, respectively, of the total study area. Suitable climatic conditions for *C. gularis* and *C. jocosus* were present in 8.23% and 3.71% of the total area, respectively. By contrast, *C. chiapensis* and *C. yucatanicus* represented the most restricted potential distributions, corresponding to 0.49% and 0.09%, respectively, of the total area. In the analyzed geographical zone, climatic conditions favorable to *C. yucatanicus* cover only 12,198 km². Because *C. yucatanicus* is a relatively sedentary, permanent resident species in a

narrow north portion of the Yucatan Peninsula, however, only 6,845 km² of this suitable area is available for this species.

Table 2. Relative contribution (%) of environmental variables to the potential distribution models of 7 species of *Capylorhynchus*. Contributions >20% are shaded gray.

| Species | bio1 | bio2 | bio5 | bio6 | bio12 | bio13 | bio14 | bio15 |
|---------------------------|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| <i>C. brunneicapillus</i> | 0.2 | 1.1 | 20.9 | 47.7 | 0.2 | 0.6 | 25.9 | 3.3 |
| <i>C. chiapensis</i> | 18.9 | 8.5 | 1.0 | 1.1 | 0.9 | 28.9 | 8.0 | 32.6 |
| <i>C. gularis</i> | 0.8 | 2.4 | 6.5 | 21.7 | 0.7 | 8.3 | 0.0 | 59.6 |
| <i>C. griseus</i> | 5.0 | 2.3 | 15.4 | 43.2 | 2.1 | 5.2 | 24.2 | 2.6 |
| <i>C. jocosus</i> | 0.7 | 5.3 | 12.5 | 37.2 | 0.0 | 1.7 | 0.2 | 42.4 |
| <i>C. rufinucha</i> | 0.7 | 2.3 | 1.0 | 30.3 | 1.0 | 10.5 | 18.2 | 36.0 |
| <i>C. yucatanicus</i> | 8.2 | 9.7 | 5.3 | 31.5 | 9.7 | 9.0 | 3.0 | 23.6 |

The minimum temperature of the coldest month (bio6) and the variation coefficient of annual rainfall (bio15) were the variables with the highest percentage contribution to the models of *C. gularis*, *C. jocosus*, *C. rufinucha*, and *C. yucatanicus* (Table 2). In the case of *C. griseus*, the most important variables were the minimum temperature of the coldest month (bio6) and rainfall amounts during the driest month (bio14). In the models of *C. chiapensis*, in addition to rainfall seasonality (bio15), rainfall during the wettest month (bio13) had the highest percentage contributions. The Jackknife tests corroborated these results.

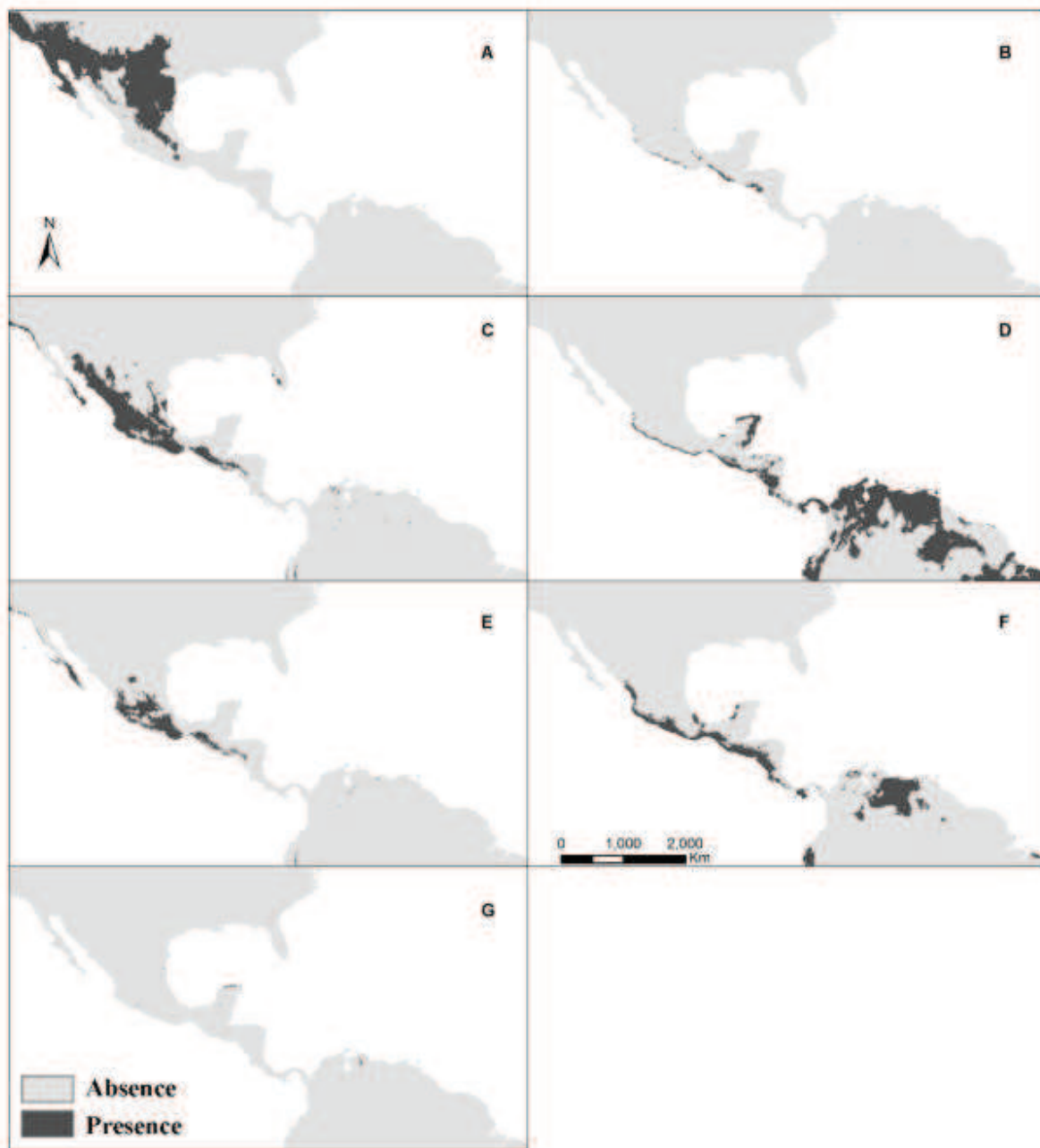


Figure 1. Models of potential distribution of 7 species of *Capylorhynchus* according to climatic conditions, using the maximum entropy algorithm (MaxEnt). Darker gray zones represent the areas where the probability of species presence is greater, according to weather conditions and the criteria of the maximum sensitivity and specificity tests obtained in MaxEnt. (A) *C. brunneicapillus*; (B) *C. chiapensis*; (C) *C. gularis*; (D) *C. griseus*; (E) *C. jocosus*; (F) *C. rufinucha*; and (G) *C. yucatanicus*.

Characterization of the ecological niche, overlap, and equivalence

Climatic niche representation of the species within environmental space (Fig. 2a–g) indicated that the species with the widest climatic niches were *C. gularis*, *C. griseus*, and *C. jocosus*. By contrast, *C. yucatanicus* had the narrowest niche and was most restricted to a low number of climatic conditions (Table 3). The environmental niches of the 7 species not only differed in niche width but also in position of occurrences for each species within the environmental space, indicating a segregation of model predictions (Fig. 2a–g). In other words, the studied species inhabit places with a combination of climatic variables that differ from other related species. The analysis of principal components conducted to identify the contribution of the variables to the climatic niche models identified variables bio1, bio6, and bio12 as most important, represented by the length of arrows created with the first 2 components of the analysis (Fig. 2h). Variables bio2, bio13, and bio14 demonstrated relatively high contributions to the models, and to a lesser degree bio15. The variable with the least percentage contribution to the models was bio5.

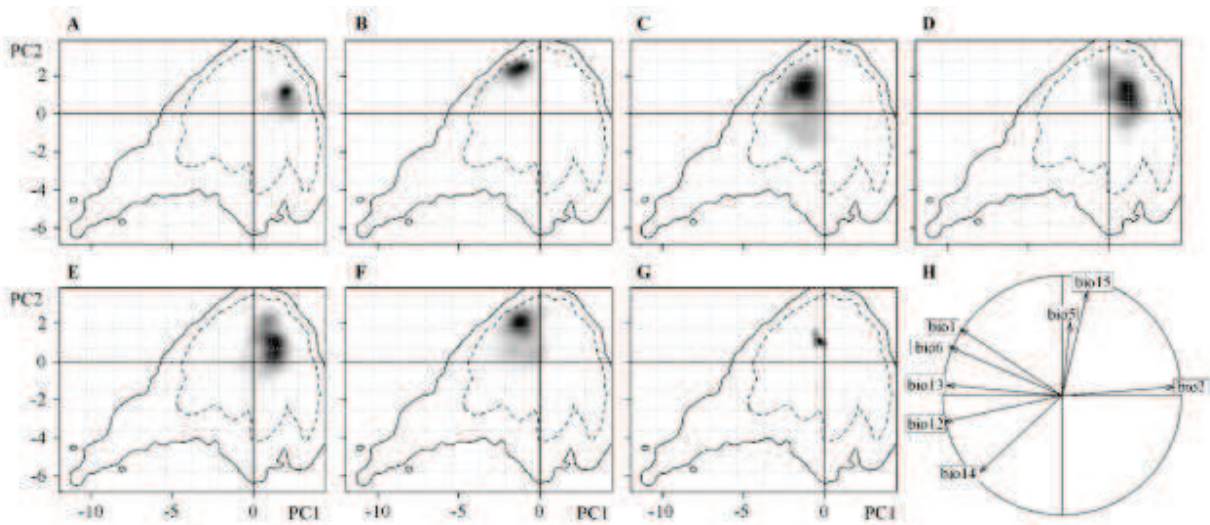


Figure 2. Representation of the climatic niche of 7 species of *Capylorhynchus* (a–g), using the first 2 axes of a principal component analysis (PCA): (A) *C. brunneicapillus*; (B) *C. chiapensis*; (C) *C. griseus*; (D) *C. gularis*; (E) *C. jocosus*; (F) *C. rufinucha*; and (G) *C. yucatanicus*. Gray shading in panels a–g indicates the occurrence density of the species in each of the climatic combinations of the environmental space. The continuous and discontinuous contour lines illustrate 100% and 50%, respectively, of the available climatic environment. (h) Arrows signify the contribution of the

climatic variables in the analysis using the first 2 PCA axis, which contribute to 78.68% of the data variability.

Table 3. Niche amplitude of 7 *Campylorhynchus* species measured in the environmental space, represented by the first 2 components of a principal components analysis and the number of pixels where the probability of occurrence of the species is >5%.

| Species | Breadth PC1 | Breadth PC2 | Niche Breadth |
|---------------------------|-------------|-------------|---------------|
| <i>C. brunneicapillus</i> | 0.31 | 0.39 | 281 |
| <i>C. chiapensis</i> | 0.61 | 0.26 | 315 |
| <i>C. gularis</i> | 0.62 | 1.33 | 702 |
| <i>C. griseus</i> | 0.50 | 0.86 | 870 |
| <i>C. jocosus</i> | 0.64 | 0.67 | 639 |
| <i>C. rufinucha</i> | 0.65 | 0.67 | 657 |
| <i>C. yucatanicus</i> | 0.07 | 0.10 | 56 |

The climate values were extracted at the points of occurrence for each species to describe the climatic niche in more detail (Fig. 3). For all variables, *C. yucatanicus* had the smallest intervals with respect to the other species in this study. *C. chiapensis*, *C. griseus*, *C. rufinucha*, and *C. yucatanicus* inhabit zones with a higher mean annual and coldest month temperature in addition to lower mean annual rainfall than at sites occupied by *C. brunneicapillus*, *C. gularis*, and *C. jocosus*. Diurnal temperature variations are lower at sites inhabited by *C. griseus*, *C. rufinucha*, and *C. yucatanicus*. Sites with *C. brunneicapillus* and *C. yucatanicus* observations exhibited extreme values for lowest annual rainfall, wettest month, and lowest coefficient of rainfall variation during the entire year. No differences among species were observed with respect to the median temperatures of the hottest month or rainfall for the driest month.

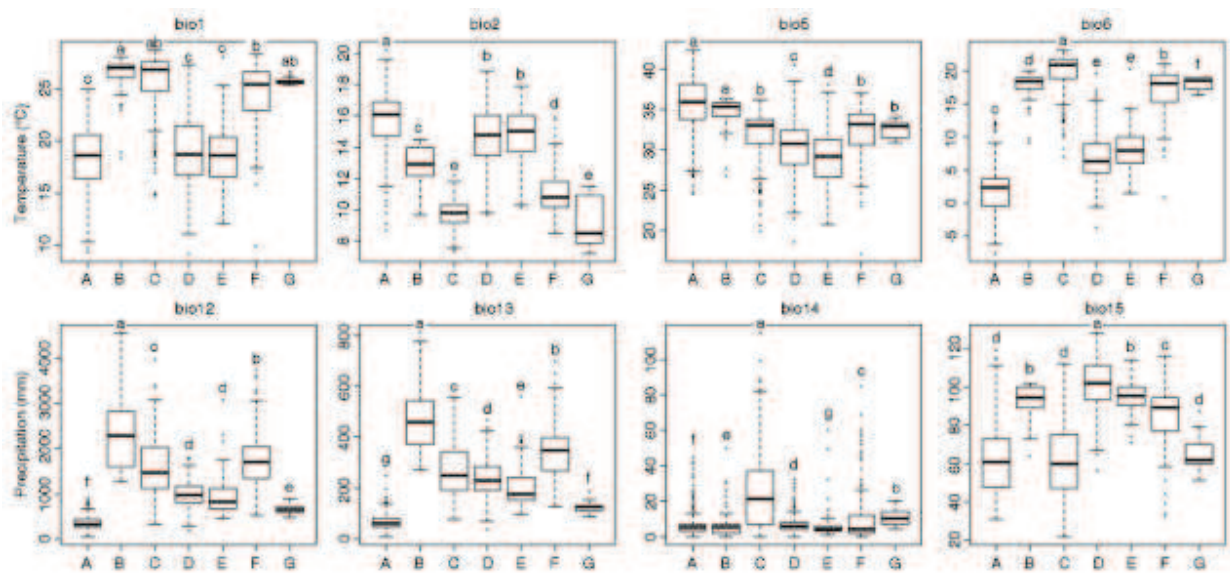


Figure 3. Descriptive statistics of each variable per species. The boxes contain 50% of the data (between the first and third quartile) and the value of the median. Between the lower and higher extreme are the interquartile data, corresponding to the range between 1.5% and 98.5% of the data. A: *C. brunneicapillus*; B: *C. chiapensis*; C: *C. griseus*; D: *C. gularis*; E: *C. jocosus*; F: *C. rufinucha*; G: *C. yucatanicus*. Different lowercase letters within the graph mean differences between species according to the Tukey test performed after the ANOVA.

The overlap indexes I and D (Table 4) demonstrate that niche similarity between pairs of species in this study is relatively low (<0.5). The climatic niches with the highest degree of similarity for both criteria are those of *C. jocosus* and *C. gularis*. According to the D overlap index, a degree of similarity exists between the niches of *C. rufinucha* and *C. griseus*, and between *C. rufinucha* and *C. chiapensis*. The lowest values for each index were obtained when the niche of *C. yucatanicus* was compared with the other species. The analysis of equitability of climatic niches between pairs of species, calculated from the observed and simulated D values, indicated that none of the climatic niches were equivalent ($P < 0.05$).

Table 4. Indices of climatic niche overlap between pairs of species: top matrix is the similitude index I; bottom matrix is the overlap index D (Warren et al. 2008, Broennimann et al. 2012). A: *C. brunneicapillus*; B: *C. chiapensis*; C: *C. gularis*; D: *C. griseus*; E: *C. jocosus*; F: *C. rufinucha*; G: *C. yucatanicus*.

| Species | | A | B | C | D | E | F | G |
|---------------------------|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>C. brunneicapillus</i> | A | — | 0.002 | 0.362 | 0.014 | 0.372 | 0.035 | 0.015 |
| <i>C. chiapensis</i> | B | 0.023 | — | 0.103 | 0.243 | 0.057 | 0.446 | 0.006 |
| <i>C. gularis</i> | C | 0.443 | 0.194 | — | 0.120 | 0.732 | 0.253 | 0.073 |
| <i>C. griseus</i> | D | 0.076 | 0.282 | 0.228 | — | 0.119 | 0.349 | 0.033 |
| <i>C. jocosus</i> | E | 0.300 | 0.117 | 0.796 | 0.190 | — | 0.215 | 0.043 |
| <i>C. rufinucha</i> | F | 0.081 | 0.533 | 0.041 | 0.679 | 0.291 | — | 0.055 |
| <i>C. yucatanicus</i> | G | 0.006 | 0.011 | 0.009 | 0.068 | 0.006 | 0.030 | — |

Discussion

Potential distribution models

The potential distribution models for each species in this study can be considered robust because of their performance and the evaluation criteria used. Models that only use presence records could be biased by the quality of data, but they have the advantage of not incorporating errors by introducing false absences (Phillips et al. 2009). The depuration of the data allowed us to reduce the bias associated with sampling error, thus guaranteeing a good representation of records for each species. Note that the obtained models in this study did not take into account biotic or historic factors that influence the real distribution of the species. They therefore have limitations and should be use with caution, at least in a local setting. The accessibility of a specific space for a species should be considered and should contribute to a more profound assessment of species distribution (Barve et al. 2011). For example, if we want to adapt the models to produce more accurate potential distribution maps, the Panama Isthmus must be included because it is inhabited by *C. griseus*, a species not recorded in North America.

C. yucatanicus represents the most restricted potential distribution, fundamentally determined by the mean temperature of the coldest month and the variation coefficient of annual rainfall. This type of distribution is characteristic for habitat specialist species that require a specific type of vegetation to provide suitable conditions for reproduction (nesting material, composition and adequate structures for nest protection, and food resources; Devictor et al. 2008). The variables used, based on temperature and rainfall, are determinant elements for the presence of tropical coastal spiny scrub vegetation, which forms part of the dune vegetation ecosystem (Flores and Espejel 1994). For objectives that differ from the vegetation structure and composition used in this study, more accurate distribution models can be obtained for *C. yucatanicus* by restricting the model training to only the area accessible to the species (Barve et al. 2011) or by adding biotic variables directly related to the presence of the species.

Characterization of ecological niche, overlap, and equivalence

In general, we observed no signs of niche conservatism (Wiens and Graham 2005, Warren et al. 2008) in this group, given that the majority of the phylogenetically related species, according to the tree proposed by Barker (2007), did not have similar niches. The closely related species *C. jocosus* and *C. gularis*, however, shared higher niche overlap indices than the other comparisons. The species included in this study presented relatively segregated climatic niches. The literature has described sister species adapting to exploit different niches, thus decreasing interspecific competition by exploiting different resources, known as the principle of competitive exclusion (Webb et al. 2002, Lovette and Hochachka 2006).

In most cases, the niche width of each species was in proportion to its geographical distribution. Species that can exploit habitats with different climatic conditions can inhabit a larger geographical area; however, of the studied group, *C. brunneicapillus* is one of the most widely distributed species but did not have a larger niche width. This discrepancy is probably due to the extensive deserts in Mexico, characteristic habitats of this species (Brewer 2001), which groups together in areas with similar climatic conditions. The use of presence records allowed us to evaluate species tolerance ranges. The species that seemed to demonstrate the least plasticity was *C. yucatanicus*; the intervals of climatic conditions it inhabits were small compared with the related species studied and the available environment within the whole study area. The specialist species, characterized by lower plasticity, are more vulnerable when confronted by current threats, such as

the effects of climate change and habitat modification and loss (Thomas et al. 2004, Biesmeijer et al. 2006, Gough et al. 2015).

Estimating potential distribution areas through modeling has fundamental implications for understanding biodiversity and decision making for conservation management (Marini et al. 2010, Mota-Vargas and Rojas-Soto 2012, Mota-Vargas et al. 2013). Measures of geographic range size can be used as surrogates for population decline and extinction risk (Purvis et al. 2000); geographic range size consistently emerges as a key correlate of extinction risk in mammals, amphibians, and birds (Cardillo et al. 2008, Sodhi et al. 2008, Lee and Jetz 2011). Our results should be used as a tool to reassess the threat category of *C. yucatanicus*, particularly at the international level. The models in the present study can be applied to other current ecological problems, for example mitigation measures for potential impacts of climate change on species distribution.

Acknowledgments

We would like to thank ECOSUR and CONACYT for the economic support provided through the PhD scholarship. We are also grateful to The Rufford Foundation and the Cornell Lab of Ornithology for financial support during this research as well as Idea Wild and Birder Exchange for the equipment donated. This study would not have been possible without the unconditional support and valuable information provided by Barbara MacKinnon H., Alexander Dzib, and other local birders.

Literature cited

- Aguirre-Gutiérrez J, Serna-Chavez HM, Villalobos-Arambula AR, Pérez de la Rosa JA, Raes N. 2015. Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*. 21:245–257.
- Barker FK. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: Insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*. 90:687–702.
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, et al. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*. 222:1810–1819.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemuller R, Edwards M, et al. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*. 313:351–354.
- BirdLife International. 2012. *Campylorhynchus yucatanicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22711293A39629157. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22711293A39629157>
- Botts EA, Erasmus BFN, Alexander GJ. 2013. Small range size and narrow niche breadth predict range contractions in South African frogs. *Global Ecology and Biogeography*. 22:567–576.
- Boulangéat I, Lavergne S, Van Es J, Garraud L, Thuiller W. 2012. Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*. 39:204–214.
- Brewer D. 2001. *Wrens, dippers and thrashers*. New Haven and London: Yale University Press. 272 p.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, et al. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*. 21:481–497.
- Brown JH. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124:255–279.
- Brown JH, George CS, Kaufman DM. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:597–623.

- Cardillo M, Mace GM, Gittleman JL, Jones KE, Bielby J, Purvis A. 2008. The predictability of extinction: Biological and external correlates of decline in mammals. *Proceeding of the Royal Society B*. 275:1441–1448.
- Chambers JM, Freeny A, Heiberger RM. 1992. Analysis of variance; designed experiments. In: Chambers JM, Hastie TJ, editors. *Statistical Models in S*, Chapter 5. Pacific Grove (CA): Wadsworth & Brooks/Cole.
- Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niche: Linking classical and contemporary approaches*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Chen G, Peterson AT. 2002. Prioritization of areas in China for the conservation of endangered birds using modelled geographical distributions. *Bird Conservation International*. 12:197–209.
- Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, et al. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*. 47:15–25.
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*. 117:507–514.
- Elith J, Burgman M. 2002. Predictions and their validation: Rare plants in the Central Highlands, Victoria. In: Scott JM, Heglund PJ, Morrison ML, editors. *Predicting species occurrences: Issues of scale and accuracy*. Washington (DC): Island Press.
- Elith J, Leathwick JR. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:677–697.
- Flores JS, Espejel I. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán [Vegetation types of the Yucatan Peninsula]. *Etnoflora Yucatanense*. [Mérida (Mexico)]: Universidad Autónoma de Yucatán. 136 p.
- Gaston KJ. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Gough LA, Sverdrup-Thygeson A, Milberg P, Pilskog HE, Jansson N, et al. 2015. Specialists in ancient trees are more affected by climate than generalists. *Ecology and Evolution*. 5:5632–5641.
- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8:993–1009.

- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135:147–186.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965–1978.
- Hof C, Rahbek C, Araújo MB. 2010. Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography*. 33:242–250.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22:415–427.
- Kadmon R, Farber O, Danin A. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*. 13:853–867.
- Lee TM, Jetz W. 2011. Unravelling the structure of species extinction risk for predictive conservation science. *Proceedings of the Royal Society B*. 278:1329–1338.
- Lovette IJ, Hochachka WM. 2006. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*. 87:S14–S28.
- Marini MÂ, Barbet-Massin M, Lopes LE, Jiguet F. 2010. Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal of Ornithology*. 151:857–866.
- Mota-Vargas C, Rojas-Soto OR. 2012. The importance of defining the geographic distribution of species for conservation: The case of the Bearded Wood-Partridge. *Journal for Nature Conservation*. 20:10–17.
- Mota-Vargas C, Rojas-Soto OR, Lara C, Castillo-Guevara C, Ballesteros-Barrera C. 2013. Geographic and ecological analysis of the Bearded Wood Partridge *Dendrortyx barbatus*: Some insights on its conservation status. *Bird Conservation International*. 23:371–385.
- Peterson AT. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*. 78:419–433.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190:231–259.
- Phillips SJ, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 31:161–175.
- Phillips SJ, Dudík M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, et al. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*. 19:181–197.

- Plasencia-Vázquez AH, Escalona-Segura G, Esparza-Olguín LG. 2014. Modelación de la distribución geográfica potencial de dos especies de psitácidos neotropicales utilizando variables climáticas y topográficas [Potential geographical distribution modeling of two neotropical parrot species using climatic and topographic variables]. *Acta Zoológica Mexicana*. 30:471–490.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlshaw G, Mace GM. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B* 267:1947–1952.
- R Development Core Team. 2014. A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>
- Sánchez-Cordero V, Martínez-Meyer E. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97:7074–7077.
- Scott JM, Heglund PJ, Morrison ML. 2002. Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale. Washington (DC): Island.
- Selander RK. 1964. Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *University of California Publications in Zoology*. 74:1–305.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo [Mexican Official Standard NOM-059-ECOL-2010, Environmental Protection - Native species of wild flora and fauna in Mexico-Risk categories and specifications for inclusion, exclusion or change - List of endangered species]. *Diario Oficial de la Federación*, segunda sección, jueves 30 de diciembre de 2010.
- Slatyer RA, Hirst M, Sexton JP. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*. 16:1104–1114.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*. 10:1115–1123.
- Sodhi NS, Bickford D, Diesmos AC, Lee TM, Koh LP, et al. 2008. Measuring the meltdown: Drivers of global amphibian extinction and decline. *PLoS ONE*. 3:e1636.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. New York: Freeman & Co. 887 p.

- Stevens GC. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*. 133:240–256.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427:145–148.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 102:8245–8250.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*. 62:2868–2883.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33:475–505.
- Wiens JJ, Graham A. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36:519–539.
- Wintle BA, McCarthy MA, Volinsky CT, Kavanagh RP. 2003. The use of Bayesian model averaging to better represent uncertainty in ecological models. *Conservation Biology*. 17:1579–1590.
- Yandell BS. 1997. *Practical data analysis for designed experiments*. London (UK): Chapman & Hall.

CAPÍTULO III. Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves, Troglodytidae)

Artículo publicado en la Revista Biología Tropical (Anexo 3):

**Serrano-Rodríguez, A., Escalona-Segura, G., Plasencia Vázquez A. H., Iñigo Elias E. E. y L. Ruiz-Montoya. 2017. Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves: Troglodytidae). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*. 65 (4): 1554-1568. doi.org/10.15517/rbt.v65i4.26599
<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/26599>**

Anay Serrano-Rodríguez¹, Griselda Escalona-Segura¹, Alexis H. Plasencia Vázquez², Eduardo E. Iñigo Elias³ & Lorena Ruiz-Montoya¹

1. El Colegio de la Frontera Sur. Avenida Rancho Polígono 2-A Ciudad Industrial, Lerma, Campeche, Campeche, México CP. 24500; anayserrano1984@gmail.com, gescalon@ecosur.mx, lruiz@ecosur.mx

2. Universidad Autónoma de Campeche. Avenida Agustín Melgar, Colonia Buenavista, Campeche, Campeche, México CP 24039; alexpla79@gmail.com

3. Cornell Lab of Ornithology. 159 Sapsucker Woods Rd Ithaca, NY 14850, USA Ithaca, NY, EUA; eei2@cornell.edu

Abstract: Potential distribution and landscape connectivity: criteria for reevaluating the threat degree of *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves, Troglodytidae). Geographic distribution and habitat quality are key criteria for assessing the degree of risk of species extinction threat. *Campylorhynchus yucatanicus* (Yucatan Wren, Troglodytidae) is an endemic bird of the Northern coast of the Yucatán Peninsula, Mexico, with a distribution restricted to a narrow strip of habitat, between Campeche and Yucatán states. Currently, the Yucatán coast has lost more than half of the coastal dune vegetation, and other habitats have been modified mainly because there is not an urban development plan and the natural resources management is poor. These factors threaten *C.*

yucatanicus, which is listed as a near threatened species by IUCN and as an endangered species by Mexican law NOM-059-2010. In this paper, *C. yucatanicus*'s potential distribution was modeled using 64 presence records from several sources (1960 y 2009), a set of climate variables, and a vegetation index layer of normalized difference (NDVI). To assess the degree of landscape connectivity we used a map of vegetation types and land use, distance to villages and paved roads. The potential distribution model showed an area of approximately 2 711 km², which is 2% of the total area of the Yucatán Peninsula distribution. In this area, only 27% is protected by Biosphere Reserve category and only 10% belong to core conservation areas, with land use restrictions and relatively effective protection. The populations from Ría Lagartos and Western Celestún regions appear to be the most isolated following the model of landscape connectivity. Landscape permeability among fragments of dune vegetation near the coast is low, mainly due to the distribution of urban areas. These results can be used to establish management strategies, and show that the species is in more delicate conditions than what it has been described by IUCN. We consider that *C. yucatanicus* should be given endangered category by IUCN, because of their distribution and the context of the current landscape connectivity.

Key words: endemic, threatened, Yucatan Wren, potential distribution, landscape connectivity

La fragmentación antropogénica del hábitat es considerada una de las mayores amenazas a la biodiversidad en el mundo (Naranjo et al., 2009; Keith, 2015). Como una consecuencia directa, ha disminuido de forma abrupta la conectividad entre las poblaciones de varias especies de aves, lo cual puede provocar la extinción de poblaciones aisladas (Bellard et al., 2012; Modest & Hassan, 2016). A este fenómeno son generalmente más vulnerables las especies de distribución restringida o aquellas que son hábitat específicas (Dyer et al., 2016). Surgen entonces los estudios que involucran modelos de distribución potencial de especies (SDM) y análisis espaciales, como por ejemplo la conectividad del paisaje, como una herramienta importante no solo para investigaciones teóricas en ecología y procesos evolutivos, sino para elaborar estrategias de conservación de estas especies en particular y de la biodiversidad en general (Guisan et al., 2006; Kozak et al., 2008; Correa et al., 2016). En ese sentido se dirigen una gran cantidad de métodos cada vez más eficientes que buscan obtener patrones espaciales con los datos disponibles hasta el momento (McRae et al., 2008; Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013).

La respuesta de los organismos a la estructura del paisaje depende de muchos factores entre los que se encuentran la escala en la que perciban la heterogeneidad del mismo y la habilidad que tengan para moverse (Tischendorf & Fahrig 2000). Entre las aproximaciones más ampliamente difundidas para analizar la conectividad del paisaje, están aquellas basadas en modelos de circuitos (McRae et al., 2008), donde se puede caracterizar el paisaje espacialmente de una manera explícita. Esto permite evaluar la importancia de los elementos individuales para el mantenimiento o fomento de la conectividad del paisaje en su conjunto, constituyendo una herramienta muy útil para orientar decisiones dirigidas al manejo de vida silvestre (Koen et al., 2010; Shimazaki et al., 2016).

Diseñar planes ambientales adecuados es un gran reto, porque no se cuenta con la información básica necesaria que permita, en primer lugar, definir con certeza especies y áreas prioritarias para la conservación (Stotz et al., 1996; Alaniz et al., 2016). En México, se han establecido una gran cantidad de reservas y áreas naturales protegidas (ANP) con el objetivo de salvaguardar ecosistemas, especies, y biodiversidad en general; sin embargo, en muchas de ellas no existe infraestructura ni información para poder llevar a cabo un plan de manejo adecuado (Bezaury-Creel & Gutiérrez-Carbonell, 2009; Maass et al., 2010). Se necesitan estrategias de conservación que incluyan especies correctamente catalogadas por su riesgo de amenaza e identificar áreas de hábitats potencialmente adecuados dentro y fuera de las ANP actuales, que actúen como corredores y permitan una conexión entre las poblaciones de interés (Rödder et al., 2016).

En la actualidad, se estima que la costa de la Península de Yucatán ha perdido más de la mitad de la extensión territorial del complejo de vegetación de duna costera, principalmente por obras de urbanización y por el mal aprovechamiento que se ha hecho de los recursos naturales (Durán et al., 2010). A medida que el matorral costero y la vegetación aledaña se han perdido, la distribución de las especies asociadas también podría afectarse. De las aves registradas en la Península, *Campylorhynchus yucatanicus* (Matraca Yucateca, Troglodytidae) es una de las que presenta distribución más restringida (Paynter, 1955; Ceballos et al., 2002; Navarro-Sigüenza & Peterson, 2007, Vázquez-Miranda et al., 2009; MacKinnon, 2013; Berlanga et al., 2015). Esta ave es endémica y su ocurrencia se limita a una estrecha franja costera del norte de la Península, entre los estados de Campeche y Yucatán (Howell & Webb, 1995; del Hoyo et al., 2005; MacKinnon, 2013). Se ha descrito que habita en el matorral costero espinoso (Zimmerman, 1957), el cual es considerado como raro y de poca extensión (Espejel, 1984; 1987; Flores & Espejel, 1994), aunque

ocasionalmente se registran individuos en el borde de manglares y malezas de sitios parcialmente perturbados cercanos a la costa (del Hoyo et al., 2005). Las principales amenazas de *C. yucatanicus* que se reconocen son el desarrollo de infraestructura hotelera, expansión de comunidades rurales y en menor medida la colecta de leña y la tala (CONANP, 2000; Vargas-Soriano et al., 2010). Es por eso que la especie está catalogada como en peligro de extinción por la NOM-059-2010 (SEMARNAT, 2010); sin embargo, la IUCN (2015) la ubica en la categoría de vulnerable. El objetivo de este estudio fue determinar el área de distribución geográfica potencial de *C. yucatanicus* y la representatividad de esta en el sistema nacional de áreas protegidas, así como evaluar la conectividad del paisaje con vistas a reconsiderar la categoría de amenaza de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El presente estudio se llevó a cabo en la costa norte de la Península de Yucatán, que incluye los estados mexicanos de Campeche, Quintana Roo y Yucatán. De acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (2004), la Península posee un clima cálido-húmedo, con un régimen de lluvias en verano, temperatura promedio de 25.7°C, con mínimos de 18°C y máximos de 45°C. Cuenta con tres épocas climáticas a lo largo del año: “Secas” de febrero a mayo, “Lluvias” de junio a septiembre y “Nortes” de octubre a marzo (García, 2004).

En general, la Península de Yucatán presenta suelos básicamente calcáreos, sin grandes accidentes geográficos y de formación reciente. La mayor parte de este territorio está cubierto por selvas tropicales, como selva baja caducifolia, mediana subcaducifolia, y mediana subperennifolia. Otros tipos de vegetación ocupan un área más reducida en la Península; sin embargo, fueron de mayor interés para este estudio ya que en ellos habita *C. yucatanicus*. Estos tipos de vegetación fueron la vegetación de dunas costeras, la vegetación arbustiva de manglar, la selva baja espinosa caducifolia y la vegetación secundaria arbórea de selva baja espinosa caducifolia (INEGI, 2014).

En la costa norte de la Península de la Yucatán, están establecidas dos Reservas de la Biosfera (RB) que se ubican en los extremos de la distribución de *C. yucatanicus*: RB Ría Celestún y RB Ría Lagartos. Adicionalmente, existen tres reservas estatales (RE): RE El Palmar, RE Humedales y manglares de la costa norte de Yucatán y RE Dzilam. Estas RE cubren casi la totalidad de la costa norte de Yucatán comprendida entre las dos RB anteriormente mencionadas.

Modelación de la distribución potencial: Se emplearon registros de presencia de *C. yucatanicus*, disponibles en las bases de datos del Gbif (<http://www.gbif.org>) y eBird (<http://ebird.org>). Entre el total de registros disponibles se eliminaron aquellos que estaban repetidos o muy cercanos entre sí (a menos de 1 km), así como aquellos que eran de procedencia dudosa o los que aparecían en áreas donde se conoce que la especie no está presente por trabajo de campo y experiencia de especialistas y observadores de aves. Finalmente, se seleccionaron 64 registros de presencia que cumplieron con los requisitos antes mencionados, y que correspondieron al periodo entre 1960 y 2009.

Para modelar la distribución potencial y el nicho ecológico de *C. yucatanicus* se analizaron 19 capas bioclimáticas con una resolución espacial de 30' (aproximadamente 1 km) derivadas de valores mensuales de precipitación y temperatura (Cuervo et al., 2013). Estas capas de clima describen un periodo comprendido entre 1910 y 2009. Se realizó un análisis de correlación entre pares de variables para desechar aquellas que tenían índices de correlación de Pearson mayores de 0.7 usando el ENMTools (Warren et al., 2008; 2010). Finalmente, se incluyeron nueve variables bioclimáticas en el análisis (Cuadro 1). El criterio para la selección de las variables fue el conocimiento de la biología de la especie, además de los coeficientes de correlación de Pearson antes mencionados.

Adicionalmente, se empleó una capa de índice topográfico de 30' de resolución (http://gcmd.nasa.gov/records/GCMD_HYDRO1k.html) y dos capas de Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) como medida indirecta de la estructura de la vegetación; una de ellas correspondiente al promedio de NDVI en el mes de abril durante cuatro años (del 2006 al 2009, mes seco), y otra del promedio de los mismos años en el mes de octubre (mes húmedo), obtenidos a partir del satélite MODIS (<http://earthexplorer.usgs.gov>) con una resolución de 250 m. Estas capas fueron remuestreadas a una resolución de 30'.

Los mapas de distribución potencial fueron generados en el programa MaxEnt (Phillips et al., 2006) y se usó el algoritmo de máxima entropía, que es uno de los de mejor desempeño para conjunto de datos de sólo presencia (Elith & Graham, 2006). Se obtuvieron 15 modelos y para cada uno se realizaron 1000 iteraciones, en los cuales se empleó el método de remuestreo bootstrap. El 80% de los datos se utilizaron para obtener los modelos y el resto para la validación de los mismos. La validación del modelo se efectuó a través de los valores de AUC que arroja el MaxEnt y a través del programa ROC parcial (Barve, 2008), como sugieren Peterson et al. (2008), para mitigar las

limitaciones de este método. En este proceso se buscaron las relaciones entre los AUC de las curvas ROC observadas y los valores esperados al azar, empleando un umbral de error esperado de 5% y 1000 iteraciones. Los valores resultantes se encuentran entre 0 y 2, donde 1 equivale a un modelo obtenido totalmente por azar y se consideró un buen modelo aquel en el que se obtuvieron valores > 1.

Cuadro 1. Variables utilizadas para modelar la distribución potencial y el nicho ecológico potencial de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán. Se muestran los valores y vectores propios de cada variable que se obtuvieron en el PCA para graficar en dos dimensiones el espacio ambiental con los dos primeros componentes.

Table 1. Variables used to model the potential distribution and potential ecological niche of *C. yucatanicus* in the Yucatán Peninsula. Eigenvalues and eigenvectors of each variable obtained in the PCA to graph the environmental space with the first two components in two dimensions.

| Variable | Valores propios (PCA) | Vectores propios (PCA) | |
|---|--------------------------|---------------------------|--------|
| Temperatura media anual (bio1) | 179.5 | -31.4 | -347.6 |
| Intervalo diurno de temperatura (bio2) | 279.1 | -16.3 | -233.2 |
| Desviación estándar de la temperatura (bio4) | 168.5 | -185.2 | -229.9 |
| Máxima temperatura del mes más cálido (bio5) | 593.5 | 8.6 | 13.1 |
| Mínima temperatura del mes más frío (bio6) | 463.4 | -335.6 | -115.4 |
| Precipitación media anual (bio12) | 64.0 | -334.7 | 190.4 |
| Precipitación del mes más seco (bio13) | 85.0 | -295.0 | -157.4 |
| Precipitación del mes más húmedo (bio14) | 2.7 | -386.3 | -77.2 |
| Coefficiente de variación de la precipitación (bio15) | 143.6 | 246.2 | -293.1 |
| Índice topográfico | 6.9 | -21.5 | 197.1 |
| NDVI abril | 14.5 | -170.5 | 143.2 |
| NDVI octubre | 39.1 | 81.4 | -97.3 |

Para obtener un mapa binario de presencia/ausencia se aplicaron diferentes líneas de corte a la mediana de los 15 modelos obtenidos. Estas se establecieron teniendo en cuenta cuatro de los algoritmos más utilizados y recomendados en la literatura: el de presencia mínima de los puntos de entrenamiento (minimum training presence, MTP), el 10 percentil (10 percentile training presence, 10P), la sensibilidad y especificidad equivalentes (equal training sensitivity and specificity, ETSS) y la de sensibilidad máxima de entrenamiento más especificidad (Maximum training sensitivity plus specificity, MTSPS) (Liu et al., 2005; Peterson et al., 2008). Para seleccionar el mejor entre los cuatro algoritmos, se tuvieron en cuenta aspectos descritos de la historia natural de la especie (Zimmerman, 1957; Rabenold, 1990; Howell & Webb, 1995; Barker, 2007; Vargas-Soriano et al., 2010; MacKinnon, 2013), así como información que se conoce por experiencia de campo durante muestreos realizados en áreas donde se localiza *C. yucatanicus*, ya que el error de omisión no fue diferente entre ellos.

La contribución de las variables ambientales a la predicción del modelo se evaluó analizando los resultados del Jackknife, disponible en el MaxEnt. Se utilizaron además, los valores de la mediana para los porcentajes de contribución relativa de cada variable para los 15 modelos. Para poder visualizar cómo es que las variables ambientales con mayor aporte influyen sobre la predicción del modelo se utilizaron las curvas de respuesta. Estas curvas muestran cómo afecta cada variable ambiental a la predicción de MaxEnt, teniendo en cuenta la probabilidad predicha de condiciones idóneas frente a los valores de cada variable ambiental. (Phillips et al., 2006).

Para analizar la ubicación y tamaño del nicho con respecto a las condiciones ambientales disponibles en el espacio ambiental, se empleó un análisis de componentes principales con las 12 variables utilizadas (Cuadro 1) y graficamos los primeros dos vectores. Los valores máximos y mínimos en el gráfico estuvieron determinados por los valores extremos de las variables ambientales, los cuales se extrajeron de todo el ambiente disponible en el área de estudio en la Península de Yucatán. Para dicho análisis se diseñó un gráfico de 100x100 cuadrantes, en la que cada celda corresponde a un vector único con una combinación de condiciones ambientales disponibles (Broennimann et al., 2012). En el gráfico se representó la probabilidad de ocurrencia de la especie a través de la densidad de presencia en cada celda del espacio ambiental. Estos valores se estimaron y suavizaron con una función de densidad de Kernel (Silverman, 1986; Broennimann et al., 2012). El análisis se ejecutó en el paquete estadístico R (R Development Core Team 2014)

y permitió caracterizar el nicho ecológico potencial de la especie de forma integral a través de la representación gráfica en el espacio ambiental.

Conectividad del paisaje: Para evaluar la resistencia que ofrece el paisaje al movimiento de individuos se utilizó la teoría de circuitos (McRae et al., 2008) implementada en el Circuitscape (McRae & Shah, 2009). El término resistencia se usó como antónimo de la conectividad del paisaje, que definimos como el grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento de los individuos (Taylor et al., 1993) que pueden moverse al azar entre dos sitios o nodos. En este contexto, los nodos según la teoría de circuitos en los modelos de conectividad pueden ser parches de hábitat, poblaciones o puntos en el paisaje, entre los cuales nos interesa evaluar conectividad (McRae et al., 2008). Para establecer los nodos focales se utilizaron los puntos de ocurrencia de las bases de datos del Gbif y eBird, además de registros de campo nuestros y de observadores de aves obtenidos entre el 2010 y 2016. Después de depurar los datos de campo quedaron 28 nodos focales, que se corresponden a un conjunto de ocurrencias cercanas entre sí (< 500 m). El área analizada es un recorte del mapa de la Península de Yucatán que contenía la distribución potencial obtenida, lo cual permitió adquirir modelos de resistencia más certeros (Koen et al., 2010). En primera instancia, se confeccionó un mapa de idoneidad de 200 m de resolución, teniendo en cuenta los tipos de vegetación y usos de suelo (INEGI, 2013), la distancia a los asentamientos humanos y la distancia a las carreteras asfaltadas. A cada una de estas variables se le asignó un peso considerando la relación que tienen sobre la probabilidad de presencia de la especie: 75 al tipo de vegetación, 15 a la distancia a los poblados y 10 a la distancia a las carreteras asfaltadas. El valor de peso de estas variables se estableció *a priori* teniendo en cuenta nuestras observaciones de campo, y de otros observadores de aves, y la información disponible en la literatura acerca de la ecología de la especie (Paynter, 1955; Zimmerman, 1957; del Hoyo et al., 2005; Vargas-Soriano et al., 2010). De igual manera, se establecieron clases dentro de cada variable, a las cuales le asignamos un valor de importancia para la presencia de la especie, desde cero si considerábamos que no era probable que los individuos pudieran hallarse, hasta 100 en aquellas con alta probabilidad de que pudieran estar. Los tipos de vegetación con valores de peso más altos se eligieron de acuerdo a la cantidad de registros de la especie en cada tipo y fueron: vegetación de dunas costeras (100), vegetación arbustiva de manglar y vegetación secundaria arbustiva de selva baja espinosa caducifolia (35), y vegetación secundaria arbórea de selva baja espinosa caducifolia (25).

RESULTADOS

Modelación de la distribución potencial: El modelo de distribución potencial de *C. yucatanicus* seleccionado obtuvo un buen desempeño con un valor de 0.99 tanto para los datos de entrenamiento como para los de validación. Los mapas binarios que se lograron usando las líneas de corte con los algoritmos MTP, ETSS y MTSPS fueron semejantes y tendieron a sobreestimar la distribución potencial de la especie, atendiendo a los criterios de la historia natural de *C. yucatanicus* que se tuvieron en cuenta y los registros de campo actuales obtenidos por nosotros entre el 2014 y el 2016. Se eligió el algoritmo 10P para confeccionar el mapa binario porque fue el que menos sobreestimó el área de distribución potencial, para lo cual se tuvieron en cuenta los criterios antes mencionados (Fig. 1A y C). Mediante el análisis de la curva ROC parcial se obtuvo un promedio de 1.34 ± 0.12 , en un intervalo entre 1.12 y 1.79. Estos valores fueron superiores al umbral (≥ 1), lo que indica que el modelo albergó una buena predicción del hábitat adecuado para la presencia de la especie (Peterson et al., 2008), teniendo en cuenta las variables empleadas.

El nicho ecológico de *C. yucatanicus* estimado en el espacio ambiental no cubrió la totalidad del nicho disponible en el área estudiada (Fig. 1B) y representó menos del 50% del mismo. Este fue relativamente marginal respecto al ambiente disponible, y sus centros no coinciden. Se observaron dos espacios ambientales separados que describieron el nicho de la especie, uno en el que la densidad de ocurrencias es mayor y otro más pequeño y con densidad de ocurrencias menor. Los dos primeros componentes del PCA explicaron un 61% de la varianza en el espacio ambiental disponible. Las variables que más aportaron a la varianza del conjunto de datos en todo el espacio ambiental fueron bio5, bio6, bio2 y bio1 en ese orden (Cuadro 1), relacionadas con los factores climáticos de temperatura y precipitación.

Las variables con los mayores porcentajes de aporte al modelo coincidieron con las de mayor contribución según Jackknife. Según este análisis la variable que más aportó fue la precipitación media anual (bio12), con un porcentaje de contribución del 49%. Le siguieron en importancia la precipitación del mes más seco (bio13) con el 31%, y el NDVI de octubre con un 14% de aporte al modelo.

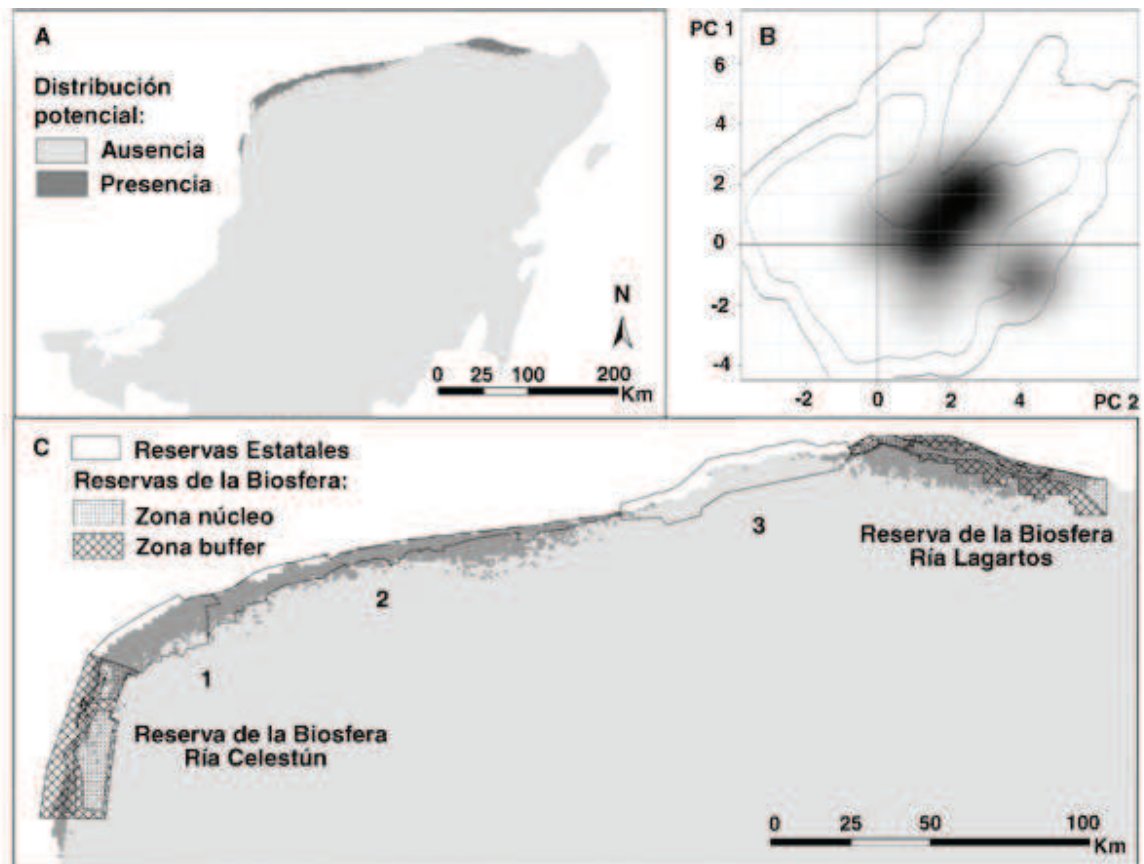


Fig. 1. A. Modelo de distribución potencial de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán obtenidos en MaxEnt con las variables empleadas; B. modelo de nicho ambiental de la especie graficando los dos primeros componentes del PCA donde la intensidad de sombreado gris muestra la densidad de ocurrencias de la especie en cada celda y las curvas de nivel continuas y discontinuas ilustran el 100% y 50% respectivamente, del medio ambiente disponible; y C. Ubicación de las Reservas de la Biosfera presentes en la zona y las Reservas Estatales: (1) El Palmar, (2) Humedales y Manglares de la costa norte de Yucatán, (3) Dzilam.

Fig. 1. A. Potential distribution model of *C. yucatanicus* in the Yucatán Peninsula, obtained in Maxent with the variables used; B. Model of environmental niche of this species, the graph show the plot of the two first components of PCA. The intensity of gray shading shows the density of occurrence of the species in each pixel, and the continuous and discontinuous curves illustrate the environmental available, 100% and 50% respectively; and C. Location of Biosphere Reserves present in the area and the State Reserves: (1) El Palmar, (2) Humedales y Manglares de la costa norte de Yucatán, (3) Dzilam.

La distribución potencial de *C. yucatanicus* estuvo condicionada por variables de precipitación y por la estructura de la vegetación (evaluado a través del NDVI). Según el modelo seleccionado, *C. yucatanicus* se distribuyó potencialmente en áreas donde las precipitaciones anuales se mantienen sobre los 600 mm; por debajo de este valor fue nula la predicción de ocurrencias (Fig. 2). Por encima de los 600 mm de precipitación anual la idoneidad del hábitat decreció exponencialmente y a partir de los 900 mm ya no se predice ninguna presencia. Además, se predijo mayor idoneidad de hábitat en zonas en las cuales durante el mes más lluvioso las precipitaciones son escasas y se mantienen en un intervalo entre los 30 y 80 mm. En relación al NDVI, los resultados indicaron que los hábitats adecuados para *C. yucatanicus* se localizan con mayor frecuencia en áreas con vegetación escasa, con zonas de suelo desnudo que pueden ser rocosos. La idoneidad del hábitat para la presencia de la especie disminuye a medida que la vegetación se hace más densa (Fig. 2).

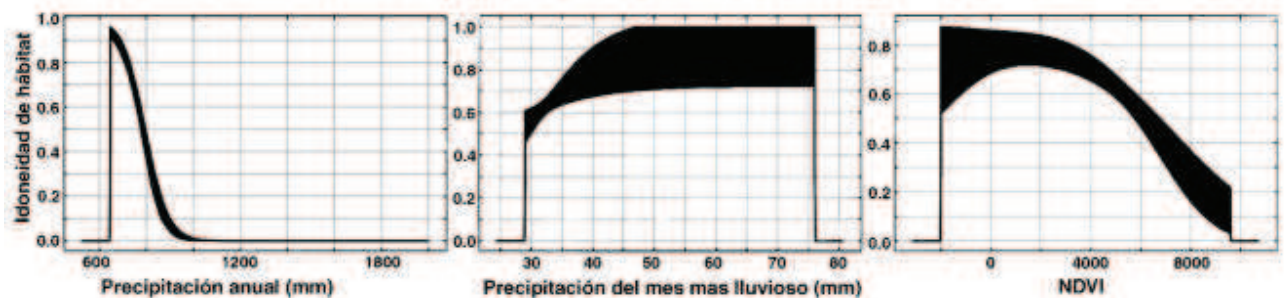


Fig. 2. Curvas de respuesta de las variables ambientales que tuvieron mayor porcentaje de contribución a los modelos de distribución potencial (>10%) de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán.

Fig. 2. Response curves of environmental variables with the greatest percentage contribution to potential distribution models (> 10%) of *C. yucatanicus* in the Yucatan Peninsula.

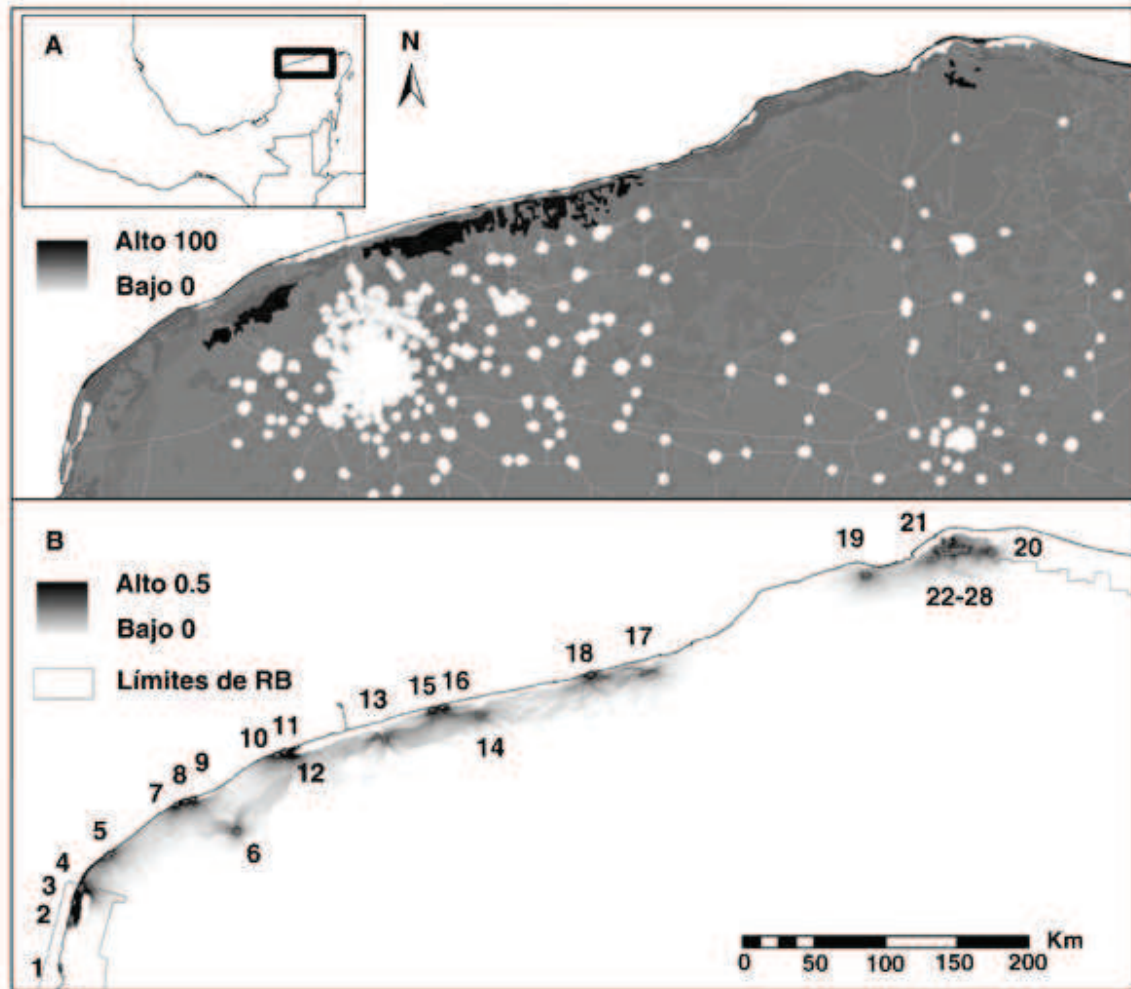


Fig. 3. Mapa de permeabilidad del paisaje para *C. yucatanicus* teniendo en cuenta los tipos de vegetación y uso de suelo, la distancia a los asentamientos humanos y a las carreteras asfaltadas (A) y modelo de conectividad entre poblaciones de *C. yucatanicus* representando la conductancia entre nodos focales (B). RB: Reserva de la Biosfera.

Fig. 3. Map of landscape permeability for *C. yucatanicus* considering the types of vegetation and land use, distance to human settlements and paved roads (A) and model connectivity among populations of *C. yucatanicus* representing the conductance between focal nodes (B).

El área de distribución potencial estimada para *C. yucatanicus* fue de 2 711 Km², lo cual representa aproximadamente un 2% del área total que ocupa la Península de Yucatán. El mayor porcentaje de área de distribución potencial estuvo dentro de alguna de las tres ANP estatales, que

contienen el 66% (1 780 Km²): 2% en RE Dzilam (48 Km²), 21% en la RE Ciénagas y manglares de la costa norte de Yucatán (580 Km²) y 15% en la RE El Palmar (414 Km²). La menor proporción de área de distribución potencial se encontró en las RB, estando el 20% en la RBRL (543 Km²), y el 7% en RBRC (282 Km²). Además, sólo el 10% del área potencial se encontró protegida dentro de alguna zona núcleo de las RB (7% en RBRL y 3% en RBRC), lo que corresponde a una pequeña área de 282 Km².

Conectividad del paisaje: Las variables analizadas y el mapa de condiciones favorables (Fig. 3A) permitieron obtener un modelo de conectividad del paisaje para el probable movimiento de individuos entre poblaciones (Fig. 3B). De manera general, el modelo predijo que puede existir cierta conectividad entre la mayoría de las poblaciones de *C. yucatanicus*. Sin embargo, hubo grupos de poblaciones que pudieran estar más aisladas del resto. Por ejemplo, la población 1 dentro de la RBRC, en el extremo más occidental de la distribución de la especie, está potencialmente aislada del resto de las poblaciones. Así mismo, el grupo de nodos focales ubicados en la zona oriental de la distribución, del 19 al 28, no parecen tener relación con los demás nodos focales. La conectividad entre poblaciones más alejadas fue relativamente baja y estuvo favorecida, en la mayoría de los casos, por los fragmentos de vegetación secundaria arbustiva y arbórea de selva baja espinosa caducifolia (más alejados de la línea de costa), y no por la vegetación de dunas costeras.

DISCUSIÓN

La distribución potencial obtenida para la especie en este trabajo incluyó las localidades que reportan anteriormente otros autores (e.g. Paynter, 1955; Zimmerman, 1957; Howell & Webb, 1995; Vargas-Soriano et al., 2010), ubicándose por la mayor parte del litoral costero desde el extremo norte de Campeche hasta el límite este de la RBRL. Sin embargo, el modelo de distribución potencial que aquí se presentó, difiere en extensión del mapa que reporta CONABIO (Navarro-Sigüenza & Peterson, 2007), ya que se detectó que existe menor área con condiciones favorables para la especie. En el área comprendida entre el poblado de Dzilam de Bravo hasta los alrededores de la localidad de San Felipe, hubo una baja representación del área de distribución potencial de la especie, que puede estar dada porque en dicha zona el manglar se desarrolla hasta

la orilla de la línea de costa. Por esta razón, en esta porción de la línea costera las dunas son escasas o inexistentes y no se encuentra el hábitat adecuado para el desarrollo de la especie. En la ANP de Dzilam, por ejemplo, se pueden encontrar fragmentos con vegetación secundaria de selva baja caducifolia espinosa, pero esta ha sufrido grandes modificaciones por el extensivo uso para la ganadería, la agricultura y la extracción de roca caliza, incluso dentro de las áreas destinadas a la protección (Lamb et al., 2005). Las modificaciones de la vegetación que ahí se han encontrado (Leirana-Alcocer et al., 2009), podrían estar influyendo negativamente en la presencia de la especie.

Los registros de *C. yucatanicus* más alejados de la línea de costa obtenidos por nosotros en trabajo de campo se ubican a 7 km de la playa, mientras que MacKinnon (2013) refiere que lo más alejado de la costa que ha detectado la especie es a 5 km. En los modelos obtenidos con las líneas de corte según los algoritmos MTP, ETSS y MTSPS, la especie presentó una distribución potencial a más de 15 km de la zona costera. Esta fue una de las razones por las cuales no se tomaron en cuenta y se optó por tomar como el mejor mapa binario el que se obtuvo con la opción 10P, que si cumplía con este requerimiento de la especie. Atendiendo a este criterio y a la experiencia en campo, los mapas de distribución potencial propuestos por Navarro-Sigüenza y Peterson (2007) también sobrestiman el área de distribución potencial de la especie.

La mayor parte del área de distribución que se obtuvo para la *C. yucatanicus* está dentro del estado de Yucatán. Aun cuando casi toda esta zona costera se encuentra dentro de alguna ANP de tipo federal o estatal, algunos autores recomienda proteger el 100% del área de distribución de las especies cuando estas son cercanas o menores a 1 000 km² (Rodrigues et al., 2004). Por otro lado, los Planes de Manejo en las ANP no han existido siempre, y los que hay no contemplan en general que el manejo de los recursos se fundamenta en el entendimiento de los procesos funcionales de los ecosistemas (Herrera et al., 2004; Maass et al., 2010). En la zona de estudio, las dunas costeras están siendo destruidas a lo largo de 25 km a ambos lados de la ciudad de Progreso, por el alargamiento de las zonas urbanas de los pueblos costeros, la construcción de carreteras, las áreas de contenedores de carga y la urbanización para el turismo semintensivo (Herrera et al., 2004). A lo largo de la costa norte de la Península de Yucatán se tiene conocimiento de construcciones de viviendas en donde ocurría el matorral costero, incluso dentro de las ANP.

Por esta razón, el hábitat de *C. yucatanicus* está siendo destruido principalmente en esta zona, ya que la demanda de espacios para recreación durante el verano por los habitantes de la

ciudad de Mérida y zonas aledañas es cada día mayor. Aunado a esto, los procesos que han impactado los ecosistemas costeros se han ido amplificando, con lo que ha sido evidente la pérdida de hábitats críticos y se ha incrementado la contaminación orgánica (Eúan & Scout, 2002, Herrera et al., 2002). En muchas de estas áreas no existen sistemas de alcantarillado y de tratamiento de aguas residuales, con lo que la salud de los ecosistemas se ve seriamente amenazada (Bricker et al., 1999). Además, se debe tener en cuenta que la calidad del agua en las lagunas costeras y en la zona marina adyacente se ha reducido a consecuencia de las descargas de aguas residuales urbanas e industriales (Herrera et al., 2002). La vegetación secundaria de selva baja espinosa caducifolia, y la secundaria de manglar arbustivo, donde también pueden encontrarse poblaciones de *C. yucatanicus*, también están siendo modificadas y fragmentadas. Una vez eliminada la vegetación primaria, los principales usos que se les da son la agricultura, la ganadería, la explotación de madera, la producción de carbón vegetal, entre otros. Es necesario reforzar la vigilancia y protección dentro de las ANP, así como los mecanismos de regulación legales dirigidos a la protección de estas áreas, el hábitat y la flora y fauna asociados a ellas.

Las RB y las RE presentes en la zona de estudio cubren la mayoría de la costa norte de la Península de Yucatán, por lo cual se puede decir que la costa se encuentra en alguna categoría de protección. Sin embargo, al menos en estas RE no consta ninguna estrategia de conservación eficiente que permita preservar una adecuada conectividad entre poblaciones de *C. yucatanicus*. Los modelos de conectividad que obtuvimos y los valores de resistencia entre los nodos muestran la importancia de los fragmentos de hábitat para lograr una conectividad entre las poblaciones de esta especie en peligro. Se hace urgente establecer medidas de conservación de su hábitat fuera de las RB, especialmente aquellos con vegetación de duna costera, que al parecer son los más amenazados por falta de conectividad. Las poblaciones más aisladas son las de los extremos de la distribución, y requieren de atención para la conservación. Los individuos de RBRC al parecer están aislados del resto de las poblaciones por la presencia del pueblo de Celestún hacia el este, y por los cuerpos de agua, los cuales podría constituir barreras, teniendo en cuenta la conducta de la especie. Los asentamientos humanos como Celestún, Chuburná Puerto, entre otros, podrían constituir barreras relativamente recientes en la historia evolutiva de la especie, pero no se conoce qué efecto tienen en la preservación de la especie. Las poblaciones potencialmente aisladas podrían ser objetivos en los planes de manejo para la conservación.

Patrones similares de aislamiento por fragmentación de hábitat se han encontrado en escalas geográficas pequeñas para una especie del mismo género. Barr et al. (2015) encontraron que las diferencias genéticas entre poblaciones de *C. brunneicapillus* relativamente cercanas podían estar relacionadas con fenómenos de urbanización, incendios, y fragmentación del hábitat. La tasa de dispersión de *C. brunneicapillus* estimada por estos investigadores fue relativamente baja y constituye un factor a tener en cuenta en los modelos de conectividad de estas especies.

La inferencia sobre el impacto de la fragmentación del hábitat en la dispersión y el flujo de individuos y genes es un tema clave en biología de conservación. Recientemente, se ha cuestionado la capacidad de los enfoques establecidos para identificar con fiabilidad los efectos de la estructura del paisaje (por ejemplo, la composición de la cubierta terrestre, la configuración y extensión de la vegetación remanente) sobre la movilidad de los organismos (Manel et al., 2005). Por ende, los métodos para predecir y probar esos efectos son cada vez más explícitos, integran diferentes disciplinas (genética poblacional, ecología, estadística espacial entre otros) y utilizan volúmenes de información mayores y más complejos para obtener mejores modelos de conectividad (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013). Sin embargo, estos estudios integradores demandan mucho tiempo, gran esfuerzo de muestreo y recursos antes de obtener resultados aplicables a la conservación. Además, algunos investigadores han probado la utilidad del conocimiento empírico acerca de la historia natural en estos modelos (Amos et al., 2012). El modelo de conectividad encontrado por nosotros es solo un primer intento de aproximarnos a la realidad. De cualquier manera, es fundamental realizar estudios de genética poblacional y de captura-marcaje-recaptura, para comprender de forma certera cómo se comporta la movilidad y dispersión de los individuos de *C. yucatanicus* y la conectividad entre los fragmentos de vegetación ocupada.

La información obtenida en este trabajo es útil para reevaluar la categoría de amenaza de la especie a nivel internacional. Consideramos que existen evidencias de que la especie se encuentra en categoría de en peligro de la UICN teniendo en cuenta el criterio B correspondiente a la extensión de la distribución estimada, que es menor de 5 000 Km² (UICN, 2012). El hábitat de la especie está fragmentado y las amenazas son las mismas en casi la totalidad de la distribución (Criterio B-1-a). Aunque no se tienen datos precisos, es posible que haya ocurrido una disminución de las áreas de ocupación de la especie (Criterio B-1-c), ya que se tienen registros históricos de presencia en lugares donde ya no podemos encontrarla, por ejemplo, en las cercanías de Isla Arena, y algunos puntos que ahora quedan dentro de asentamientos humanos.

Los modelos obtenidos deben tratarse con cuidado debido al grado de incertidumbre que pueden tener intrínsecos en el método (Pearson et al., 2006). Sin embargo, con los resultados obtenidos se cuenta con la información necesaria para definir prioridades respecto a la conservación de la especie dentro del área de distribución predicha. Este estudio indicó que *C. yucatanicus* se encuentra en un estado de conservación más delicado del que hasta ahora se había descrito al menos en la UICN. Deben tenerse en cuenta para el manejo de la especie aquellas áreas que actualmente perfilan como las de mayor importancia y las poblaciones más sensibles por su grado de aislamiento.

Métodos similares a los utilizados en este estudio han sido útiles para establecer áreas de prioridad para la conservación de otras especies de aves endémicas y amenazadas en las zonas tropicales (Marini et al., 2010; de Carvalho et al., 2017). El presente estudio servirá también de referencia en el futuro para evaluaciones similares de especies con distribución restringida. Adicionalmente, nuestros resultados marcan pautas para próximas evaluaciones de riesgos ante cambio climático, por su cercanía a las costas bajas de la Península de Yucatán, y podrán ser punto de partida para predecir invasiones de especies e identificar áreas potenciales para reintroducción (Wilson et al., 2005; Broennimann & Guisan, 2008; Marini et al., 2009).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los que ayudaron durante el trabajo de campo, Guillermo E. Castillo Vela y José A. España España, y al personal de las ANP que nos recibieron. A los especialistas y observadores de aves que nos proporcionaron información valiosa, Barbara McKinnon, Alexander Dzib. A ECOSUR y Conacyt por el apoyo a través del programa de becas de doctorado. A The Rufford Foundation por el apoyo económico. A Idea Wild y Birder Exchange por los equipos donados.

RESUMEN

La distribución geográfica y la calidad del hábitat son criterios fundamentales para evaluar el grado de riesgo de extinción y amenaza de las especies. *Campylorhynchus yucatanicus* es un ave endémica de la costa norte de la Península de Yucatán, México con distribución restringida a una estrecha franja de hábitat, entre los estados de Campeche y Yucatán. En la actualidad, la costa yucateca ha perdido más de la mitad de la vegetación de duna costera y otros hábitats se han modificado principalmente por falta de un plan de urbanización y mal aprovechamiento de los recursos naturales. Estos factores amenazan a *C. yucatanicus*, que está catalogada como una especie casi amenazada por la UICN y como una especie en peligro de extinción por la legislación mexicana, NOM-059-2010. En este estudio se modeló su distribución potencial utilizando 64 registros de presencia de variadas fuentes (1960 y 2009), un conjunto de variables climáticas y una capa de Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI). Para evaluar el grado de conectividad del paisaje se empleó un mapa de tipos de vegetación y uso de suelo, distancia a los poblados y a las carreteras asfaltadas. El modelo de distribución potencial arrojó una distribución potencial de 2 711 Km² aproximadamente, 2% del área total de la Península de Yucatán. De esta área, solo el 27% está protegida con categoría de Reserva de la Biósfera y sólo el 10% corresponde a áreas núcleo de conservación, con restricciones de uso de suelo y protección relativamente efectiva. Las poblaciones de la región de Ría Lagartos y del oeste de Celestún, parecen ser las más aisladas, teniendo en cuenta el modelo de conectividad del paisaje. La permeabilidad del paisaje entre fragmentos de vegetación de duna cerca de la costa es baja, principalmente por la distribución de las zonas urbanas. Los resultados pueden ser usados para establecer estrategias de manejo y sugieren que la especie se encuentra en un estado de conservación más delicado del que hasta ahora se había descrito por la UICN. Consideramos que *C. yucatanicus* debe tener categoría en peligro de la UICN según su distribución y la conectividad de paisaje actual.

Palabras clave: endémica, amenazada, matraca yucateca, distribución potencial, conectividad

REFERENCIAS

- Alaniz, A. J., Galleguillos, M., & Perez-Quezada, J. F. (2016). Assessment of quality of input data used to classify ecosystems according to the IUCN Red List methodology: The case of the central Chile hotspot. *Biological Conservation*, 204, 378-385. doi 10.1016/j.biocon.2016.10.038
- Amos, J. N., Bennett, A. F., Mac Nally, R., Newell, G., Pavlova, A., Radford, J. Q., Thomson, J. R., White, M., & Sunnucks P. (2012). Predicting Landscape-Genetic Consequences of Habitat Loss, Fragmentation and Mobility for Multiple Species of Woodland Birds. *PLoS ONE*, 7(2), e30888. doi:10.1371/journal.pone.0030888
- Barker, F. K. (2007). Avifaunal interchange across the Panamanian Isthmus: Insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90, 687-702.
- Barr, K. R., Kus, B. E., Preston, K. L., Howell, S., Perkins, E., & Vandergast, A. G. (2015). Habitat fragmentation in coastal southern California disrupts genetic connectivity in the cactus wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*). *Molecular Ecology*, 24, 2349-2363.
- Barve, N. (2008). *Tool for partial-ROC* (Biodiversity Institute, Lawrence, KS), ver 1.0.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365-377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Berlanga, H., Gómez, H., Vargas, V. M., Rodríguez, V., Sánchez, L. A., Ortega, R., & Calderón, R. (2015). *Aves de México. Lista actualizada de especies y nombres comunes*. México D. F: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Bezaury-Creel, J., & Gutiérrez-Carbonell, D. (2009). Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México. En: Dirzo, R, González, R., March, I.J. (eds.) *Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*, 385-431, CONABIO, México D. F., México.
- Bricker, S. B., Clement, C. G., Pirhalla, D. E., Orlando, S. P., & Farrow, D. R. G. (1999). *National estuarine eutrophication assessment: Effects of nutrient enrichment in the Nation's estuaries* (NOAA, National Ocean Service, Special Projects Office, and the National Center for Coastal Ocean Science). Maryland, Estados Unidos: Silver Spring.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller W., Fortin M. J., Randin C., Zimmermann N. E., Graham C. H., & Guisan A.

- (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 481-497.
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4, 585-589.
- Ceballos, G., Gómez Silva, G., & del Coro Arizmendi M. (2002). Áreas prioritarias para la conservación de las aves en México. CONABIO. *Biodiversitas*, 41, 1-7.
- Cuervo, A. P., Téllez, O., Gómez, M., Venegas, C., Manjarrez, J., & Martínez, E. (2013). An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34, 2427-2437.
- CONANP. (2000). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Estado de Yucatán, México. 191 p.
- Correa, A. C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., & Pérez Salicrup, D. R. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 7-37.
- de Carvalho, D. L., Sousa-Neves, T., Cerqueira, P. V., Gonsioroski, G., Silva, S. M., Silva, D. P., Paiva Silva, D., & Dantas Santos, M. P. (2017). Delimiting priority areas for the conservation of endemic and threatened Neotropical birds using a niche-based gap analysis. *PLoS ONE*, 12(2), e0171838. doi:10.1371/journal.pone.0171838
- del Hoyo, J., Elliot, A., & Christie, D. (2005). *Handbook of the birds of the world* (Volume 10: Cuckoo-shrikes to trushes). Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Durán, R., Torres, W. M., & Espejel, I. (2010). Vegetación de dunas costeras. En: R. Durán, Méndez M. & Arellano J. (Ed.), *Diversidad biológica y desarrollo humano en Yucatán*. (pp. 136-137). Yucatán, México: CICY, SEDUMA PNUD, CONABIO.
- Dyer, E. E., Franks, V., Cassey, P., Collen, B., Cope, R. C., Jones, K. E., Sekercioglu, C. H., & Blackburn, T. M. (2016). A global analysis of the determinants of alien geographical range size in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 25(11), 1346-1355. DOI: 10.1111/geb.12496
- Elith, J., & Graham, C. H. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Espejel, I. (1984). La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. *Biótica*, 9(2), 183-210.

- Espejel, I. (1987). A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 14, 499-519.
- Euán, J. & Scout, W. G. (2002). Promoting integrated coastal management in the Yucatan Peninsula, México. *Journal of Policy Studies*, 12, 1-16.
- Flores, J. S., & Espejel, I. (1994). *Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 3. Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 1031-1054.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. México DF: Serie libros. Instituto de Geografía-UNAM.
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N. G., Lehmann, A., & Zimmermann, N. E. (2006). Using Niche-Based Models to Improve the Sampling of Rare Species. *Conservation Biology*, 20(2), 501-511.
- Herrera, J. A., Medina, I., Arandal, N., Zaldivar, J. A., Ramírez, J., & Trejo, J. (2002). Trophic status in coastal waters of the Yucatán Peninsula (SE, México) using water quality indicators. En C. A. Brebbia, (Ed.). *Coastal Environment. Environmental Problems in Coastal Regions IV*, (pp. 351-359). Southampton, United Kingdom: Wessex Institute of Technology.
- Herrera, J. A., Comín, F. A., & Capurro, L. (2004). Los usos y abusos de la zona costera en la Península de Yucatán. En: Rivera, E., Villalobos G. J., Azuz I. & Rosado F. (Eds.). *El Manejo Costero en México* (pp. 387-396). Quintana Roo, México: Universidad Autónoma de Campeche, SEMARNAT, CETYS-Universidad, Universidad de Quintana Roo.
- Howell, S., & Webb, S. (1995). *A Field Guide to the Birds of México and Northern Central America*. Nueva York, Estados Unidos: Oxford University Press.
- INEGI. (2013). Conjunto Nacional de Uso de Suelo y Vegetación a escala 1:250000. Serie V, DGG-INEGI. México: Instituto nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Recuperado de <http://www.inegi.org.mx/>
- INEGI. (2014). *Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación: escala 1:250, 000: Serie V*. México: Instituto nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Recuperado en <http://www.inegi.org.mx/geo/>

- IUCN. (2015). The IUCN red list of threatened species. Version 2015-4. Recuperado en <http://www.iucnredlist.org>
- Keith, D. A. (2015). Assessing and managing risks to ecosystem biodiversity. *Austral Ecology*, *40*, 337-346.
- Koen, E. L., Garroway, C. J., Wilson, P. J., & Bowman, J. (2010). The effect of map boundary on estimates of landscape resistance to animal movement. *PLoS ONE*, *5*(7), e11785. doi:10.1371/journal.pone.0011785
- Kozak, K. H., Graham, C. H., & Wiens, J. J. (2008). Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*, 141-148.
- Lamb, D., Erksine, P. D., & Parotta, J. A. (2005). Restoration of tropical forest landscapes. *Science*, *310*, 1628-1632.
- Leirana-Alcocer, J. L., Hernández-Betancourt, S., Salinas-Peba, L., & Guerrero-González, L. (2009). Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la Reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica*, *27*, 51-68.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R. G. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, *28*, 385-393.
- MacKinnon, B. (2013). *Sal a pajarear Yucatán. Guía de aves*. México D. F, México: La Vaca Independiente S.A. de C.V.
- Manel, S., Gaggiotti, O. E. & Waples, R. S. (2005). Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *TRENDS in Ecology and Evolution*, *20*(3), 136-142.
- Marini, M. A., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., & Jiguet, F. (2009). Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a neotropical savanna. *Conservation Biology*, *23*, 1558-1567.
- Marini, M. A., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., & Jiguet, F. (2010). Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal Ornithology*, *151*, 857-866.
- Maass, M., Jardel, E., Martínez-Yrizar, A., Calderón, L., Herrera, J., Castillo, A., Euán-Ávila, J., & Equihua, M. (2010). Las áreas naturales protegidas y la investigación ecológica de largo plazo en México. *Ecosistemas*, *19* (2), 69-83.
- McRae, B. H., & Shah, V. B. (2009). *Circuitscape user's guide*. California, Estados Unidos: The Univeristy of California, Santa Barbara. Recuperado en <http://www.circuitscape.org>.

- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., & Shah, V. B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10), 2712-2724.
- Modest, R. B., & Hassan, S. N. (2016). Species Composition of Tropical Understory Birds in Threatened East African Coastal Forests Based on Capture Data. *International Journal of Zoology*, V2016, 9. doi.org/10.1155/2016/1390364
- Naranjo, E.J., Dirzo, R., López, J. C., Rendón-von, J., Reuter, A., & Sosa-Nishizaki, Ó. (2009). Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna, en Capital natural de México, Vol. II. En *Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 247-276). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Navarro-Sigüenza, A. G., & Peterson, A. T. (2007). *Campylorhynchus yucatanicus* (matraca yucateca) residencia permanente. Distribución potencial. En: *Mapas de las aves de México basados en WWW* (Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE015). México: D. F. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM & University of Kansas, Museum of Natural History, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Paynter, R. A. (1955). *The Ornithogeography of the Yucatan Peninsula*. New Haven, Connecticut: Museum of Comparative Zoology Harvard University.
- Pearson, R. G., Thuiller, W., Araújo, M. B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T. P., & Lees, D. C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704-1711.
- Peterson, A. T, Papes, M., & Soberon, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63-72.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Rabenold, K. N. (1990). *Campylorhynchus* wrens: The ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. En: Stacey, P. B. & W. D. Koenig (Eds.). *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior* (pp. 157-196). United Kingdom: Cambridge University Press.

- R Development Core Team. 2014. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rödder, D., Nekum, S., Cord, A. F., & Engler, J. O. (2016). Coupling satellite data with species distribution and connectivity models as a tool for environmental management and planning in matrix-sensitive species. *Environmental Management*, 58(1), 130-143. doi 10.1007/s00267-016-0698-y
- Rodrigues, A. S. L., Akçakaya, H. R., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Chanson, J. S., Fishpool, L. D. C., da Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., & Yan, X. (2004). Global Gap Analysis: Priority Regions for Expanding the Global Protected-Area Network. *BioScience*, 54 (12), 1092-1100.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, DF: SEMARNAT.
- Shimazaki, A., Yamaura, Y., Senzaki, M., Yabuhara, Y., Akasaka, T., & Nakamura, F. (2016). Urban permeability for birds: An approach combining mobbing-call experiments and circuit theory. *Urban Forestry & Urban Greening*, 19(1), 167-175.
- Silverman, B. W. (1986). *Density estimation for statistics and data analysis*. London: Chapman & Hall.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A., & Moskovits, D. K. (1996). *Neotropical birds: ecology and conservation*. Illinois, USA: The University of Chicago Press, Chicago.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571-573.
- Tischendorf, L., & L. Fahrig. (2000). How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15 (7), 633-641.
- UICN. (2012). *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. (2nd edition). Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN.

- Vargas-Soriano, J., Salgado-Ortíz, J., & Escalona-Segura, G. (2010). Breeding phenology and nesting success of the Yucatan Wren in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(3), 439-446.
- Vázquez-Miranda, H. A., Navarro-Sigüenza, G., & Omland, K. E. (2009). Omland. Phylogeography of the Rufous-Naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *The Auk*, 126 (4), 765-778.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868-2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33, 607-611.
- Wilson, K. A., Westphal, M. I., Possingham, H. P., & Elith, J. (2005). Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biology Conservations*, 122, 99-112.
- Zimmerman, D. A. (1957). Some remarks on the behavior of the Yucatan Cactus Wren. *The Condor*, 59, 53-58.

CAPÍTULO IV. Diversidad y estructura genética en *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves, Troglodytidae) y su relación con la estructura del paisaje: identificando barreras

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida de los hábitats nativos son procesos que implican una disminución importante de la biodiversidad local y regional (Fahrig 2002) y pueden alterar la distribución original de las especies y sus patrones conductuales (Kurtis *et al.* 1999, Li *et al.* 2013). Se ha comprobado que estos procesos afectan la densidad poblacional (Connor *et al.* 2000) y pueden provocar la extinción local de poblaciones de determinadas especies (Newmark 1991). Entre los diferentes factores que provocan la fragmentación de los ecosistemas y los distintos hábitats que lo componen se encuentran tanto procesos naturales como antropogénicos a los cuales se les debe prestar mayor atención, con el fin de mitigarlos y conservar la biodiversidad. Para frenar y revertir estos procesos que afectan fundamentalmente a las especies vulnerables es necesario comprender los patrones de conectividad y de aislamiento entre los grupos remanentes (Segelbacher *et al.* 2010, Luque *et al.* 2012, Manel y Holderegger, 2013). Los períodos prolongados de aislamiento pueden tener graves consecuencias para una especie, lo que puede derivar en una disminución de la diversidad genética (Leberg *et al.* 2010), depresión endogámica (Charlesworth y Charlesworth 1987, Hemmings *et al.* 2012), y la incapacidad de mantener el flujo genético. Si bien el aumento del tamaño de la población local es un objetivo importante para mitigar estos problemas (Traill *et al.*, 2010), preservar o restablecer la conectividad entre poblaciones puede ser crítico para la persistencia de especies a largo plazo.

En México el problema de la deforestación y fragmentación de los ecosistemas es alarmante (Aguilar *et al.* 2000). En la Península de Yucatán las diferentes estrategias de uso de los recursos naturales conllevan a cambios de uso del suelo a nivel del paisaje, creando un mosaico de fragmentos de selvas en diferentes etapas de sucesión y arreglo espacial dentro de la región (Barrera y Toledo 2005, García *et al.* 2007). En particular, dentro del estado de Yucatán, gran parte de los diferentes tipos de vegetación se encuentran fragmentados debido a las actividades agrícolas y ganaderas, al crecimiento

demográfico y al desarrollo de la infraestructura turística y de carreteras (Andrade 2010). Entre los tipos de vegetación más afectados por la fragmentación se encuentran la selva baja caducifolia y la selva mediana subcaducifolia, así como la vegetación de dunas costeras (Acosta-Lugo *et al.* 2010).

Asociada a la vegetación de duna costera, en la mayor parte de Yucatán y en una pequeña porción del estado de Campeche, se encuentra *Campylorhynchus yucatanicus* Hellmayr 1934 (Passeriformes, Troglodytidae), una especie de ave endémica que se localiza casi de manera exclusiva en el matorral costero (Lawrence 1869, Zimmerman 1957, Ridgway 1904, Hellmayr 1934, Paynter 1955, Selander 1964, Howell y Webb 1995, Vargas *et al.* 2010) del complejo de vegetación de dunas (Flores y Espejel 1994). La situación para la especie es alarmante ya que se distribuye en uno de los ecosistemas más frágiles y raros de la región (Flores y Espejel 1994), el cual está siendo destruido por el alargamiento de las zonas urbanas de los pueblos costeros, la construcción de carreteras, las áreas de contenedores de carga y la urbanización para el turismo (Herrera *et al.* 2004). Actualmente se desconoce cómo las poblaciones de *C. yucatanicus* están respondiendo a los cambios ocasionados dentro de su hábitat después de años de impactos, tanto naturales como antropogénicos. A pesar de que en la NOM-059-2010 la especie se encuentra catalogada como en peligro (SEMARNAT 2010), la IUCN la reporta como “casi amenazada”, una categoría de menor riesgo, (IUCN, 2015).

Las especies amenazadas con tasas de dispersión baja como *C. yucatanicus*, pueden estar en grave riesgo de experimentar flujo genético reducido (Barr *et al.* 2008, Lindsay *et al.* 2008, Athrey *et al.* 2012). Identificar los patrones de conectividad y su concordancia con las prácticas de uso de la tierra subyacentes, son la base para implementar adecuadas estrategias de manejo para la conservación de la biodiversidad (Segelbacher *et al.* 2010, Luque *et al.* 2012, Manel y Holderegger 2013). Es por eso que nos hemos planteado este estudio guiado por las siguientes hipótesis: (1) la estructura genética de las poblaciones de *C. yucatanicus* está determinada por la presencia de barreras antrópicas (como asentamientos humanos) que interrumpen la distribución de la especie y limitan el movimiento de los individuos y el flujo de genes, mientras que la diversidad genética depende de la disponibilidad de hábitat adecuado y la estructura y composición del paisaje y (2) la conectividad funcional del hábitat de *C. yucatanicus* entre

sitios está determinada no sólo por la distancia entre sitios (aislamiento por distancia) sino por la permeabilidad del paisaje, expresada por la proporción de hábitat adecuado y la presencia de disturbios antrópicos. Los objetivos que nos hemos trazado son (1) describir la variabilidad genética de las poblaciones de *C. yucatanicus* e identificar estructura genética (2) explorar relación entre la variabilidad genética de las poblaciones de *C. yucatanicus* y la estructura del paisaje y (3) describir la relación entre la distancia genética y la resistencia del paisaje.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y colecta de muestras

El estudio se llevó a cabo a lo largo de la línea de costa comprendida entre las localidades de Celestún y Ría Lagartos en el estado de Yucatán, México. Se trabajó desde marzo del 2015 hasta febrero del 2016 en 14 localidades que están incluidas en la distribución histórica de la especie (Lawrence 1869, Zimmerman 1957, Ridgway 1904, Hellmayr 1934, Paynter 1955, Selander 1964, Vargas *et al.* 2010), y distribuidas de manera más o menos uniforme (Figura 1). En cada uno de los sitios se realizó una búsqueda intensiva de individuos de *C. yucatanicus*, a través de recorridos durante tres días en los horarios de 07:00 a 11:00 y de 16:00 a 19:00. En cada recorrido se hicieron paradas de al menos 6 minutos cada 100m, con ayuda de una bocina que reproducía el canto de un conoespecífico. La grabación se repetía tres veces durante un minuto, dejando un minuto de silencio entre las repeticiones. Se capturaron un total de 186 individuos, de los cuales sólo incluimos 130 para este estudio, para un promedio aproximado de 9 individuos por sitio de muestreo (3-14 individuos por sitio). Algunos de los individuos se excluyeron porque no se extrajo ADN con pureza aceptable, y otros porque no fue exitosa la amplificación de los fragmentos de interés en alguno de los loci utilizados durante el trabajo de laboratorio. El tamaño de muestra en cada sitio fue de 7 individuos en Celestún suroeste, 14 en Celestún noreste, 9 en El Palmar, 10 en Sisal este, 11 en Sisal oeste, 14 en Chuburná, 8 en Capilla, 5 en Chixchulub este, 11 en San Benito, 10 en Xcambo sur, 9 en Santa Clara, 9 en Dzilam sur, 3 en Ría Lagartos este y 10 en Ría Lagartos oeste.

Los individuos fueron capturados con redes de niebla y marcados con una combinación única de anillos de colores, para evitar capturar el mismo individuo y evitar

el sesgo por pseudorélicas en el muestreo. En cada uno de los sitios se anotó la georreferencia del punto de captura. Se tomó entre 2-3µl de sangre de cada uno de los individuos de la vena braquial utilizando una aguja fina y un capilar con heparina. Nos aseguramos que al liberar a los individuos no tuvieran ningún sangramiento. La sangre se colectó en tubos con solución K₃EDTA al 15% y las muestras se conservaron congeladas a -20°C hasta su procesamiento en el laboratorio. El acceso a las áreas protegidas y las colectas se realizaron con autorización de los permisos SGPA/DGVS/06821/14 y SGPA/DGVS/007765/15 de la SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) y del SEDUMA (Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente) con oficio VI/0645/2015.

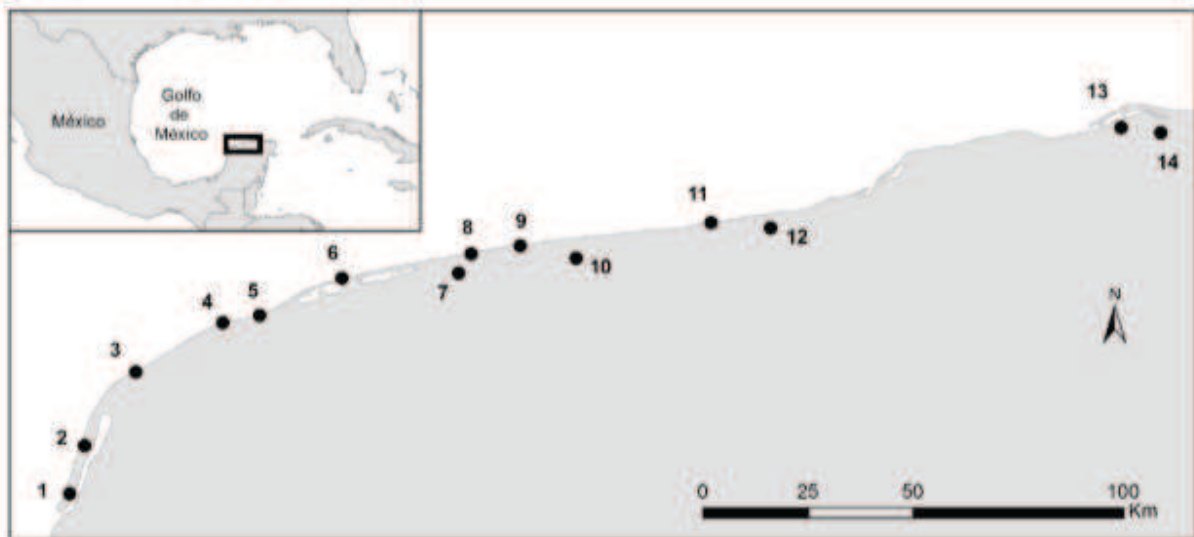


Figura 1. Localización de los 14 sitios de muestreo para analizar la diversidad genética de las poblaciones de *C. yucatanicus*: (1) Celestún sureste, (2) Celestún noroeste, (3) El Palmar, (4) Sisal este, (5) Sisal oeste, (6) Chuburná, (7) Capilla, (8) Chixchulub este, (9) San Benito, (10) Xcambo sur, (11) Santa Clara, (12) Dzilam sur, (13) Ría Lagartos este y (14) Ría Lagartos oeste.

Procesamiento de las muestras en el laboratorio

La extracción de ADN se realizó usando una modificación del método de lisis celular y fenol-cloroformo alcohol isoamílico (Bello *et al.* 2001), la cual se explica con

detalle en el Anexo 4. El éxito de la extracción se comprobó en gel de agarosa al 1.5%. Las muestras fueron genotipadas a través de 6 microsatélites, descritos por Barr y colaboradores (2015) para *C. brunneicapillus* y estandarizados por nosotros para *C. yucatanicus* (Tabla I). Empleamos la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para la amplificación de fragmentos específicos de ADN. Para la amplificación se empleó una mezcla de 1uL de ADN, 3uL de mezcla maestra Taq DNA Polimerasa marca Invitrogen™ (MgCl₂, dNTP, Taq polimerasa, buffer), 2.7uL de agua y 0.3uL de primer, para un volumen final de 6uL. En cada reacción hubo un precalentamiento de 94°C por 3 min y se realizaron 39 ciclos con los siguientes pasos: desnaturalización a 94°C por 1 min, alineamiento a una temperatura específica para cada primer (Tabla I) por 1 min y extensión a 72°C por 1 min. Luego de la extensión de las cadenas se mantuvo una temperatura de 72°C por 10 min y se dejaba enfriar hasta 10°C. Los productos de las PCRs se visualizaron en geles de agarosa de 2%, a través de una corrida electroforética con 100V y 30 min de duración. La lectura se realizó mediante electroforesis capilar en un secuenciador automático Applied Biosystems, utilizando el programa Peak Scanner versión 1.0. Este procedimiento se llevó a cabo en el Laboratorio de Genética del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) de la Universidad Autónoma de México (UNAM), campus Morelia.

Estructura de las poblaciones

Se determinó si las frecuencias genóticas por loci se encontraban bajo el supuesto de equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y evaluamos el desequilibrio de ligamiento (LD) a través de prueba de hipótesis en el programa Genepop 4.6 (Rousset 2008). Para caracterizar la estructura genética de la especie empleamos varios métodos. Utilizamos un análisis de agrupamiento bayesiano para identificar grupos genéticos, sin asignación previa de los individuos a una población determinada, en el programa Structure versión 2.3 (Pritchard *et al.* 2000). El objetivo fue determinar el valor de k, que interpretamos como el número de grupos genéticos o poblaciones verdaderas, para lo cual se hicieron 10 simulaciones independientes con 10 000 repeticiones antes de comenzar el análisis y 50 000 repeticiones en cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC), para un intervalo de k entre 1 y 14, que corresponde al total de los sitios

muestreados. Empleamos el método propuesto por Evanno y colaboradores (2005), para definir el valor de k teniendo en cuenta la distribución de Δk e implementado en el Structure Harvester (Earl y vonHoldt 2012). Luego repetimos el procedimiento, pero simulando valores de k con un intervalo menor, con el objetivo de tener más precisión en la determinación de k.

Tabla I. Información de los locus utilizados, cantidad total de alelos (AT), y temperatura de alineamiento utilizada (TA) para analizar la diversidad genética de *C. yucatanicus*.

| ID | Locus ¹ | Unidades repetición | Secuencia Primer (5'-3') | AT | Tamaño (pb) | TA (°C) |
|--------|--------------------|---|--|----|-------------|---------|
| Locus2 | CACW3-03 | (CTA) ⁵ CTG(CTA) ⁹ (ATA) ¹⁰ | F: TCCTGAAATGTAATTCAGACACC R: CAGAGTGCTACTTAAATTGATTCTTTC | 3 | 269-278 | 57.6 |
| Locus3 | CACW3-05 | (TGT) ⁵ | F: GATGCATATTGTCAGAGTTCCAC R: CTGGACTGAGCTAACAAATGATG | 5 | 133-148 | 57.6 |
| Locus4 | CACW3-11 | (ATA) ⁵ ..(AAC) ⁶ AAT(AAC) ⁴ (AAT) ³ AG(TAA) ⁴ | F: TTCTCCTCCCTCTACCTCCTTT R: GTGACAACAGAAAATTCCTTTA | 8 | 180-204 | 54 |
| Locus5 | CACW4-01 | (GTAT) ⁶ GAATCTG(TCTA) ¹¹ | F: TTTTGCCTAATAAACTGGCTGAC R: CACAGAACCACAACCTACATGG | 2 | 122-132 | 54 |
| Locus7 | CACW4-04 | (TCTA) ¹⁴ | F: TCTCACGTCTTACCATCCTGTG R: TTGATACTTGAACTCTCCTTCTGTC | 5 | 241-257 | 57.6 |
| Locus9 | CACW4-09 | (GATG) ²² | F: GCTAACTGAAAGGGATTGTTGG R: TTTCTGGCATGTTTCCTGTC | 5 | 92-116 | 59 |

¹ Barr *et al.* 2015

Efectuamos un análisis de agrupamiento bayesiano con la librería Geneland 4.0 (Guillot *et al.* 2005a, b, Guillot 2008, Guillot *et al.* 2008) para R 3.4.1 (R Core Team 2014), en el cual asumimos un modelo espacial con alelos no correlacionados. Para ello ejecutamos un análisis con 1×10^6 iteraciones de Markov Chain Monte Carlo MCMC. Consideramos una cantidad de poblaciones o grupos (k) entre uno y diez y se guardó una iteración por cada centésima. Asumimos una incertidumbre de 100 m para las coordenadas geográficas y evaluamos la convergencia MCMC utilizando 10 repeticiones de cada análisis. Finalmente, realizamos un análisis de componentes principales (PCA) que nos permitió sintetizar la variabilidad en dos componentes y ubicar los individuos para explorar grupos (Patterson *et al.* 2006) y coincidencias con los métodos anteriores. Para ello empleamos la librería AdeGenet para R 3.4.1 (Jombart 2008, Jombart *et al.* 2010, R

Core Team 2014). Nosotros denominamos poblaciones a los grupos que se definieron *a posteriori* en este análisis.

El análisis de varianza molecular (AMOVA) y el test de Monte Carlo correspondiente, nos permitió evaluar el porcentaje de variación entre los grupos o poblaciones analizados con los métodos anteriores, entre sitios de un mismo grupo, y entre individuos de un sitio. Si los grupos estaban bien establecidos, nosotros esperábamos encontrar mayor variación genética entre las poblaciones que entre los sitios de un mismo grupo. Este análisis se realizó con la ayuda del paquete poppr para R (Excoffier *et al.* 1992).

Variabilidad genética

La diversidad genética de cada locus en los sitios de muestreo se cuantificó a través de la riqueza de alelos (N_a), el índice de diversidad de Shannon (I), la heterocigosidad observada (H_o) y esperada (H_e) en Genalex (Peakall y Smouse 2012). Con el programa NeEstimator 2.01 (Do *et al.* 2013) evaluamos el tamaño efectivo de la población (N_e) de los sitios de muestreo y de los grupos definidos anteriormente a través del método de desequilibrio de ligamiento. En este análisis asumimos un modelo de apareamiento aleatorio y empleamos frecuencias mínimas de alelos sobre la base del tamaño de muestra. Los intervalos de confianza de N_e se calcularon con JackKnife. Analizamos el exceso de heterocigotos en cada sitio de muestreo con Bottleneck (Piry *et al.* 1999) con una prueba de Wilcoxon. Para ello, evaluamos nuestros datos utilizando una proporción de 70% explicado por un Modelo de Mutación por pasos (SMM) y 30% explicado por el Modelo de alelos infinitos (IAM) en un modelo de dos fases (TPM) como se recomienda para el análisis con microsatélites (Piry *et al.* 1999).

Estructura del paisaje y diversidad genética: nivel nodo

Se establecieron 14 parcelas de forma irregular que resultaron de un área buffer de 2 km alrededor de los puntos de captura en cada sitio (Suplemento 1). Para caracterizar la composición y estructura del paisaje en esas parcelas se utilizaron tres imágenes del satélite Sentinel 2, con una resolución espacial de 20 m, tomadas en abril del 2016. Digitalizamos manualmente los fragmentos de los diferentes tipos de

vegetación y uso de suelo dentro de las parcelas agrupándolos en cuatro categorías: (1) hábitat adecuado conservado, (2) hábitat perturbado, (3) hábitat no adecuado, (4) vegetación secundaria de hábitat adecuado con alguna intervención humana. La primera categoría la componen todos los fragmentos con matorral costero espinoso del complejo de vegetación de duna costera (Flores y Espejel 1994) que están conservados y la intervención del hombre es mínima. El hábitat perturbado incluye los asentamientos humanos, las carreteras y las zonas con suelo desnudo por desmonte de la vegetación. Se incluyeron en la tercera categoría (hábitat no adecuado) los demás tipos de vegetación donde no se ha registrado la presencia de la especie según la literatura (Zimmerman 1957, Howell y Webb 1995, Vargas *et al.* 2010) y nuestras observaciones de campo, y contuvieron además los sitios inundados como saladares. Por último, consideramos en la cuarta categoría los tipos de vegetación secundaria que mantienen algunos elementos de la vegetación original de matorral costero espinoso como agaves y cactáceas (Flores y Espejel 1994), y conservan características de la estructura de la vegetación que les permite albergar poblaciones de *C. yucatanicus*, pero están sometidos a diferentes usos del humano como la ganadería.

Se registró para cada parcela las variables que describen la estructura y composición del paisaje, así como el grado de fragmentación de mismo (Fahrig 2003), utilizando el Patch Analyst (Rempel *et al.* 2012). Las variables seleccionadas fueron: índice de equitatividad de parches de Shannon (SEI), proporción de hábitat adecuado (CA1), índice de diversidad de parches (SDI), proporción de hábitat perturbado (CA2), índice de riesgo por cercanía de los asentamientos humanos (PA), densidad de borde de los parches de hábitat adecuado (ED1), promedio de índice de forma de los parches de hábitat adecuado (MSI14), distancia a los asentamientos humanos (SA), cantidad de parches de hábitat adecuado (NumP14) y promedio de tamaño de los parches de hábitat adecuado (MedPS14). El índice de riesgo por cercanía de los asentamientos humanos (PA) fue calculado a través de la fórmula $PA = \text{PobTotal}/S*100$, donde PobTotal es la población total del asentamiento humano más cercano y S es la distancia a dicho poblado.

La relación entre la diversidad genética de *C. yucatanicus* y las variables que describen el paisaje circundante fueron planteadas en 12 hipótesis (Tabla III) y evaluadas a través el criterio de Akaike basado en la teoría de la información (Burnham y Anderson 2002). Las hipótesis propuestas se basaron en el conocimiento previo obtenido en la bibliografía y las observaciones de campo. Los modelos se confeccionaron *a priori* a través de regresiones lineales utilizando el paquete estadístico R (R Core Team 2014). La He de *C. yucatanicus* en los sitios de muestreo constituyó nuestra variable respuesta, mientras que las variables predictoras o explicativas fueron las obtenidas en el Patch Analyst descritas anteriormente.

Se seleccionó el modelo con menor AIC, según Burnham y Anderson (2002), que es el que tiene un mayor apoyo de los datos. La diferencia entre el AIC del mejor modelo y los restantes candidatos (ΔAIC) permitió la organización relativa entre ellos. Aquellos modelos con $\Delta AIC < 2$ fueron considerados como mejores e igualmente competitivos. Los modelos con $2 < \Delta AIC < 4$ se consideraron con algún grado de evidencia. La probabilidad relativa que tienen los modelos de ser plausibles se evaluó a través del cálculo del peso de Akaike (w_i) (Burnham y Anderson 2002). En la ausencia de un único modelo con un gran apoyo de los datos ($\Delta AIC < 2$ y $w_i > 0,8$), aquellos con $\Delta AIC < 2$ fueron promediados para estimar el valor de los parámetros (Zharikov y Milton 2009). Los coeficientes de regresión (R^2) se calcularon para verificar el ajuste de los datos y para los modelos con más de un parámetro se tuvo en cuenta el R^2 ajustado. Se calculó el estadístico F y se obtuvieron los valores de p correspondientes para conocer la significancia estadística de las regresiones.

Distancias genéticas y estructura del paisaje

Se analizó la relación entre la distancia genética y la resistencia entre sitios a través de una regresión lineal. Exploramos también la relación entre la distancia genética y la distancia euclidiana entre ellos. El cálculo del estadístico F_{ST} se realizó en Genalex y se modificó según la fórmula $F_{STmod} = F_{ST}/(1 - F_{ST})$. Seleccionamos F_{STmod} para los siguientes análisis de conectividad porque el resto de las variables calculadas que describen la distancia genética entre sitios, como el coeficiente de diferenciación genética entre poblaciones (G_{ST}) mostraron correlaciones significativas.

La resistencia que ofrece el paisaje al movimiento de individuos la evaluamos empleando la teoría de circuitos (McRae *et al.* 2008) e implementamos en el Circuitscape (McRae y Shah 2009). El término resistencia se usó como antónimo de la conectividad del paisaje, que definimos como el grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento de los individuos (Taylor *et al.* 1993) que pueden moverse al azar entre dos sitios o nodos. En este contexto, los nodos pueden ser fragmentos de hábitat, poblaciones o puntos en el paisaje, entre los cuales nos interesa evaluar conectividad (McRae *et al.* 2008). Para establecer los nodos focales en este estudio se utilizó el centroide del conjunto de puntos de captura de cada sitio de colecta. El área analizada fue un recorte del mapa de la Península de Yucatán que contenía la distribución potencial obtenida, lo cual permitió adquirir modelos de resistencia más certeros (Koen *et al.* 2010). La capa de resistencia utilizada para estimar el costo o resistencia entre nodos fue la empleada en estudios anteriores para la misma especie (Serrano-Rodríguez *et al.* 2017).

RESULTADOS

Estructura de las poblaciones

La ejecución preliminar del programa Structure indicó que el número más probable de conglomerados es cuatro ($k = 4$). En el segundo paso del análisis, que se efectuó con un intervalo de k entre 4 y 6, los resultados sugirieron nuevamente que el número más probable de conglomerados era $k = 4$. La asignación de los individuos en los sitios analizados a cada uno de los cuatro grupos no mostró una estructura clara de los sitios de muestreo (Figura 2). El grupo que más se diferencia del resto es el que incluye los sitios de Ría Lagartos, teniendo en cuenta los porcentajes de asignación.

El método de agrupamiento bayesiano implementado en Geneland permitió diferenciar cuatro grupos o poblaciones a través de la detección de discontinuidades genéticas entre los sitios de muestreo. Los diagramas de Voronoi obtenidos contienen los sitios de muestreo que se agruparon en una población (Figura 3), con una diferenciación genética promedio ($F_{STpromedio}$) entre ellas de 0.15 ($0.03 < F_{STpromedio} > 0.28$). La población que más se diferencia del resto es la 2 que se muestra coloreada en verde oscuro en la figura 3, e incluye los individuos capturados en Capilla, Chixchulub y San Benito con una $F_{STpromedio}$ de 0.22. Luego, se diferencia la población 4 coloreada en verde

claro e integrada por los dos sitios de Ría Lagartos, con una $F_{STpromedio}$ de 0.15. En cambio, los menores valores de $F_{STpromedio}$ las manifiestan la población 3 (de color naranja) que agrupa los sitios Xcambó, Santa Clara y sur de Dzilam ($F_{STpromedio} = 0.10$) y la población 1 de color gris que comprende la mayor cantidad de sitios al este de la localidad Progreso ($F_{STpromedio} = 0.11$).

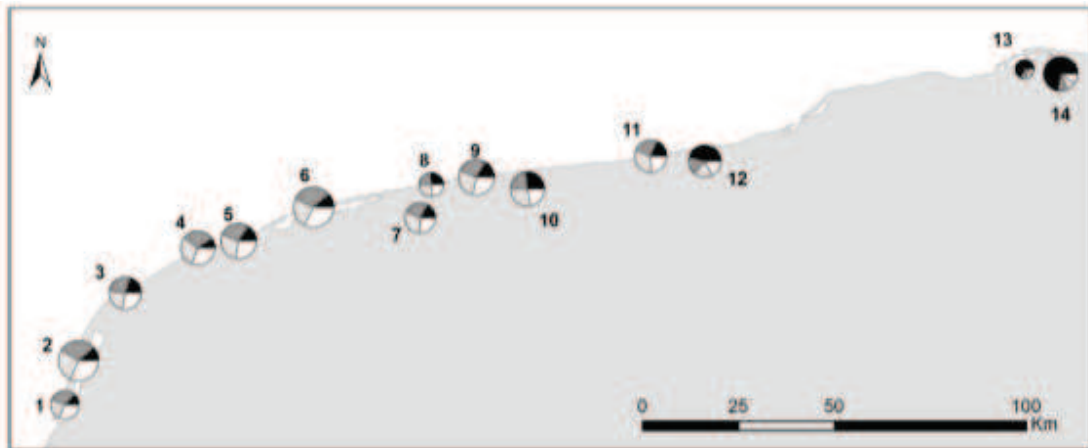


Figura 2. Probabilidad de asignación a los cuatro grupos genéticos identificados en Structure ($k = 4$) en los sitios de muestreo de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán, México. Los sitios de muestreo son (1) Celestún sureste, (2) Celestún noroeste, (3) El Palmar, (4) Sisal este, (5) Sisal oeste, (6) Chuburná, (7) Capilla, (8) Chixchulub este, (9) San Benito, (10) Xcambo sur, (11) Santa Clara, (12) Dzilam sur, (13) Ría Lagartos este y (14) Ría Lagartos oeste.

Los tres primeros componentes del PCA, que explicaron el 24% de la variación total de las frecuencias alélicas, permitieron diferenciar cuatro poblaciones. La población cuatro estuvo compuesta por los sitios de Ría Lagartos (Figura 4A) y es la que más se diferencia del resto. Se pueden distinguir las poblaciones 1 y 3 al graficar los dos primeros componentes. Mientras que la población 2 mostró cierta superposición con los grupos 1 y 3, por lo cual fue necesario graficar el primer y el tercer componente, en donde sí se pudo notar las diferencias con el resto de los grupos (Figura 4B). El test de Monte Carlo arrojó significación estadística ($p = 0.001$) que apoyó la correcta asignación de los grupos.

El primer componente se relaciona más con los alelos del locus 7. Mientras que el segundo y tercer componente están mayormente asociados con los loci 9 y 3.

El análisis de AMOVA indicó que el 17% de la variación genética total está asociada a las diferencias entre poblaciones definidas *a priori*, mientras que solo un 2% se atribuyó a la variación entre sitios dentro de las poblaciones. El resto de la variación está dada por la diferencia entre individuos. La prueba de Monte Carlo corroboró la existencia de grupos o poblaciones diferentes ($p = 0.001$).

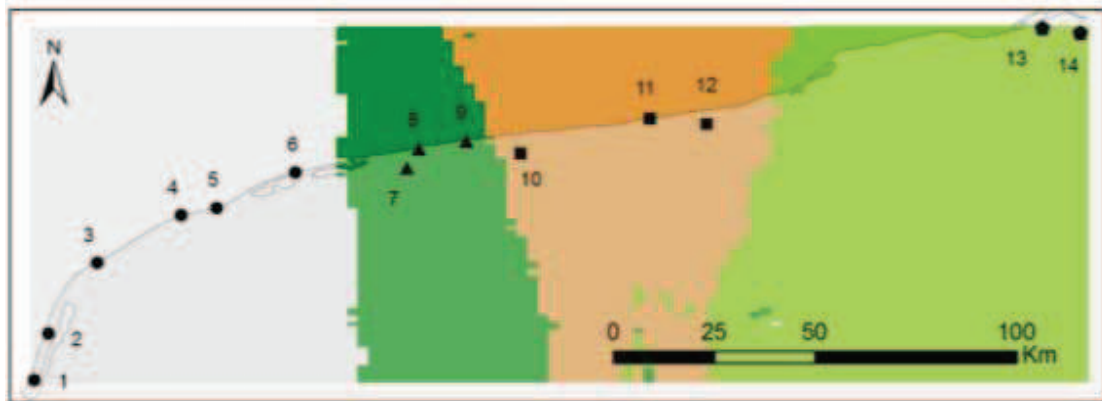


Figura 3. Diagramas de Voronoi obtenidos en Geneland a través del método de agrupación bayesiana. Los colores diferentes contienen los sitios que pertenecen a un grupo o población de *C. yucatanicus* en la costa norte de la Península de Yucatán, México. Los sitios de muestreo son (1) Celestún sureste, (2) Celestún noroeste, (3) El Palmar, (4) Sisal este, (5) Sisal oeste, (6) Chuburná, (7) Capilla, (8) Chixchulub este, (9) San Benito, (10) Xcambo sur, (11) Santa Clara, (12) Dzilam sur, (13) Ría Lagartos este y (14) Ría Lagartos oeste.

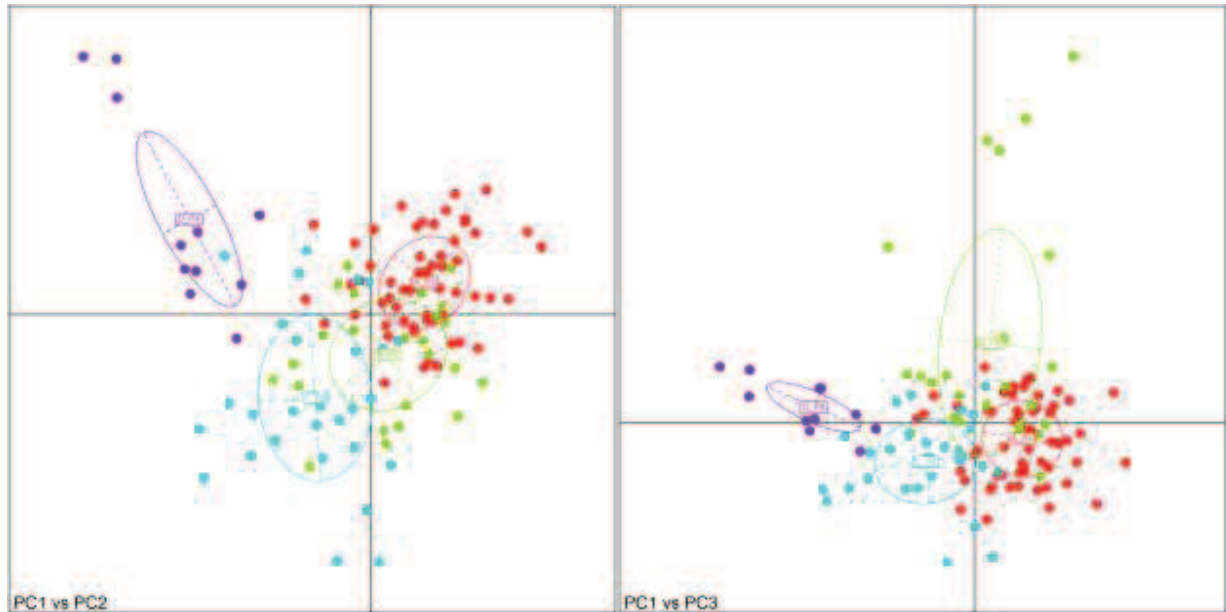


Figura 4. Análisis de componentes principales sobre las frecuencia génicas de los individuos en cuatro poblaciones de *C. yucatanicus* detectadas en Geneland en la Península de Yucatán, México. Se graficaron los dos primeros componentes que explican el 17% de la variación total (A), y el primer y tercer componente (B), que aporta 7% de la variación. Los colores representan las poblaciones 1 (rojo), 2 (verde), 3 (azul claro) y 4 (violeta).

Variabilidad genética

Los niveles de variación genética en *C. yucatanicus* son diferentes entre los sitios de muestreo a lo largo de la costa norte de la Península de Yucatán (Tabla II). La riqueza alélica resultó ser más pequeña en el suroeste de Celestún, y al este de Ría Lagartos, al igual que al este de Chixchulub. La Capilla fue el sitio con mayor promedio de riqueza alélica. En cuanto a la heterocigosidad, resultó menos diversa en el sitio ubicado al oeste de Ría Lagartos. Chuburná y el sitio al noreste de Celestún también tuvieron valores de heterocigosidad relativamente bajos. Mientras que la Capilla y el sur de Xcambó fueron los más diversos en cuanto a promedio de heterocigosidad. El porcentaje de polimorfismo es alto en la mayoría de los sitios, excepto para los que se ubican al este y oeste de Ría Lagartos (66 y 83% respectivamente), para el suroeste de Celestún (83%) y el este de

Chixchulub (83%). Los resultados fueron significativos para la presencia de señales genéticas de cuellos de botella con SMM en dos de los sitios analizados: San Benito ($p = 0.04$) y el sur de Dzilam ($p = 0.04$).

Los tamaños poblacionales efectivos (N_e) calculados son notoriamente bajos en la mayoría de los sitios de muestreo, y en otros tienden al infinito, y con intervalos de confianza exagerados. Probablemente estos valores se deben a un tamaño de muestra insuficiente para hacer los cálculos correspondientes, por lo tanto estos resultados los descartamos en la discusión. Los cálculos de N_e para cada una de las poblaciones o grupos que se detectaron en Geneland, fueron igualmente desproporcionados y por lo tanto con un bajo o nulo significado biológico.

Tabla II. Variabilidad genética de *C. yucatanicus* en los sitios de muestreo de la Península Yucatán, México. Tamaño de muestra (N), riqueza de alelos (N_a), Índice de diversidad de Shannon (I), heterocigocidad esperada (H_e), Índice de endogamia (F) y tamaño efectivo poblacional (N_e). Los sitios con número de muestra menor que cinco no se tuvieron en cuenta para el cálculo de N_e (n/a: sin dato).

| ID | Localidad | N | N_a | F | I | H_e | N_e |
|----|--------------------|----|-------------|--------------|-------------|-------------|---------------|
| 1 | Celestún suroeste | 7 | 2.00 ± 0.26 | -0.14 ± 0.06 | 0.41 ± 0.10 | 0.25 ± 0.07 | 0.8 (0.4-1.9) |
| 2 | Celestún noreste | 14 | 3.50 ± 0.56 | -0.03 ± 0.05 | 0.72 ± 0.15 | 0.39 ± 0.08 | 92.0 (2.5-∞) |
| 3 | El Palmar | 9 | 3.50 ± 0.50 | -0.25 ± 0.06 | 0.80 ± 0.12 | 0.45 ± 0.06 | 18 (2.4-∞) |
| 4 | Sisal este | 10 | 3.17 ± 0.31 | -0.09 ± 0.05 | 0.76 ± 0.10 | 0.43 ± 0.06 | ∞ (6.2-∞) |
| 5 | Sisal oeste | 11 | 3.33 ± 0.33 | -0.15 ± 0.05 | 0.87 ± 0.15 | 0.49 ± 0.08 | 42.8 (1.4-∞) |
| 6 | Chuburná | 14 | 2.83 ± 0.31 | -0.03 ± 0.07 | 0.66 ± 0.09 | 0.38 ± 0.05 | ∞ (59.2-∞) |
| 7 | Capilla | 8 | 3.67 ± 0.84 | 0.09 ± 0.15 | 1.01 ± 0.23 | 0.55 ± 0.09 | ∞ (38.2-∞) |
| 8 | Chixchulub este | 5 | 2.17 ± 0.31 | 0.06 ± 0.17 | 0.60 ± 0.16 | 0.38 ± 0.10 | n/a |
| 9 | San Benito | 11 | 3.33 ± 0.49 | 0.03 ± 0.07 | 0.75 ± 0.13 | 0.42 ± 0.07 | 8.4 (1.1-∞) |
| 10 | Xcambó sur | 10 | 3.33 ± 0.49 | -0.15 ± 0.06 | 0.99 ± 0.18 | 0.55 ± 0.09 | 10.7 (2.1-∞) |
| 11 | Santa Clara | 9 | 3.17 ± 0.40 | -0.22 ± 0.06 | 0.88 ± 0.14 | 0.50 ± 0.07 | ∞ (2.5-∞) |
| 12 | Dzilam sur | 9 | 2.83 ± 0.31 | -0.15 ± 0.06 | 0.70 ± 0.11 | 0.41 ± 0.06 | 31.0 (1.5-∞) |
| 13 | Ría Lagartos este | 3 | 2.00 ± 0.37 | -0.15 ± 0.03 | 0.49 ± 0.19 | 0.30 ± 0.11 | n/a |
| 14 | Ría Lagartos oeste | 10 | 2.50 ± 0.43 | -0.15 ± 0.04 | 0.50 ± 0.18 | 0.28 ± 0.11 | 10.2 (0.7-∞) |

En general, la población con menos diversidad genética es la 4, que contiene los dos sitios de Ría Lagartos y en segundo lugar la población 1 que es la más occidental e incluye los sitios desde Celestún hasta Chuburná, al este del poblado de Progreso (Tabla III). Esto se cumple tanto para la riqueza alélica como para la heterocigosidad y el Índice de diversidad de Shannon (I). En cuanto al índice de endogamia (F), la población 1 fue donde más endogamia se estimó y luego la población 4.

Tabla III. Resumen de la diversidad genética en las poblaciones de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán, México, identificadas en el Geneland, tamaño de muestra (N), riqueza de alelos (Na), Índice de diversidad de Shannon (I), heterocigosidad esperada (He) e Índice de endogamia (F).

| Población | N | Na | | F | | I | | He | | Ne |
|-----------|----|------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|-----------------|
| 1 (1-6) | 65 | 4.17 | ± 0.60 | 0.05 | ± 0.03 | 0.81 | ± 0.13 | 0.43 | ± 0.07 | 1110.6 (46.3-∞) |
| 2 (1-9) | 24 | 3.83 | ± 0.79 | 0.10 | ± 0.08 | 0.89 | ± 0.19 | 0.48 | ± 0.08 | ∞ (38.8-∞) |
| 3 (10-12) | 28 | 3.33 | ± 0.49 | 0.11 | ± 0.05 | 0.93 | ± 0.16 | 0.52 | ± 0.08 | 43.4 (13.9-∞) |
| 4 (13-14) | 13 | 2.50 | ± 0.43 | 0.07 | ± 0.01 | 0.56 | ± 0.19 | 0.31 | ± 0.11 | 19.4 (1.8-∞) |

Estructura del paisaje y diversidad genética: nivel nodo

Se propusieron 12 modelos para analizar la influencia de la estructura del paisaje y la fragmentación del hábitat sobre la diversidad genética (Tabla IV). De ellos, el modelo que prueba el efecto de la proporción de hábitat perturbado (CA2), y la diversidad de tipos de fragmentos (SDI) tienen cierta probabilidad de ser plausibles ($2 < \Delta AIC < 4$). Sin embargo, tuvieron una baja probabilidad de que los datos puedan ser explicados a través de ellos ($\sum w_{iCA2, SDI} = 0.14$), y las regresiones no son significativas. Los dos mejores modelos e igualmente competitivos ($\Delta AIC < 2$) fueron aquellos que incluyeron la proporción de hábitat adecuado (CA1) y el índice de equitatividad o uniformidad de fragmentos (SEI). La probabilidad de que a través de ellos pueda explicarse la diversidad genética en los sitios de muestreo, medida por la He fue de 54% ($\sum w_{iCA1, SEI} = 0.54$), aunque cada modelo por sí sólo tienen pesos menores que 30%. El resto de los modelos no tuvieron buen desempeño, pues sus coeficientes de regresión son bajos y los valores

de p fueron mayores a 0.05. La proporción de hábitat adecuado (CA1) tiene un efecto positivo sobre la H_e ($\beta = 0.1$, $H_e = 0.1CA1 - 0.5$). Así mismo, la uniformidad de tipos de fragmento (SEI) en el paisaje está relacionada positivamente con la diversidad genética en los sitios de muestreo ($\beta = 1.5$; $H_e = 1.5CA1 - 0.2$).

Tabla IV. Modelos planteados para examinar la relación entre la heterocigocidad esperada (H_e) de *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán, México y las variables que describen la estructura y composición del paisaje tales como índice de equitatividad de Shannon (SEI), proporción de hábitat adecuado (CA1), índice de diversidad de fragmentos (SDI), proporción de hábitat perturbado (CA2), índice de riesgo por cercanía de los asentamientos humanos (PA), densidad de borde de los fragmentos de hábitat adecuado (ED1), promedio de índice de forma de los fragmentos de hábitat adecuado (MSI14), distancia a los asentamientos humanos (SA), cantidad de fragmentos de hábitat adecuado (NumP14) y promedio de tamaño de los fragmentos de hábitat adecuado (MedPS14). Los modelos plausibles se encuentran resaltados en negrita y están ordenados de menor a mayor según los valores de $\Delta AICc$. N: número de observaciones, k: número de parámetros.

| Modelo | N | k | logLik | AIC | AICc | $\Delta AICc$ | LIKAIC | wi | R | R ² | F | p |
|----------------|-----------|----------|--------------|---------------|---------------|---------------|-------------|-------------|-------------|----------------|-------------|---------------|
| SEI | 14 | 3 | 14.79 | -23.59 | -21.19 | 0.00 | 1.00 | 0.35 | 0.30 | 0.24 | 5.19 | 0.04 * |
| CA1 | 14 | 3 | 14.19 | -22.37 | -19.97 | 1.22 | 0.54 | 0.19 | 0.24 | 0.18 | 3.76 | 0.04 * |
| SDI | 14 | 3 | 13.48 | -20.97 | -18.57 | 2.62 | 0.27 | 0.09 | 0.16 | 0.09 | 2.25 | 0.16 |
| CA2 | 14 | 3 | 12.82 | -19.64 | -17.24 | 3.95 | 0.14 | 0.05 | 0.07 | 0.00 | 0.96 | 0.35 |
| PA | 14 | 3 | 12.44 | -18.87 | -16.47 | 4.72 | 0.09 | 0.03 | 0.02 | -0.06 | 0.28 | 0.61 |
| ED | 14 | 3 | 12.39 | -18.79 | -16.39 | 4.80 | 0.09 | 0.03 | 0.02 | -0.07 | 0.20 | 0.66 |
| MSI14 | 14 | 3 | 12.33 | -18.67 | -16.27 | 4.92 | 0.09 | 0.03 | 0.01 | -0.07 | 0.10 | 0.76 |
| log10(SA) | 14 | 3 | 12.33 | -18.66 | -16.26 | 4.93 | 0.08 | 0.03 | 0.01 | -0.08 | 0.09 | 0.77 |
| SC | 14 | 3 | 12.30 | -18.60 | -16.20 | 4.99 | 0.08 | 0.03 | 0.00 | -0.08 | 0.03 | 0.86 |
| CA14+PA | 14 | 4 | 12.83 | -17.66 | -13.21 | 7.98 | 0.02 | 0.01 | 0.08 | 0.00 | 0.98 | 0.34 |
| CA14+MSI14 | 14 | 4 | 12.75 | -17.50 | -13.05 | 8.14 | 0.02 | 0.01 | 0.06 | -0.01 | 0.83 | 0.38 |
| NumP14+MedPS14 | 14 | 4 | 12.33 | -16.66 | -12.21 | 8.98 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | -0.08 | 0.09 | 0.77 |

Distancias genéticas y resistencia del paisaje

La diferenciación genética entre sitios de muestreo, medida por la F_{STmod} , está fuertemente relacionada con la distancia euclidiana entre ellos ($R^2 = 0.45$, $p = 0.001$, Figura 5A). Encontramos una relación también significativa entre la F_{STmod} y la resistencia estimada que ofrece el paisaje al paso de los individuos entre los sitios, que es una medida de la conectividad del paisaje ($p = 0.02$, Figura 5B). Tanto la resistencia como la distancia euclidiana entre sitios tienen un efecto positivo sobre la F_{STmod} , aunque la primera variable mostró un coeficiente de regresión menor ($R^2 = 0.1$). Es interesante destacar que en el primer rango de valores de resistencia del paisaje ($3 < \log Resistencia > 5$) parece haber una relación más fuerte entre esta y la F_{STmod} .

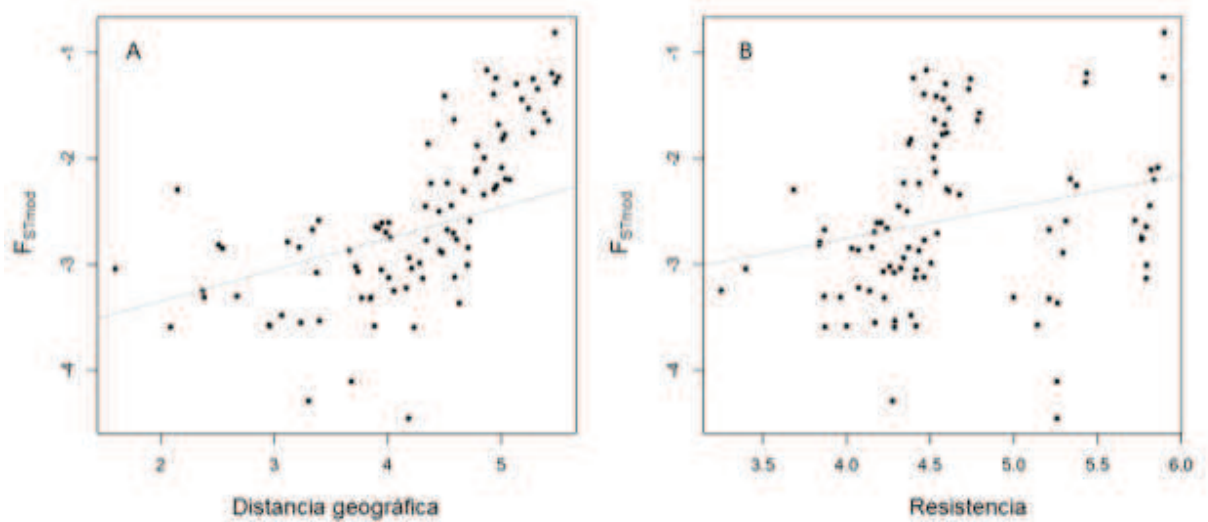


Figura 5. Relación entre la diferenciación genética (F_{STmod}) y la distancia geográfica (A) así como de la F_{STmod} y la resistencia del paisaje (B) estimada para *C. yucatanicus* en la Península de Yucatán, México. Los valores corresponden a la modificación logarítmica de los datos.

DISCUSIÓN

La diversidad genética en los sitios de muestreo fue en general menor ($He < 0.50$) que la encontrada en *C. brunneicapillus* ($He > 0.50$) por Barr y colaboradores (2015). La diferencia se debe probablemente a que nosotros utilizamos menos loci microsatélites y a que son especies distintas. Sin embargo, la baja diversidad de *C. yucatanicus* podría ser reflejo de la distribución restringida y de poblaciones más bien pequeñas, con respecto a su conespecífico (Willi *et al.* 2006, 2007, Serrano-Rodríguez *et al.* 2017).

Los sitios de Ría Lagartos y el suroeste de Celestún resultaron ser los menos diversos en cuanto a He , esto puede deberse a que constituyen los extremos de la distribución de la especie. Ambas poblaciones pueden estar aisladas del resto de las localidades muestreadas, lo cual pudiera derivar en un pequeño tamaño poblacional y puede estar ocurriendo un proceso de endogamia (Evans y Sheldon 2008). Los individuos que se encuentran al sureste de Celestún (Figura 1) están confinados a una península y separados del resto por el poblado de Celestún al oeste y al sur por Ría Celestún. Este sitio ha sido afectado por incendios ocasionales que pudieron provocar disminuciones en tamaño poblacional. No obstante, el análisis de estructura genética en Geneland agrupa este sitio con el resto de los lugares muestreados al este de Progreso. Es posible que no ha pasado suficiente tiempo para que ocurra una diferenciación y que sea un grupo con un origen común al de los sitios más cercanos. Por su parte, los individuos de *C. yucatanicus* de Ría Lagartos habitan sitios de vegetación secundaria con uso intensivo y constante para ganadería, y se encuentran separados del resto de los sitios por un área donde no existe matorral costero espinoso, sino que el manglar llega hasta la orilla de la costa.

A priori se identificaron 14 sitios en los que habita *C. yucatanicus* a lo largo de 500 km de vegetación de la costa norte de la Península de Yucatán. En estos sitios podemos encontrar fragmentos de matorral costero espinoso del complejo de vegetación de duna costera, los cuales tienen diferente grado de perturbación desde escaso hasta altamente perturbado por actividades humanas. Algunos de estos 14 sitios están separados por barreras geográficas como asentamientos humanos y por habitats que no son adecuados

para *C. yucatanicus*. En este estudio no encontramos evidencia genética para denominar como poblaciones los 14 sitios incluidos, y en su lugar proponemos la presencia de cuatro poblaciones genéticas. Una población generada *a posteriori* se constituye de individuos capturados en Celestún sureste (1), Celestún noroeste (2), El Palmar (3), Sisal este (4), Sisal oeste (5), y Chuburná (6); otro conjunto de individuos que comparten acervo genético fueron los de Capilla (7), Chixchulub este (8), San Benito (9), Xcambo sur (10); otra población que se sugiere es la conformada por individuos de Santa Clara (11), Dzilam sur (12), y la cuarta población incluye los individuos de los sitios Ria Lagartos este (13), y (14) Ria Lagartos oeste.

La estructura genética de *C. yucatanicus* parece estar determinada principalmente por la distancia geográfica que separa las poblaciones y probablemente por el tiempo en el que surgieron las barreras físicas, como hábitats no adecuados o asentamientos humanos. Se encontró que la composición del paisaje ofrece resistencia al intercambio de individuos entre poblaciones y por lo tanto al intercambio genético entre las mismas. La disponibilidad de hábitat adecuado es sin dudas un factor importante, que determina no solo la distribución discontinua de la especie (Serrano-Rodríguez *et al.* 2017), sino la conectividad estructural y funcional del paisaje. La conectividad se puede definir como la capacidad del paisaje para facilitar los flujos biológicos (Taylor *et al.* 1993, Tischendorf y Fahrig 2000). En términos estructurales, la conectividad se refiere a los elementos que describen el paisaje como la densidad y la complejidad de los corredores (Beier y Noss 1998), la distancia entre fragmentos y la permeabilidad de la matriz entre los hábitats (Antongiovanni y Metzger 2005). La conectividad funcional, por su parte, es más compleja y depende no solo de la estructura y composición del paisaje, sino de las características biológicas de la especie objetivo, como sus tasas de dispersión y movilidad y la capacidad de sobrevivir en los fragmentos de hábitat de destino y dejar descendencia (Sieving *et al.* 1996, Uezu *et al.* 2005, Minor y Urban 2008). Mantener la conectividad es entonces esencial para permitir el movimiento natural de los animales entre los sitios, los cuales pueden ser críticos para facilitar el intercambio de material genético entre poblaciones aisladas. La variabilidad genética puede ser esencial a corto plazo para mitigar los posibles efectos nocivos de la depresión endogámica y, a largo plazo, para permitir que

las especies se adapten y evolucionen a condiciones ambientales cambiantes (Crooks y Sanjayan 2006).

De las cuatro poblaciones que sugerimos con base en los análisis de agrupamiento, la de Ría Lagartos es la más definida y aislada. La distancia geográfica entre este grupo y el resto de las poblaciones, unido a bajos valores de H_e , indican que tiene alta posibilidad de perder la variación a través de la deriva genética, y puede ser vulnerable a la endogamia (Frankham *et al.* 2002, Hedrick 2005, Keyghobadi 2007). Cabe destacar que esa zona es históricamente más vulnerable a huracanes (García Acosta 2002), lo que puede ser una amenaza más para la permanencia de la especie. Estos eventos podrían conllevar a una disminución de los tamaños poblacionales, y por lo tanto esta población pudieran haber estado sometida a cuello de botella y pérdida de diversidad genética, que no se ha podido recuperar por falta de conectividad.

Los asentamientos humanos altamente poblados en la costa como Progreso constituyen barreras para los individuos y en consecuencia para el flujo de genes en *C. yucatanicus*, lo cual pudiera tener implicaciones para la perdurabilidad de las poblaciones a largo plazo. Este elemento antrópico del paisaje parece ser el factor que delimita el grupo 1 del resto de las poblaciones. No obstante, independientemente del tamaño de los asentamientos humanos, la ubicación y el entorno de las mismas parece influir en la estructura de las poblaciones de *C. yucatanicus*. Los poblados costeros de San Bruno y San Benito son pequeños, con población total de 45 y 61 personas respectivamente (INEGI, 2011), y parece que ofrecen resistencia al flujo de individuos entre los sitios de la población 2 y 4. Esto puede deberse además a la ubicación de la Laguna Rosada, al sur de estos poblados, que también podrían limitar la conectividad entre estos sitios, al sumar ambos efectos. Se ha demostrado que la urbanización es un factor importante en el aislamiento entre parches de hábitat en otras especies de aves y mamíferos, lo cual provoca una fuerte estructura genética (Lindsay *et al.* 2008, Delaney *et al.* 2011).

Los elementos antes mencionados aunados a la baja capacidad de dispersión de la especie (Armiger 2014), agravan la situación de conectividad funcional entre las poblaciones remanentes registradas en este estudio. Esto ha sido comprobado en especies de aves con menores tasas movilidad (Braunisch *et al.* 2010). Las especies del

género se caracterizan por tener bajas tasas de dispersión y poca o nula movilidad a través de grandes distancias (Preston y Kamada 2012, Kamada y Preston 2013). Por otro lado, se ha reportado que los hijos pueden quedarse en los territorios de los padres ayudando cooperativamente a criar a sus hermanos (Armiger 2017), en vez de buscar nuevos territorios. Aunque esta conducta parece ser menos frecuente, influye en la poca movilidad de los individuos. Armiger (2014), observó que el 9-27% de los grupos son de tres o más integrantes, lo que indicaba reproducción cooperativa ocasional.

Campylorhynchus yucatanicus es una especie que está confinada a una estrecha franja costera al norte de la Península de Yucatán, y pueden presentar abundancias relativas puntualmente altas. Los individuos pueden encontrarse forrajeando en las proximidades de casas y poblados costeros (del Hoyo *et al.* 2005), lo que podría indicar cierta tolerancia a la presencia humana. Las áreas que usan los individuos próximos a casas de poblados son jardines, patios o solares que conservan elementos de la vegetación adecuada, y con estructura vegetal que el ave puede usar como recursos. Sin embargo, hay que analizar estos procesos desde una escala más amplia para entender el efecto real de los disturbios sobre las poblaciones, y no sobre los individuos. Nosotros encontramos diversidad genética relativamente baja en los sitios costeros cercanos a asentamientos humanos, por ejemplo en Chuburná y Chixchulub este. Pudiera ser útil para la conservación de la especie investigar cómo los factores de estrés afectan el tiempo que emplean en la alimentación y los procesos que intervienen en la tasa de reproducción en estos sitios entre otros componentes de la adecuación (Blumstein *et al.* 2005).

Existen poblaciones de *C. yucatanicus* establecidas en hábitats con algún grado de perturbación, como los terrenos ganaderos de Ría Lagartos que mantienen una estructura vegetal similar a su hábitat natural. Sin embargo, estas poblaciones tienen bajos índices de diversidad genética, que podrían estar relacionados con depresión por endogamia. Este estudio es un claro ejemplo de la importancia de las técnicas moleculares, útiles para encontrar patrones y características de la población que reflejan directamente su estado de conservación y sus potencialidades de subsistir a largo plazo (Mills 2007). La combinación de métodos moleculares en la investigación ecológica es

entonces fundamental para encontrar patrones espaciales más certeros de respuestas de las especies ante disturbios, siendo cada vez más frecuente su uso en la literatura (Haig *et al.* 2011, Manel y Holderegger 2013, DiLeo y Wagner 2016). Ciertos parámetros poblacionales y conductuales pueden ser engañosos del estado de conservación de las especies. Por ejemplo, la abundancia no siempre es un buen indicador de la salud de las poblaciones, sobre todo en aquellas que se podrían identificar como sumidero (Donovan *et al.* 1995). Por otro lado, los sitios perturbados o que están cercanos a los asentamientos humanos están más expuestos a enfermedades y alto índice de depredación por animales introducidos.

La relación de la diversidad genética con la proporción de hábitat adecuado y la configuración del paisaje actual identificada en este estudio fue significativa. El análisis de las relaciones en dos niveles diferentes, nodos y matriz, nos permitió deslindar el efecto de la cantidad de hábitat y la fragmentación. Se recomienda que en investigaciones futuras se incorporen variables que describan el cambio de la configuración del paisaje en el tiempo, y agregar como método analítico las matrices de confusión para desligar ambos efectos (DiLeo y Wagner 2016). El factor histórico es importante para entender cómo se comportan los patrones de variación genética en el espacio geográfico (Pavlacky *et al.* 2009). Es posible que ciertas poblaciones hayan estado aisladas y tengan una diversidad genética históricamente baja. Para tratar de responder estas preguntas podrían ser útiles los especímenes depositados en colecciones. Sin embargo, en los museos y colecciones no hay suficiente representatividad de los diferentes sitios, contando con que se pueda extraer suficiente ADN para analizar estos aspectos.

Este es el primer estudio sobre la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de esta especie de ave endémica, por lo cual no tenemos datos históricos para poder comparar. Es un hecho que el desarrollo urbano en la costa ha crecido de manera considerable y es precisamente el hábitat característico de la especie uno de los más afectados (Herrera *et al.* 2004). Este proceso no solo ha disminuido la cantidad de hábitat adecuado, que tiene una relación fuerte con su diversidad genética, sino que lo ha constreñido a fragmentos cada vez más reducidos y aislados. Si bien estos procesos son relativamente recientes, hemos encontrado indicios de una estructura genética a

partir de la cual se pueden establecer programas de manejo de las poblaciones y sus hábitats, y así evitar la desaparición de esta especie. Tenemos conocimiento de extinciones locales, por ejemplo en Isla Arena y la costa sur, donde hubo reportes históricos (base datos del Gbif), y ahora no se encuentran individuos de esta ave endémica debido a la transformación del hábitat. Si bien los procesos de extinción y colonización suceden en los ecosistemas naturales y favorecen los procesos evolutivos, cuando los factores que lo provocan son fenómenos antrópicos, es difícil recuperar la biodiversidad por sí mismos (Chaceá y Walsh. 2006). Se necesita recabar información de este tipo para implementar las estrategias de manejo adecuadas y enfocar los recursos de mejor manera.

Implicaciones para la conservación

Identificar prioridades constituye uno de los mayores retos en la biología de la conservación de la biodiversidad en todos sus niveles (ecosistema, especies y genes). Surgen entonces tres preguntas fundamentales: ¿qué conservar? ¿dónde concentrar los esfuerzos? ¿cómo hacer para conservarlos? En este estudio reunimos elementos para responder estas inquietudes en torno a la conservación de *C. yucatanicus*. Los resultados obtenidos permiten identificar poblaciones focales, que deben ser prioridades para administradores y tomadores de decisiones en los planes de manejo. Por ejemplo, las poblaciones 4 y 1 que tienen menor diversidad genética, requieren mayor atención, lo cual es contradictorio, pues son las más cercanas a las Reservas de la Biosfera Ría Lagartos y Ría Celestún, respectivamente. Esto podría reflejar que las estrategias de protección dentro de las áreas naturales protegidas (ANP) no son suficientes y que no se concibe la conservación de *C. yucatanicus* solamente dentro de las ANP. Urge diseñar planes de manejo enfocados a mejorar la conectividad de los paisajes dentro y fuera de las ANPs (Íñigo-Eliás y Hoeflich 2003, Martínez-Morales *et al.*, 2013) en la costa norte de la Península de Yucatán, con vistas a mantener la funcionalidad de los ecosistemas y su diversidad.

La población 3 con mayor diversidad genética, que incluye los individuos capturados en Xcambo sur, Santa Clara y Dzilam sur, constituye el mayor reservorio genético de la especie, y por lo tanto un elemento clave en la conservación de la misma.

La protección de los hábitats adecuados en estos sitios es elemental para mantener la variabilidad genética de la especie y puede ser el punto de partida para implementar estrategias de conexión funcional del paisaje en la Península. Además, los individuos de esta población podrían ser la mejor opción en caso de necesitar programas de translocación futuros con el objetivo de aumentar la variabilidad genética en lugares que lo requieran (Bouzat *et al.* 2009). En caso extremo, esto podría ser una solución para reducir el riesgo de depresión por endogamia y restablecer la variabilidad genética de las poblaciones favoreciendo la persistencia de la especie a largo plazo (Keller y Waller 2002, Frankham 2010).

La planificación del manejo de paisajes para las especies de interés requiere un conocimiento detallado de la disponibilidad de hábitat adecuado en cada sitio y de la permeabilidad de la matriz entre ellos (Fahrig 2001, 2002). Identificar y ubicar los elementos en el paisaje que están actuando como barreras y corredores es fundamental para dicha planificación (Balkenhol y Waits 2009). Esta información debe complementarse con los patrones de movimiento de los individuos y las estimaciones de flujo genético entre las poblaciones de especies focales para diseñar estrategias de conservación dirigidas a mantener la conectividad original entre ellas (Minor y Urban 2008). En este estudio hemos identificado los principales elementos que pueden estar actuando como barreras entre las poblaciones de *C. yucatanicus* encontradas, entre los que se encuentran la ciudad de Progreso. Estos elementos deben considerarse en planificación urbana y organización territorial para la construcción de infraestructura en la costa (Pascual-Hortal y Saura 2007). Por ejemplo, se deben conservar franjas de matorral costero original entre la costa y las lagunas internas o saladares. Una alternativa loable sería fomentar en las personas una cultura de jardines y patios verdes, donde se conserven elementos del hábitat original en vez de suelos arenosos desnudos. Estos elementos en el paisaje podrían funcionar como corredores para estas aves.

Se ha constatado que las áreas ganaderas similares a algunos ranchos de Ría Lagartos pueden sostener poblaciones de *C. yucatanicus*, mientras mantengan gran proporción de elementos del paisaje original. Fomentar una ganadería amigable con el ambiente (Bernuésa *et al.* 2011) podría ser una alternativa para los ranchos más

perturbados en la Península. Además, sería útil impulsar otras formas de subsistencia económica en las comunidades aledañas a la distribución de la especie, como turismo de naturaleza, orientados a la observación de aves y el senderismo. De esta manera, las personas se involucran directamente en la conservación de la especie y sus hábitats.

Nuestros resultados indican que existe una presión antrópica sobre el hábitat y las poblaciones de *C. yucatanicus*, lo cual es más grave si se tiene en cuenta su distribución restringida que las hace más vulnerables. Esta información debe ser utilizada para revisar el estado de conservación de la especie a nivel global, que es subestimada probablemente por la falta de información que se tiene hasta el momento (UICN, 2015). Nuestros resultados apuntan a que la especie se encuentra en la categoría “En peligro”, como sugiere la SEMARNAT (2010). El hábitat de la especie está fragmentado y las amenazas son las mismas en casi la totalidad de la distribución, pudiendo encontrarse solamente cuatro subpoblaciones, lo cual corresponde a uno de los criterios de la UICN (UICN 2012) para ubicar a la especie en la categoría antes propuesta (Criterio B-1-a). Adicionalmente, proponemos incluir a *C. yucatanicus* en el Programa de Recuperación de Especies en Riesgo (PROCER) de México. Este programa no ha incorporado hasta el momento ninguna especie que permita proteger el hábitat de matorral costero y por ende, todas las especies que alberga. Estas medidas son necesarias para definir el estado de conservación de *C. yucatanicus* y favorecer la recaudación de recursos para la investigación y manejo de la especie y sus hábitats.

Agradecimientos

Agradecemos a ECOSUR y CONACYT por el apoyo económico brindado a través de la beca de doctorado otorgada (CVU/Becario: 594692/308491). A los que apoyaron durante el trabajo de campo, Guillermo E. Castillo Vela y José A. España España, y al personal de las ANP que nos recibieron. A The Rufford Foundation por el presupuesto otorgado para investigación. Al Cornell Lab of Ornithology por el apoyo de “seed grants” para impulsar este proyecto al inicio. A Idea Wild y Birder Exchange por los equipos donados. Al Laboratorio de Genética del Genética del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) de la Universidad Autónoma de México (UNAM),

campus Morelia y su maravilloso equipo, a Goretty Mendoza. A Barbara MacKinnon H., Alexander Dzib y demás ornitólogos y observadores por su ayuda incondicional y por proporcionarnos información valiosa.

REFERENCIAS

- Acosta-Lugo, E., D. Alonzo-Parra, M. Andrade-Hernández, D. Castillo-Tzab, J. Chablé-Santos, R. Durán, C. Espadas-Manrique, I. Fernández-Stohanzlova, J. Fraga, E. Galicia, J. A. González-Iturbe, J. Herrera-Silveira, J. Sosa-Escalante, G. J. Villalobos-Zapata y F. Tun Dzul. 2010. Plan de Conservación de la Eco-región Petenes-Celestún-Palmar. Universidad Autónoma de Campeche. Pronatura Península de Yucatán A. C. Mérida, México.
- Aguilar, C., Martínez, E. y L. Arriaga. 2000. Deforestación y fragmentación de ecosistemas ¿Qué tan grave es el problema en México? *Biodiversitas*. 30: 7-11.
- Andrade, M. 2010. Transformación de los sistemas naturales por actividades antropogénicas. En: Pp. 316-319. Durán, R. e I. Méndez (Eds.). *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.
- Armiger, J. 2014. Breeding biology of a tropical cooperative passerine: The Yucatan Wren (*Campylorhynchus yucatanicus*). Master Thesis. Villanova University. ProQuest Dissertations Publishing, 2014. 1558940.
- Athrey, G. N. R., Barr, K. R., Lance, R. F. y P. L. Leberg. 2012. Birds in space and time: genetic changes accompanying anthropogenic habitat fragmentation in the endangered blackcapped vireo (*Vireo atricapilla*). *Evolutionary Applications*. 5: 540-552.
- Antongiovanni, M. y J. P. Metzger. 2005. Influence of the matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*. 122: 441-451.
- Balkenhol, N. y L. P. Waits. 2009. Molecular road ecology: exploring the potential of genetics for investigating transportation impacts on wildlife. *Molecular Ecology*. 18: 4151-4164.
- Beier, P., y R. F. Noss. 1998. Do corridors provide connectivity? *Conservation Biology*. 12: 1241-1252.
- Barr, K. R., Kus, B. E., Preston, K. L., Howell, S., Perkins, E. y A. G. Vandergast. 2015. Habitat fragmentation in coastal southern California disrupts genetic connectivity in the cactus wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*). *Molecular Ecology*. 24: 2349-2363.

- Barr, K. R., Lindsay, D. L., Athrey, G., Lance, R. F., Hayden, T. J., Tweddale, S. A. y P. L. Leberg. 2008. Population structure in an endangered songbird: maintenance of genetic differentiation despite high vagility and significant population recovery. *Molecular Ecology*. 17: 3628-3639.
- Barrera, N. y V. M. Toledo. 2005. Ethnoecology of the Yucatec Maya: symbolism, knowledge and management of natural resources. *Journal of Latin American Geography*. 4: 9-41.
- Bello, N., Francino, O. y A. Sánchez. 2001. Isolation of genomic DNA from feathers. *Journal of Veterinary diagnostic investigation* 13: 162-164.
- Bernuésa, A., Ruiz, R., Olaizola, A., Villalba D. y I. Casasús. 2011 Sustainability of pasture-based livestock farming systems in the European Mediterranean context: Synergies and trade-offs. *Livestock Science*. 139(1-2): 44-57.
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., Zollner, P. A. y S. C. Garity. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology*. 42: 943-953.
- Bouzat, J. L., Johnson J. A., Toepfer J. E., Simpson S. A., Esker T. L. y R. L. Westemeier. 2009. Beyond the beneficial effects of translocations as an effective tool for the genetic restoration of isolated populations. *Conservation Genetics*. 10:191-201.
- Braunisch, V., Segelbacher G. y A. H. Hirzel. 2010. Modelling functional landscape connectivity from genetic population structure: A new spatially explicit approach. *Molecular Ecology* 19:3664-3678.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Chacee, J. F. y J. J. Walsh. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*. 74(1): 46-69.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19: 237-268.
- Connor, E. F., A. C. Courtney y J. M. Yoder. 2000. Individuals-area relationship: the relationship between animal population density and area. *Ecology*. 81: 734-748.

- Crooks, K. R. y M. Sanjayan. 2006. Connectivity conservation: maintaining connections for nature. En: Connectivity Conservation (Eds. K. R. Crooks y M. Sanjayan). Cambridge University Press, New York. 712pp.
- del Hoyo, J., Elliott, A., y D. Christie. 2005. Handbook of the Birds of the World, vol. 10: Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Delaney, K. S., Riley S. P. D. y R. N. Fisher. 2011. A rapid, strong and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. PLoS One. 5: e12767.
- DiLeo, M. F. y H. H. Wagner. 2016. A Landscape Ecologist's Agenda for Landscape Genetics. Curr Landscape Ecol Rep. 1:115-126.
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., MacBeth, G. M., Tillet, B. J. y J. R. Ovenden. 2013. NeEstimator V2: re-implementation of software for estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. Molecular Ecology Resources. 14: 2009-2014.
- Donovan, T. M., Lamberson, R. H., Kimber, A., Thompson, F. R. y J. Faaborg. 1995. Modeling the Effects of Habitat Fragmentation on Source and Sink Demography of Neotropical Migrant Birds. Conservation Biology. 9: 1396-1407.
- Earl, D. y B. vonHoldt. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources. 4: 359-361.
- Evanno, G., Regnaut, S. y J. Goudet. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. Molecular Ecology. 14: 2611-2620.
- Evans, S. R. y B. C. Shy-Loon. 2008. Interspecific patterns of genetic diversity in birds: Correlations with extinction risk. Conservation Biology. 22:1016-1025.
- Excoffier, L., Smouse, P. E. y J. M. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics. 131: 479-491.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? Biological Conservation. 100: 65-74.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. Ecological Applications. 12: 346-353.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34: 487-515.
- Flores, J. S. e I. Espejel. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán. 136 pp.
- Frankham, T. J., Ballou, J. D. y D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to conservation genetics*. New York, USA: Cambridge University Press.
- Frankham, R. 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biological Conservation*. 143: 1919-1927.
- García Acosta, V. 2002. Huracanes y/o desastres en Yucatán. *REVISTA de la Universidad Autónoma de Yucatán*. 223: 2-15.
- García, E., B. Ayala, M. Bonilla, C. Espadas y G. Ramos. 2007. Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land-use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning*. 83: 137-153.
- Guillot, G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation - the correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics* 24: 2222-2228.
- Guillot, G., Estoup, A., Mortier, F. y J. F. Cosson. 2005a. A spatial statistic model for landscape genetics. *Genetics*. 170: 1261-1280.
- Guillot, G., Mortier, F. y A. Estoup. 2005b. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*. 5: 708-711.
- Guillot, G., Santos, F. y A. Estoup. 2008. Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics*, 24, 1406-1407.
- Haig, S. M., Bronaugh W. M., Crowhurst R. S., D'Elia J., Eagles-Smith C. A., Epps C. W., Knaus B., Miller M. P., Moses M. L., Oyler-McCance S., Robinson W. D., y B. Sidlauskas. 2011. Genetic Applications in Avian Conservation. *The Auk*. 128(2): 205-229.
- Hellmayr, C. E. 1934. *Catalogue of Americas and the Adjacent Islands*. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 13, pt. 7, 531 p.

- Hemmings, N. L., Slate, J. y T. R. Birkhead. 2012. Inbreeding causes early death in a passerine bird. *Nature Communications*. 3: 863.
- Herrera, J. A., F. A. Comín y L. Capurro. 2004. Los usos y abusos de la zona costera en la Península de Yucatán. *In: Rivera, E., G. J. Villalobos, I. Azuz y F. Rosado (eds.). El Manejo Costero en México. Universidad Autónoma de Campeche, SEMARNAT, CETYS-Universidad, Universidad de Quintana Roo. Pp. 387-396.*
- Howell, S. y S. Webb. 1995. *A Field Guide to the Birds of México and Northern Central America*. Oxford University Press. NY.
- INEGI. 2011. México - Censo de Población y Vivienda 2010. Instituto Nacional de Estadística y Geografía Dirección General de Estadísticas Sociodemográficas Dirección General Adjunta del Censo General de Población y Vivienda. MEX-INEGI.40.201.01-CPV-2010.
- Iñigo-Elias, E. y E. C. E. Hoeflich. 2003. Amenazas, estrategias e instrumentos para la conservación de las aves. En: *Conservación de Aves: experiencias en México* (Eds. Gómez de Silva H. y A. Oliveras de Ita). Sección Mexicana del Consejo Internacional para la Preservación de las Aves A. C., CIPAMEX. 408pp.
- IUCN. 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. www.iucnredlist.org. Downloaded on 30 May 2016.
- Jombart, T. 2008. Adegnet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers *Bioinformatics*. 24: 1403-1405.
- Jombart, T., Devillard, S. y F. Balloux. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*.11: 94.
- Kamada, D. y K. Preston. 2013. Nature Reserve of Orange County: Coastal Cactus Wren Survey and Monitoring for Post-Translocation and Arthropod Foraging Studies in 2013. Annual Report Prepared for the California Department of Fish and Wildlife.
- Keller, L. F. y D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*. 17: 230-242.
- Keyghobadi, N. 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*. 85(10): 1049-1064.

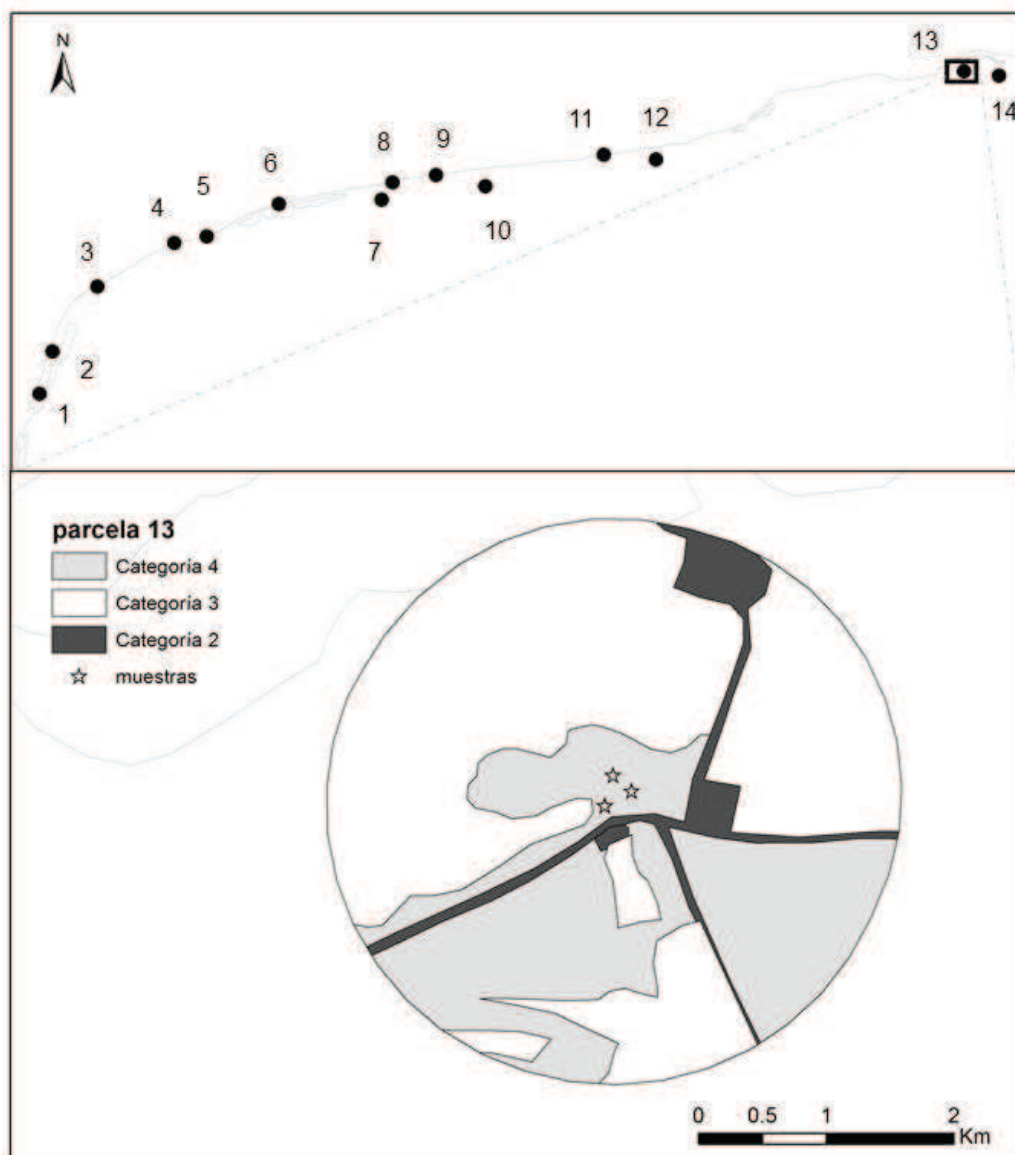
- Koen, E. L., Garroway, C. J., Wilson, P. J. y J. Bowman. 2010. The effect of map boundary on estimates of landscape resistance to animal movement. *PLoS ONE*. 5(7): e11785.
- Kurtis, M., L. Fahrig y G. Merriam. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*. 9 (2): 586-593.
- Lawrence, G. N. 1869. List of a collection of birds from northern Yucatan: Lye. *Nat. Hist. N.Y. Ann.* 9: 198-210.
- Leberg, P. L., Athrey, G. N. R., Barr, K. R., Lindsay, D. L. L., Lance, R. F. 2010. Implications of landscape alteration for the conservation of genetic diversity of endangered species. *En: Molecular Approaches in Natural Resource Conservation and Management* (eds. De Woody, J., Bickham, J. W., Michler, C. H., Nichols, K. M., Rhodes, O. E., Woeste, K. E.), pp. 212-238. Cambridge University Press, New York.
- Li, Z., Z. Lu, X. Shu, G. Jiang, L. Xu & F. Zhou. 2013. Nestedness of bird assemblages in the karst forest fragments of southwestern Guangxi, China. *Chinese Birds*. 4: 170-183.
- Lindsay, D. L., Barr, K. R., Lance, R. F., Tweddale, S. A., Hayden, T. J., Leberg, P. L. 2008. Habitat fragmentation and genetic diversity of an endangered, migratory songbird, the golden-cheeked warbler (*Dendroica chrysoparia*). *Molecular Ecology*. 17: 2122-2133.
- Luque, S., Saura Santiago, S. & M. J. Fortin. 2012. Landscape connectivity analysis for conservation: insights from combining new methods with ecological and genetic data. *Landscape Ecology*. 27: 153-157.
- Manel, S. & R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution*. 28: 614-621.
- McRae, B. H., & Shah, V. B. (2009). *Circuitscape user's guide*. California, Estados Unidos: The University of California, Santa Barbara. Recuperado en <http://www.circuitscape.org>.
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H. y V. B. Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*. 89(10): 2712-2724.

- Minor, E. S. y D. L. Urban. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology*. 22(2): 297-307.
- Mills, L. S. 2007. Conservation of wildlife populations: demography, genetics, and management. Blackwell Publishing, USA. 407pp.
- Martínez-Morales M. A., Islas V. M., Zuria I., Hoffmann-Pinther M. C. C. P. y R. G. C. Velasco. 2013. La conservación de las aves más allá de las áreas naturales protegidas: el caso de la avifauna del Rancho Santa Elena, Hidalgo. *Huitzil*. 14(2): 87-100.
- Newmark, W. D. 1991. Tropical Forest Fragmentation and the Local Extinction of Understory Birds in the Eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology*. 5 (1): 67-78.
- Pascual-Hortal, L. y S. Saura. 2007. Impact of spatial scale on the identification of critical habitat patches for the maintenance of landscape connectivity. *Landscape and Urban Planning*. 83: 176-186.
- Patterson, N., Price, A. L. y D. Reich D. 2006. Population Structure and Eigen analysis. *PLoS Genet*. 2(12): e190.
- Paynter, R. A. Jr. 1955. The Ornithogeography of the Yucatan Peninsula. *Peabody Museum of Natural History Bulletin* 9: 347.
- Pavlacky, D. C., JR, Goldizen A. W., Prentis P. J., Nicholls J. A. y A. J . Lowe. 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology*. 18: 2945-2960.
- Peakall, R. y P. E. Smouse. 2012. GenAIEx 6.5: genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research - an update. *Bioinformatics*. 28(19): 2537-2539.
- Piry, S., Luikart, G. y J. M. Cornuet. 1999. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity*. 90: 502-503.
- Preston, K. y D. Kamada. 2012. Nature Reserve of Orange County: Monitoring Coastal Cactus Wren Reproduction, Dispersal and Survival, 2009–2011. Final Report Prepared for the California Department of Fish and Game, LAG#PO982013.

- Pritchard, J. K., Stephens M. y P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155: 945-959.
- R Core Team. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rempel, R. S., Kaukinen, D. y A. P. Carr. 2012. Patch Analyst and Patch Grid. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario.
- Ridgway, R. 1904. Birds of North and Middle America: U.S. Nat'l Mus. Bull 50(3): 801p.
- Rousset, F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementación of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources*. 8: 103-106.
- Segelbacher, G., Cushman, S. A., Epperson, B. K., Fortin, M-J., Francois, O., Hardy, O. J., Holderegger, R., & S. Manel. 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges. *Conserv Genet*. 11: 375-385.
- Selander, R. K. 1964. Speciation in wren sof the genus *Campylorhynchus*. *Univ. Calif. Publ. Zool*. 74.
- SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, DF.
- Serrano-Rodríguez, A., Escalona-Segura, G., Plasencia Vázquez A. H., Iñigo Elias E. E. y L. Ruiz-Montoya. 2017. Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves: Troglodytidae). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*. 65 (4): 1554-1568.
- Sieving, K. E., Wilson, M. F. y T. L. De Santo. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented South-Temperate Rainforest. *The Auk*. 113: 944-949.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. y G.Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*. 68: 571-573.
- Tischendorf, L. y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*. 90: 7-19.

- Traill, L. W., Brook, B. W., Frankham, R. R. y C. J. A. Bradshaw. 2010. Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation*. 143: 28-34.
- Uezu, A., Metzger J. P. y J. M. E. Vielliard. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*. 123: 507-519.
- UICN. 2012. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. (2nd edition). Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN.
- Vargas, J. J. Salgado y G. Escalona. 2010. Breeding phenology and nesting success of the Yucatan Wren in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*. 122 (3): 439-446.
- Waples, R. S. y O. Gaggiotti. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15: 1419-1439.
- Willi, Y., Van Buskirk, J. y A. A. Hoffmann. 2006. Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 37: 433-458.
- Willi, Y., Van Buskirk, J., Schmid, B. y M. Fischer. 2007. Genetic isolation of fragmented populations is exacerbated by drift and selection. *Journal of Evolutionary Biology*. 20: 534-542.
- Zharikov, Y. y D. A. Milton. 2009. Valuing coastal habitats: predicting high-tide roosts of nonbreeding migratory shorebirds from landscape composition. *Emu*. 109: 107-120
- Zimmerman, D. A. 1957. Some remarks on the behavior of the Yucatan Cactus Wren. *The Condor*. 59: 53-58.

Suplemento 1. Se muestra como ejemplo la parcela 13, resultado de un área buffer de dos km alrededor de los individuos colectados. En cada parcela se calcularon las variables que describen composición y estructura del paisaje tomando en cuenta cuatro categorías: (1) hábitat adecuado conservado, (2) hábitat perturbado, (3) hábitat no adecuado, (4) vegetación secundaria de hábitat adecuado con alguna intervención humana.



CONCLUSIONES GENERALES

- La temperatura media del mes más frío y el coeficiente de variación de la precipitación anual resultaron ser las variables que más contribuyeron a los modelos de distribución potencial de *C. yucatanicus*. Estas variables están estrechamente relacionadas con la disponibilidad de recursos y la distribución de matorral costero espinoso del complejo de vegetación de dunas, que constituye el hábitat adecuado para esta especie.
- *Campylorhynchus yucatanicus* mostró un área de distribución potencial y un nicho climático más restringido que sus conespecíficos. Estos patrones son característicos de especies hábitats especialistas, las cuales dependen de un tipo de vegetación que les proporciona las condiciones adecuadas para su subsistencia a largo plazo.
- La distribución potencial de *C. yucatanicus* es de aproximadamente 2 711 Km², 2% del área total de la Península de Yucatán. De esta área, solo el 27% está protegida con categoría de Reserva de la Biosfera y sólo el 10% corresponde a áreas núcleo de conservación, con restricciones de uso de suelo y protección relativamente efectiva.
- La diversidad genética de *C. yucatanicus* está fuertemente relacionada con la disponibilidad de hábitat adecuado y las poblaciones que habitan sitios perturbados son menos diversas que las que viven en sitios conservados. Se estiman cuatro poblaciones genéticas y la estructura de las mismas, sugiere que los asentamientos humanos en la costa representan barreras en determinado contexto geográfico.
- La población de Río Lagartos es la menos diversa y su aislamiento parece ser más antiguo. Esta población podría ser la más vulnerable y su subsistencia a largo plazo podría verse afectada.
- La información recabada puede utilizarse para establecer estrategias de manejo y sugieren que la especie se encuentra en un estado de conservación más delicado del que hasta ahora se había descrito por la UICN. Consideramos que *C. yucatanicus*

debe cambiarse a la categoría “En peligro” de la UICN. Los criterios que apoyan estas consideraciones son la distribución de la especie, la conectividad del paisaje entre poblaciones, y las presiones a las que se encuentra la especie a lo largo de toda su distribución.

RECOMENDACIONES

- Preparar una propuesta con la información obtenida para definir una nueva categoría de amenaza a la UICN.
- Incrementar la vigilancia en las áreas naturales protegidas y restringir la explotación de recursos y uso de suelo por el humano a las actividades permitidas en estas zonas, según su categoría de manejo y conservación.
- Fomentar una ganadería amigable con el ambiente similar a la que se desarrolla en algunos ranchos de Ría Lagartos, en la que se mantienen gran proporción de elementos del paisaje original.
- Promover en la costa de la Península una cultura de patios y jardines verdes que utilicen elementos propios de la vegetación original, en vez de suelos arenosos desnudos.
- Replantar los planes de manejo de las áreas protegidas con vistas a mejorar la conectividad de los paisajes y mantener la funcionalidad de los ecosistemas y su diversidad en todos los niveles.
- Implementar estrategias de conservación que incluyan las áreas que están fuera del rango de protección estatal o federal.
- Impulsar programas de turismo de naturaleza en las comunidades, enfocados a la observación de aves y el senderismo.

ANEXOS

Anexo 1. Artículo en preparación sobre dimorfismo sexual en *C. yucatanicus* (Aves, Troglodytidae) en la Península de Yucatán, México y un método para determinar sexo en el campo.

Dimorfismo críptico en una especie endémica y amenazada (*Campylorhynchus yucatanicus*: Troglodytidae): un método sencillo para determinar el sexo

INTRODUCCIÓN

En muchas especies de paseriformes el sexo puede determinarse basándose en la vocalización (Roper 2005), el plumaje (Lima-Rezende y Caparroz 2016), el tamaño o las características de las estructuras externas como la presencia de parche de cría en algunas especies y la protuberancia cloacal (Pyle 1997). Sin embargo, a menudo es imposible determinar el sexo de las especies sexualmente monocromáticas fuera de la temporada de cría. Antiguamente los investigadores estaban obligados a sacrificar a los individuos si necesitaban saber el sexo de una especie monocromática y usaban inspección directa de las gónadas (Bailey 1953, Wingfield y Farner 1976). Actualmente métodos alternativos como laparoscopia o técnicas genéticas están disponibles para determinar el sexo de los individuos (Maron y Myers 1984). La laparoscopia parece tener poco o ningún efecto en la salud física y el comportamiento de las aves, si se hace correctamente (Piper y Wiley 1991). Sin embargo, las normas para realizar laparoscopia se han vuelto más estrictas y requieren de equipos especializados que dificultan la realización en el campo (Fair *et al.* 2010).

Las aves se pueden sexar empleando marcadores moleculares para amplificar fragmentos del gen CHD en el cromosoma W y Z de las aves (Griffiths *et al.*, 1998, Jensen *et al.*, 2003). A diferencia de los humanos, los machos de las aves son homogaméticos, por lo tanto cuando se amplifican a través de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y se ven usando electroforesis en gel, los machos muestran solo una banda porque ambos intrones son del mismo tamaño (ZZ). Las hembras, por otro lado, son el sexo heterogamético y muestran dos bandas (WZ). Este método simplificado solo funciona en

aquellas especies con diferentes tamaños de intrón; sin embargo, hay métodos alternativos disponibles que se pueden usar en otros casos (Han *et al.* 2009). Aunque las técnicas moleculares son confiables, no siempre están al alcance de los investigadores, requieren de laboratorios especializados, capacitación y suelen ser costosos. De ahí la importancia de encontrar alternativas menos costosas e invasivas para la determinación del sexo, especialmente en aquellas especies de interés para la conservación.

Diversas familias dentro de los passeriformes presentan dimorfismo sexual evidente (del Hoyo *et al.* 2016). Sin embargo, en la familia Troglodytidae, la mayoría de las especies poseen plumaje crítico y no presentan diferencias entre hembras y machos, excepto por sutiles diferencias de tamaño (Brewer y MacKay 2001). *Campylorhynchus yucatanicus* es una de las especies monocromáticas de la familia, en la que no se puede diferenciar hembras de machos hasta el momento. Esta ave es endémica local de la Península de Yucatán. La identificación del sexo de las aves es importante no solo en la ecología del comportamiento sino también en la biología evolutiva, la genética y la biología de la conservación (Ito *et al.* 2013), especialmente para las especies en peligro como *C. yucatanicus*. Es por eso que nos hemos propuesto como objetivo identificar un método basado en las mediciones de las estructuras externas que nos permitan clasificar el sexo de los individuos en el campo.

MÉTODOLOGÍA

El estudio se llevó a cabo a lo largo de la línea de costa comprendida entre las localidades de Celestún y Ría Lagartos en el estado de Yucatán, México, durante el 2015 y el 2016. Se trabajó en 14 localidades localizadas de manera más o menos uniforme en la distribución de la especie: (1) Celestún sureste, (2) Celestún noroeste, (3) El Palmar, (4) Sisal este, (5) Sisal oeste, (6) Chuburná, (7) Capilla, (8) Chixchulub este, (9) San Benito, (10) Xcambo sur, (11) Santa Clara, (12) Dzilam sur, (13) Ría Lagartos este y (14) Ría Lagartos oeste. Las capturas se realizaron con ayuda de una bocina que reproducía el canto de un conoespecífico. Los individuos fueron capturados con redes de niebla y marcados con una combinación única de anillos de colores, para evitar pseudoréplicas. Se tomó entre 2-3µl de sangre de cada uno de los individuos de la vena braquial utilizando

una aguja fina y un capilar con heparina. La sangre se colectó en tubos con solución K₃EDTA al 15% y se conservaron congeladas a -20°C hasta su procesamiento en el laboratorio. El acceso a las áreas protegidas y las colectas se realizaron con autorización de los permisos SGPA/DGVS/06821/14 y SGPA/DGVS/007765/15 de la SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) y del SEDUMA (Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente) con oficio VI/0645/2015.

Se capturaron en total 181 individuos de los cuales solo se incluyen en este estudio 141, ya que no se pudo extraer ADN del resto de las muestras. De cada uno de los individuos se anotaron las medidas corporales de las estructuras externas como ala, tarso, pico. Las variables que se tuvieron en cuenta se muestran en la tabla 1. Se determinó el sexo empleando el set de primers 1237L (5'-GAGAAACTGTGCAAAACAG-3') / 1272H (5'-TCCAGAATATCTTCTGCTCC-3') (Kahn *et al.* 1998). Para la amplificación se empleó una mezcla de 1uL de ADN, 3uL de Taq DNA Polimerasa, 2.7uL de agua y 0.3uL de primer, para un volumen final de 6uL. En cada reacción hubo un precalentamiento de 94°C por 3 min y se realizaron 39 ciclos con los siguientes pasos: desnaturalización a 94°C por 1 min, alineamiento a 57.6°C por 1 min y extensión a 72°C por 1 min. Luego de la extensión de las cadenas se mantuvo una temperatura de 72°C por 10 min y se dejaba enfriar hasta 10°C. Los productos de las PCRs se visualizaron en geles de agarosa de 1.5%, a través de una corrida electroforética con 70V y 1 hora con 20 min de duración. La clasificación se realizó a través de la visualización de las bandas en los geles de agarosa. Un segundo criterio para corroborar la clasificación fue la presencia del parche de cría en las hembras durante la época de cría (Armiger 2014). Nosotros comprobamos que los machos de esta especie no presentan parche de cría a través de la exploración directa de las gónadas de dos individuos que fueron sacrificados y depositados en la colección de El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Unidad Chetumal.

Evaluamos la normalidad de los datos y homogeneidad de varianza y se realizó una comparación de medias no paramétrica U-Mann Whitney para explorar diferencias de las medidas de las estructuras entre sexos. El porcentaje de dimorfismo sexual se calculó con la fórmula: $((X_f - X_m)/X_m) * 100$, donde X_m es el promedio de las medidas de los machos y X_f el de las hembras (Jiménez *et al.* 2016). Con el objetivo de encontrar un

método para sexar esta especie que pueda implementarse en el campo sin necesidad de técnicas moleculares, aplicamos un análisis de función discriminante en el paquete estadístico SPSS. Se utilizaron las medidas de 121 individuos para crear la función discriminante, y reservamos los valores de 20 individuos para evaluar la función.

RESULTADOS

A través de técnicas moleculares identificamos 75 machos y 66 hembras. La tabla I muestra los estadísticos descriptivos de las variables utilizadas para caracterizar las estructuras externas en ambos sexos. En general, los machos son significativamente más grandes que las hembras, teniendo en cuenta las medias de las variables. Se encontraron diferencias significativas en todas las medidas aplicando una prueba no paramétrica U-Mann Whitney, ya que los datos no se ajustaban a una distribución normal y no presentaban homogeneidad de varianza. Las variables que mostraron mayores diferencias entre sexos fueron el peso, el largo y alto del pico desde las narinas, así como la longitud del pico medido desde la base con el culmen expuesto.

Las distribuciones de los valores en ambos sexos para todas las variables tuvieron cierto solapamiento, aun cuando hay diferencias significativas (Figura 2). Por lo tanto, no es posible determinar el sexo con la medición de cada una de las variables por sí solas. El análisis de funciones discriminantes ayudó a desechar las variables que menos permitían distinguir entre sexos. Las más importantes para sexar a esta especie son la longitud del ala, el peso, la longitud del tarso y el alto del pico, en ese orden según sus coeficientes canónicos. El 98.2% de los casos originalmente clasificados fueron correctamente agrupados. Las siguientes funciones discriminantes permiten clasificar nuevos casos, eligiendo el sexo que corresponde al mayor coeficiente al aplicar ambas fórmulas:

$$ADf = -1639.026 + (3.351 \times \text{Peso}) + (24.574 \times \text{Longitud ala}) + (35.488 \times \text{Longitud tarso}) + (59.803 \times \text{Alto pico})$$

$$ADm = -1431.072 + (2.32 \times \text{Peso}) + (23.147 \times \text{Longitud ala}) + (33.863 \times \text{Longitud tarso}) + (55.114 \times \text{Alto pico})$$

La validación de las funciones discriminantes fue óptima, porque se clasificaron correctamente los 20 individuos que reservamos para la evaluación de la función.

Tabla I. Estadística descriptiva de las variables utilizadas para diferenciar hembras y machos de *C. yucatanicus* y dimorfismo sexual.

| | Sexo | n | Media | SD | Min | Max | % dimorfismo | U-Mann Whitney | p |
|--|------|----|-------|------|-------|-------|-----------------|-------------------|-------|
| Peso (g) | M | 75 | 36.8 | 2.2 | 30.0 | 41.0 | 14.79 | 171.5 | 0.001 |
| | F | 64 | 32.1 | 2.1 | 28.0 | 39.0 | | | |
| Longitud del ala (mm) | M | 75 | 75.4 | 1.6 | 71.0 | 79.0 | 6.75 | 67.5 | 0.001 |
| | F | 63 | 70.6 | 1.9 | 67.0 | 77.0 | | | |
| Longitud del cola (mm) | M | 66 | 73.4 | 2.4 | 69.0 | 79.0 | 5.55 | 440.5 | 0.001 |
| | F | 56 | 69.5 | 3.0 | 62.0 | 77.0 | | | |
| Longitud del tarso (mm) | M | 75 | 27.10 | 0.90 | 24.80 | 29.50 | 5.59 | 234.5 | 0.001 |
| | F | 65 | 25.70 | 0.70 | 23.05 | 27.10 | | | |
| Longitud del uña (mm) | M | 74 | 8.25 | 0.30 | 7.05 | 8.80 | 3.41 | 925.5 | 0.001 |
| | F | 65 | 7.95 | 0.45 | 6.90 | 8.80 | | | |
| Largo del pico desde narinas (mm) | M | 74 | 19.50 | 1.05 | 16.45 | 21.80 | 8.44 | 487.0 | 0.001 |
| | F | 65 | 17.95 | 0.95 | 14.80 | 19.90 | | | |
| Ancho del pico (mm) | M | 72 | 4.70 | 0.25 | 4.20 | 5.45 | 4.07 | 925.0 | 0.001 |
| | F | 65 | 4.55 | 0.25 | 4.00 | 5.70 | | | |
| Alto del pico (mm) | M | 72 | 5.65 | 0.25 | 4.55 | 6.30 | 8.73 | 188.5 | 0.001 |
| | F | 65 | 5.20 | 0.25 | 4.50 | 6.30 | | | |
| Largo del pico desde la base (mm) | M | 73 | 26.95 | 1.35 | 23.45 | 30.55 | 8.24 | 365.0 | 0.001 |
| | F | 65 | 24.90 | 1.15 | 21.10 | 27.45 | | | |
| Largo del pico más cráneo (mm) | M | 74 | 53.35 | 1.35 | 49.25 | 56.60 | 6.03 | 197.5 | 0.001 |
| | F | 65 | 50.30 | 1.25 | 46.40 | 53.50 | | | |
| Longitud del cuerpo (mm) | M | 64 | 189 | 31 | 19 | 230 | 6.92 | 326.0 | 0.001 |
| | F | 58 | 177 | 30 | 18 | 195 | | | |

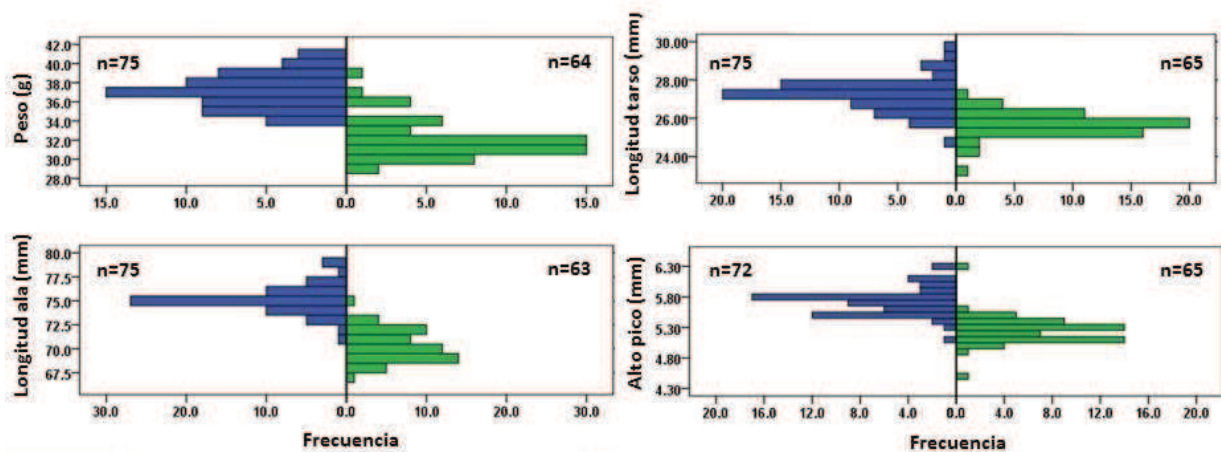


Figura 2. Distribución de las frecuencias de valores para las variables usadas en el análisis de discriminante para la clasificación del sexo en individuos machos (azul) y hembras (verde) de *C. yucatanicus*.

DISCUSIÓN

El dimorfismo sexual es común en las aves y se refleja muchas veces en las características del plumaje y el tamaño (Temeles 2000, Dunn *et al.* 2001, Blondel *et al.* 2002). Se han propuesto varias hipótesis para explicar el origen del dimorfismo y su permanencia en la evolución. Desde Darwin (1871) las diferencias entre los sexos se atribuyen principalmente a la selección sexual en sus dos formas: competencia entre machos (selección intrasexual) y selección de un sexo por otro (selección intersexual) (Lima-Rezende y Caparroz 2016). Los factores importantes que pueden determinar las diferencias entre sexo son el sistema de apareamiento social, el nivel de competencia de los espermatozoides y el patrón de cuidado parental (Darwin 1871, Dunn *et al.* 2001, 2015). Aunque la selección sexual es la explicación más común para el dicromatismo sexual en las aves, los factores ecológicos también pueden desempeñar un papel (Badyaev y Hill 2003).

Las descripciones de las especies del género *Campylorhynchus* indican que en especies hermanas las hembras suelen ser más pequeñas en promedio (Ridgway 1904; Selander 1964; *Campylorhynchus rufinucha*, Bradley & Mennill 2011). Armiger (2014) indicó que las hembras de *C. yucatanicus* eran más pequeñas y eran las únicas que

presentaban parche de incubación durante la época de cría, participando en mayor medida en la incubación de los huevos. En este estudio se encontraron diferencias de tamaño significativas entre los machos y las hembras de *C. yucatanicus*, lo que resulta en dimorfismo sexual. Los machos son generalmente más grandes que las hembras en la mayoría de las especies de aves (Pyle 1997), aunque en algunos casos las hembras son más grandes que los machos, como algunos colibríes y aves rapaces (Temeles 2000, Stiles et al. 2005). Se han utilizado diferentes hipótesis para explicar el dimorfismo del tamaño sexual, pero las principales en aves paserinas están relacionadas con la selección sexual (Darwin 1871, Hedrick & Temeles 1989, Andersson y Iwasa 1996, Blondel et al. 2002) y mecanismos ecológicos, como la competencia por los recursos, lo que puede dar lugar a diferencias entre sexo en el uso del hábitat y la segregación de nicho (Hedrick y Temeles 1989, Shine 1989, Blondel et al. 2002). Nosotros atribuimos las diferencias entre sexos de *C. yucatanicus* a la competencia intrasexual entre las machos por defensa de territorio, estatus social para el apareamiento.

Se ha descrito que las especies con reproducción cooperativa presentan menos dimorfismo que las no cooperativas (Hauber y Lacey 2005, Rubenstein y Lovette 2009). En estos casos, las hembras pueden adquirir rasgos que mejoran el éxito reproductivo a través de la competencia intrasexual entre hembras, lo que resulta en un plumaje más elaborado en las hembras o un mayor tamaño del cuerpo y un menor grado de dimorfismo sexual (Hauber y Lacey 2005, Clutton-Brock 2009, Dale et al. 2015). *Campylorhynchus yucatanicus*, una especie monocromática y con dimorfismo sexual críptico, manifiesta reproducción cooperativa ocasional (Arminger 2014). Sin embargo, en este estudio definimos un método sencillo para diferenciar el sexo con una función discriminante.

En este estudio se caracterizó el dimorfismo sexual en *C. yucatanicus* y se identificó un método efectivo para diferenciar hembras y machos en el campo. Estos resultados son el punto de partida para investigaciones sobre demografía, proporción de sexos en las poblaciones, y análisis de patrones de dispersión diferencial.

REFERENCIAS

- Armiger, J. W. 2014. Breeding biology of a tropical cooperative passerine: the yucatan wren (*Campylorhynchus yucatanicus*). A Thesis presented to the faculty of the Department of Biology Villanova. University In Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Master of Science in Biology. Published by ProQuest LLC. 71 pp.
- Andersson, M. y Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. Trends in Ecology & Evolution. 11: 53-58.
- Bailey, R. E. 1953. Surgery for sexing and observing gonad condition in birds. Auk 70:497-499.
- Badyaev, A. V. y G. E. Hill. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. Annual Review of Ecology and Systematics. 34: 27-49.
- Blondel, J., Perret P., Anstett M. C. y C. Thébaud. 2002. Evolution of sexual size dimorphism in birds: test of hypotheses using Blue Tits in contrasted Mediterranean habitats. Journal of Evolutionary Biology. 15: 440-450.
- Bradley, D. W. y D. J. Mennill. 2011. Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/runwre1>.
- Brewer, D. y B. K. MacKay. 2001. Wrens, dippers and thrashers. Christopher Helm, London.
- Clutton-Brock, T. H. 2009. Sexual selection in females. Animal Behaviour. 77: 3-11.
- Dale, J., Dey C. J., Delhey K., Kempnaers B. y M. Valcu. 2015. The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. Nature. 527: 367-370.
- Darwin, C. 1871. The descent of the man, and selection in relation to sex. John Murray, London, UK.
- Dunn, P. O., Whittingham L. A. y T. E. Pitcher. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. Evolution. 55: 161-175.

- Dunn, P. O., Armenta J. K. y L. A. Whittingham. 2015. Natural and sexual selection act on different axes of variation in avian plumage color. *Science Advances* 1: e1400155.
- Fair, J. M., E. Paul, y J. Jones (Ed.). 2010. Guidelines to the use of wild birds in research. Third Edition. Ornithological Council, Washington, D.C., USA.
- Han, J. -I., J. -H. Kim, S. Kim, S.-R. Park, y K.-J. Na. 2009. A simple and improved DNA test for avian sex determination. *Auk*. 126:779-783.
- Hauber, M. E. y E. A. Lacey. 2005. Bateman's principle in cooperatively breeding vertebrates: the effects of non-breeding alloparents on variability in female and male reproductive success. *Integrative and Comparative Biology*. 45: 903-914.
- Hedrick, A. V. y E. J. Temeles. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*. 4: 136-138.
- Griffiths, R., S. Daan, y C. Dijkstra. 1996. Sex identification in birds using two CHD genes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 263:1251–1256.
- Jensen, T., F. M. Pernasetti, y B. Durrant. 2003. Conditions for rapid sex determination in 47 avian species by PCR of genomic DNA from blood, shell-membrane blood vessels, and feathers. *Zoo Biology*. 22:561–571.
- Jiménez, S., Domingo A., Brazeiro A., Defeo O., Abreu M., Forselledo R. y R. A. Phillips. 2016. Sexual size dimorphism, spatial segregation and sex-biased bycatch of southern and northern royal albatrosses in pelagic longline fisheries. *Antarctic Science*, 29(2): 147-154.
- Kahn, N. W., John J. St. y T. W. Quinn. 1998. Chromosome-specific intron size differences in the avian chd gene provide an efficient method for sex identification in birds. *The Auk* 115(4): 1074-1078.
- Lima-Rezende, C. A. y R. Caparroz. 2016. Sexual dimorphism in a cooperative breeding thraupid (White-Banded Tanager, *Neothraupis fasciata*): the relevance of the black mask. *Ornitología Neotropical*. 27: 275-287.
- Maron, J. L. y J. P. Myers. 1984. A description and evaluation of two techniques for sexing wintering Sanderlings. *Journal of Field Ornithology*. 55: 336-342.

- Piper, W. H. y R. H. Wiley. 1991. Effects of laparotomies on wintering White-throated Sparrows and the usefulness of wing chord as a criterion for sexing. *Journal of Field Ornithology*. 62: 40–45.
- Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part 1. Columbidae through Ploceidae. Slate Creek Press, Bolinas, California, USA.
- Ridgway, R. 1904. Birds of North and Middle America: U.S. Nat'l Mus. Bull 50(3): 801p.
- Roper, J. J. 2005. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology*. 76(3): 234-236.
- Rubenstein, D. R. y I. J. Lovette. 2009. Reproductive skew and selection on female ornamentation in social species. *Nature*. 462: 786-789.
- Selander, R. K. 1964. Speciation in wren sof the genus *Campylorhynchus*. Univ. Calif. Publ. Zool. 74.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*. 64: 419-461.
- Stiles, F. G., Altshuler D. L. y R. Dudley. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbirds. *The Auk*. 122: 872-886.
- Temeles, E. J. 2000 Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*. 289: 441-443.
- Wingfield, J. C. y D. S. Farner. 1976. Avian endocrinology field investigations and methods. *Condor* 78: 570–573.

Anexo 2. Carta de aceptación del artículo correspondiente al Capítulo II.



THE WILSON JOURNAL OF ORNITHOLOGY

www.wilsonsociety.org

wjo@unl.edu

25 June 2017

Anay Serrano-Rodriguez
El Colegio de la Frontera Sur
Unidad Campeche. Avenida Rancho Poligono 2^a
Ciudad Industrial Lerma
Campeche, Campeche, México. C.P. 24500

MS 16-101

Thank you for returning the revised version of your manuscript, 'Potential distribution and climatic niche of seven species of *Campylorhynchus* (Aves, Troglodytidae): Conservation implications for *C. yucatanicus*'. You did a nice job in addressing the reviewers' concerns.

I am pleased to accept your manuscript for publication in The Wilson Journal of Ornithology.

Your manuscript will appear as a Major Article. Melissa Panella, our Associate Editor, will contact you if she has any questions that need to be resolved as she copyedits your manuscript. Please let us know if your contact information, especially your email address changes in the next 3 – 6 months. We will be sending several forms for you to complete once we make up the Issue in which your paper will be published.

Thank you for submitting your manuscript to the Wilson Journal of Ornithology.

Sincerely,

Mary Bomberger Brown
Editor, Wilson Journal of Ornithology

Anexo 3. Carta de aceptación del artículo correspondiente al Capítulo III y primera hoja del artículo publicado.



August 08, 2017
RBT-70-2017

TO WHOM IT MAY CONCERN

The manuscript: **“Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves: Troglodytidae)”** by **Anay Serrano-Rodríguez, Griselda Escalona-Segura, Alexis H. Plasencia Vázquez, Eduardo E. Iñigo Elias & Lorena Ruiz-Montoya** has been accepted for publication in the International Journal of Tropical Biology and Conservation / Revista de Biología Tropical. It will be published on-line within the next weeks and will later appear printed in **volume of 65 (4) December 2017**.

PDF page proofs will be e-mailed to main author when available. After publication of the paper, the main author will receive PDF reprints and one free copy of the printed issue where the paper was published.

Sincerely,

Julián Monge-Nájera
Director



Distribución potencial y conectividad del paisaje: criterios para reevaluar el grado de amenaza de *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves: Troglodytidae)

Anay Serrano-Rodríguez¹, Griselda Escalona-Segura¹, Alexis H. Plasencia Vázquez²,
Eduardo E. Inigo Elias³ & Lorena Ruiz-Montoya¹

1. El Colegio de la Frontera Sur, Avenida Rancho Polígono 2-A Ciudad Industrial, Lerma, Campeche, Campeche, México CP. 24500; anayserrano1984@gmail.com, gescalona@ecosur.mx, lruiz@ecosur.mx
2. Universidad Autónoma de Campeche, Avenida Agustín Melgar, Colonia Buenavista, Campeche, Campeche, México CP 24039; alexpla79@gmail.com
3. Cornell Lab of Ornithology, 159 Sapsucker Woods Rd Ithaca, NY 14850, USA Ithaca, NY, EUA. eei2@cornell.edu

Recibido 06-III-2017. Corregido 07-VII-2017. Aceptado 08-VIII-2017.

Abstract: Potential distribution and landscape connectivity: criteria for reevaluating the threat degree of *Campylorhynchus yucatanicus* (Aves: Troglodytidae). Geographic distribution and habitat quality are key criteria for assessing the degree of risk of species extinction threat. *Campylorhynchus yucatanicus* (Yucatán Wren, Troglodytidae) is an endemic bird of the Northern coast of the Yucatán Peninsula, Mexico, with a distribution restricted to a narrow strip of habitat, between Campeche and Yucatán states. Currently, the Yucatán coast has lost more than half of the coastal dune vegetation, and other habitats have been modified mainly because there is no urban development plan and the natural resources management is poor. These factors threaten *C. yucatanicus*, which is listed as a near threatened species by IUCN and as an endangered species by Mexican law NOM-059-2010. In this paper, *C. yucatanicus*'s potential distribution was modeled using 64 presence records from several sources (1960 y 2009), a set of climate variables, and a vegetation index layer of normalized difference (NDVI). To assess the degree of landscape connectivity we used a map of vegetation types and land use, distance to villages and paved roads. The potential distribution model showed an area of approximately 2711 km², which is 2 % of the total area of the Yucatán Peninsula distribution. In this area, only 27 % is protected by Biosphere Reserve category and only 10 % belong to core conservation areas, with land use restrictions and relatively effective protection. The populations from Ria Lagartos and Western Celestun regions appear to be the most isolated following the model of landscape connectivity. Landscape permeability among fragments of dune vegetation near the coast is low, mainly due to the distribution of urban areas. These results can be used to establish management strategies, and show that the species is in more delicate conditions than what it has been described by IUCN. We consider that *C. yucatanicus* should be given endangered category by IUCN, because of their distribution and the context of the current landscape connectivity. Rev. Biol. Trop. 65 (4): 1554-1568, Epub 2017 December 01.

Key words: endemic, threatened, Yucatan Wren, potential distribution, landscape connectivity.

La fragmentación antropogénica del hábitat es considerada una de las mayores amenazas a la biodiversidad en el mundo (Naranjo et al., 2009; Keith, 2015). Como una consecuencia directa, ha disminuido de forma abrupta la conectividad entre las poblaciones de varias especies de aves, lo cual puede provocar la extinción de poblaciones aisladas (Bellard,

Bertelsmeier, Leadley, Thuiller, & Courchamp, 2012; Modest & Hassan, 2016). A este fenómeno son generalmente más vulnerables las especies de distribución restringida o aquellas que son hábitat específicas (Dyer et al., 2016). Surgen entonces los estudios que involucran modelos de distribución potencial de especies (SDM) y análisis espaciales, como por ejemplo

Anexo 4. Extracción de ADN de sangre *Campylorhynchus yucatanicus* con el método de lisis celular/Fenol-cloroformo-alcoholisoamílico modificado.

Día 1

- Se tomó una pequeña porción de sangre en un tubo usando un isopo, y se duplicó la muestra con lo que quedaba de sangre en el isopo.
- Se agregó 360 µl de EDTA al 0.5% (pH=8.0); 19µl de SDS al 10%; 25µl de Tris HCl a 0.1M (pH=8.0) y 15µl de Proteinasa K 10mg/ml.
- Se agita en vortex 20 seg.
- Se encuban 2 horas en baño de María moviendo cada 15 minutos a 45°C.
- Se dejan enfriar por 5 minutos
- Se adiciona 2.2 µl de ARNasa y se encuba 1 hora a 37°C
- Se agrega 400 µl de acetato de amonio y se pasan al vortex por 20 seg.
- Se centrifuga 5 minutos a 13 000 rpm
- Se añaden 600 µl de alcohol en tubos nuevos y a esto se le adicionan 600 µl de sobrenadante de la muestra.
- Se mezcla suavemente y se deja en congelador por dos días a -20°C

Día 3

- Se centrifugan las muestras durante 20 minutos a 13 000 rpm
- Se retira el alcohol con cuidado de no tirar el botón de ADN
- Se añade 200 µl de alcohol etílico al 80% y se deja 2 min para que reinicie la rehidratación
- Se centrifugan durante 5 min a 13 000
- Se retira el alcohol, se destapan y centrifugan 5 min en micro-centrífuga de vacío (concentrados de ADN).
- Se agregan 30 µl de agua esterilizada para que se hidrate el ADN para que se hidrate, hasta que desaparezca el botón.