

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA  
Facultad de Ciencias y Humanidades



Modelos de nicho ecológico para tres subespecies de carpintero  
escapulario (*Colaptes auratus*) y su relación con factores  
ambientales y bioclimáticos

Trabajo de graduación en modalidad de Tesis presentado por  
Karla Varinia Sagastume Pinto  
para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala

2017



UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades

Modelos de nicho ecológico para tres subespecies de carpintero  
escapulario (*Colaptes auratus*) y su relación con factores  
ambientales y bioclimáticos

Trabajo de graduación en modalidad de Tesis presentado por  
Karla Varinia Sagastume Pinto  
para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala

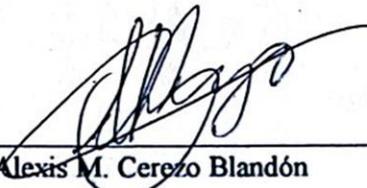
2017

**Vo.Bo.:**

(f)   
\_\_\_\_\_

**Ph.D. Alexis M. Cerezo Blandón**

**Tribunal Examinador:**

(f)   
\_\_\_\_\_

**Ph.D. Alexis M. Cerezo Blandón**

(f)   
\_\_\_\_\_

**M.Sc. Daniel Ariano Sánchez**

(f)   
\_\_\_\_\_

**M.Sc. Gabriela Alfaro Marroquín**

**Fecha de aprobación: Guatemala, 07 de diciembre de 2017**

## **AGRADECIMIENTOS**

Le agradezco a Dios por haberme dado la oportunidad de estudiar la carrera que me apasiona, por ser mi guía y fortaleza para alcanzar mis aspiraciones tanto a nivel personal como profesional. A mis padres, Héctor y Varinia, por su apoyo incondicional, por los valores que me han inculcado y por haberme dado la oportunidad de tener una excelente educación en el transcurso de mi vida. Sobre todo, quiero agradecerles por ser mi ejemplo de vida e impulsarme a alcanzar mis sueños y metas a pesar de las dificultades. A mis hermanos, José y Héctor, por siempre estar a mi lado, ser mis compañeros y apoyarme cuando más lo necesito. A mis abuelos, tíos y primos, quienes han formado parte importante de mi vida y de mi crecimiento personal y profesional. Especialmente a mi abuelo Neto, quien desde mi infancia me transmitió la curiosidad y el amor por la naturaleza que me llevaron a dedicar mi vida a su estudio y conservación.

A la Universidad del Valle de Guatemala por brindarme el conocimiento y las herramientas necesarias para alcanzar mis metas, así como a los docentes que me brindaron su conocimiento y apoyo durante mi carrera. Agradezco de manera especial al Dr. Alexis M. Cerezo por asesorarme y por aportar su experiencia, conocimiento y tiempo para guiar mis ideas durante el desarrollo de esta tesis. A M.Sc. Gabriela Alfaro y M.Sc. Daniel Ariano por su tiempo y apoyo para concluir este estudio. A mis amigos y compañeros, especialmente a Marisa, Mafer y Andrea, por ser parte importante de mi formación profesional y apoyarme durante el desarrollo de este trabajo. Finalmente, a Nahomy Lara, cuya memoria quiero honrar por su ejemplo y amistad durante la carrera.

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	vii
LISTA DE CUADROS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMEN	viii
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MÉTODOS	12
III. RESULTADOS	17
IV. DISCUSIÓN	26
V. CONCLUSIONES	31
VI. RECOMENDACIONES	30
VII. LITERATURA CITADA	32
VIII. ANEXOS	39

## **LISTA DE CUADROS**

CUADRO 1. Características de los patrones de coloración del plumaje para los cinco grupos del género <i>Colaptes</i> en Norte América .....	5
CUADRO 2. Nombre y descripción de las variables ambientales y bioclimáticas .....	14
CUADRO 3. Variables bioclimáticas que conjuntamente explicaron al menos el 80% de la variación en la distribución de cada subespecie de <i>Colaptes auratus</i> según el modelo de Maxent.....	17

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa de distribución para las cuatro subespecies de <i>Colaptes auratus</i> (grupos <i>auratus</i> , <i>cafer</i> , <i>mexicanoides</i> y <i>chrysocaulosus</i> ) y <i>Colaptes chrysoides</i> (grupo <i>chrysoides</i> ), incluyendo la zona de hibridación entre <i>auratus</i> y <i>cafer</i> (Manthey <i>et al.</i> 2016) .....	3
FIGURA 2. Sitios de ocurrencia de tres subespecies de <i>Colaptes auratus</i> (Grupos <i>Auratus</i> , <i>Cafer</i> y <i>Mexicanoides</i> ) utilizados para elaborar el modelo de Maxent.....	13
FIGURA 3. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para <i>Colaptes auratus cafer</i> según el modelo de Maxent.....	19
FIGURA 4. Mapa de distribución potencial para <i>Colaptes auratus cafer</i> , donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie.....	20
FIGURA 5. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para <i>Colaptes auratus mexicanoides</i> según el modelo de Maxent.....	21
FIGURA 6. Mapa de distribución potencial para <i>Colaptes auratus mexicanoides</i> , donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie .....	22
FIGURA 7. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para <i>Colaptes auratus auratus</i> según el modelo de Maxent .....	23
FIGURA 8. Mapa de distribución potencial para <i>Colaptes auratus auratus</i> , donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie .....	25

## RESUMEN

El carpintero escapulario (*Colaptes auratus*) es una especie politípica conformada por cuatro subespecies, *auratus*, *cafer*, *chrysocaulosus* y *mexicanoides*, que se distribuyen desde Canadá hasta Nicaragua. Las subespecies del norte, *C. a. auratus* y *C. a. cafer* presentan hibridación, mientras que *C. a. chrysocaulosus* y *C. a. mexicanoides* son consideradas alopátricas. Las subespecies se diferencian principalmente por la coloración del plumaje, lo cual sugiere que los grupos *cafer* y *mexicanoides* están estrechamente relacionados, ya que ambas presentan una coloración rojiza debajo de las alas. Sin embargo, se ha demostrado que *C. a. mexicanoides* es el que presenta mayor diferenciación genética dentro del grupo y es considerada una subespecie endémica regional de Chiapas y el norte de Centroamérica, restringida a zonas montañosas. Debido al vacío de información que existe sobre los factores climáticos que influyen en la distribución de *Colaptes auratus*, especialmente sobre los grupos *cafer* y *mexicanoides*, el objetivo de este estudio fue identificar las variables ambientales (altitud) y bioclimáticas que determinan su distribución. Para ello se elaboraron modelos de distribución potencial con el programa Maxent y para evaluar la bondad de ajuste del modelo se utilizó el área debajo de la curva ROC (AUC). A partir de esto se determinó que las variables más influyentes para *mexicanoides* fue la altitud (40.6%) y el intervalo de temperatura anual (24.9%), lo cual parece estar relacionado con su restricción a tierras altas. Por otro lado, para *cafer* las variables más importantes fueron la precipitación del trimestre más cálido (38.3%) y la isothermalidad (32.8%), lo cual puede deberse a su alimentación. Para *C. a. auratus*, las variables más influyentes fueron la temperatura media del trimestre más frío (17.9%), la isothermalidad (16.4%), la precipitación del mes más seco (14.1%) y la temperatura media anual (11.3%), las cuales también parecen relacionarse con su alimentación y los patrones y tiempos de migración.

El Istmo de Tehuantepec parece ser una barrera importante para los grupos *cafer* y *mexicanoides*, lo cual evidencia una posible especiación alopátrica. Sin embargo, es

necesario realizar más investigación en cuanto a la influencia de factores climáticos y ecológicos sobre la distribución de las subespecies de *Colaptes auratus*. Esta información puede ser importante para tomar decisiones de manejo y conservación según las características de cada subespecie, especialmente por el hecho de que se ha detectado un declive en la población de la especie.

## ABSTRACT

The Northern Flicker (*Colaptes auratus*) is a polytypic woodpecker species comprising four subspecies groups, *auratus*, *cafer*, *chrysocaulosus*, and *mexicanoides*, distributed from Canada to Nicaragua. The North American subspecies, *C. a. auratus* and *C. a. cafer*, hybridize while *C. a. mexicanoides* and *C. a. chrysocaulosus* are considered allopatric. The subspecies differ in plumage coloration which suggests that the *cafer* and *mexicanoides* groups are closely related, since both have a reddish color on the undersurface of the wings. However, *C. a. mexicanoides* is the most genetically distinct and is considered an endemic subspecies restricted to highlands. Due to the lack of information about the climatic factors that influence the distribution of *Colaptes auratus*, especially of the *cafer* and *mexicanoides* groups, the objective of this study was to identify environmental and bioclimatic variables that define the distribution of three subspecies' groups. Maxent models were developed to infer the subspecies distributions and environmental tolerances. Model performance was evaluated using the area under the ROC curve (AUC).

The most important variables for *C. a. mexicanoides* was altitude (40.60%) and temperature annual range (24.9%), which seems to be related to its restriction to highlands. For the *cafer* group, precipitation of the warmest quarter (38.3%) and isothermality (32.8%) were important variables, which may be due to their diet. For *C. a. auratus*, the important variables were mean temperature of the coldest quarter (17.9%), isothermality (16.4%), precipitation of the driest month (14.1%) and annual temperature range (11.3%), which appear to have a relation with their diet and migration patterns and times. The Isthmus of Tehuantepec seems to be an important barrier for the *cafer* and *mexicanoides* groups, showing a possible allopatric speciation. However, more research is needed to understand the influence of climatic and environmental factors on the distribution of *Colaptes auratus* subspecies. This information may be important for management and conservation decisions according to the characteristics of each subspecies, especially because recent surveys indicate population declines.

# I. INTRODUCCIÓN

## A. Antecedentes

### 1. El género *Colaptes*

Las especies del género *Colaptes*, conocidas comúnmente por su nombre en inglés como “*flickers*”, son carpinteros (orden Piciformes, familia Picidae) de tamaño mediano (25.5-30.5 cm) que se encuentran principalmente en áreas abiertas, sabanas, bordes de bosque y zonas rurales y suburbanas (Wiebe & Moore 2008, Moore, *et al.* 2010). Están adaptados a alimentarse sobre el suelo y gran parte de su dieta consiste en hormigas (Short 1965, Moore *et al.* 2010). La mayoría de las especies de este género tiende a tener plumaje color marrón en la espalda. Además, la espalda de todas ellas tiene patrones de color barrados transversalmente, lo cual parece proporcionarles camuflaje cuando se alimentan en el suelo (Moore *et al.* 2010). La mayor diversidad de especies de este género se encuentra en Sudamérica, sin embargo, existen dos especies en Norteamérica (*C. auratus* y *C. chrysoides*) y una especie endémica de Cuba (*C. fernandinae*) (Moore *et al.* 2010).

La hipótesis de Moore *et al.* (2010) sugiere que el ancestro común del género *Colaptes* evolucionó en Norte América, siendo *C. fernandinae* de Cuba una reliquia del ancestro (linaje basal) y *C. auratus* sobrevivió como un remanente en el lugar de origen.

Según la clasificación de Short (1965), en Norteamérica y Centroamérica hay cinco poblaciones de carpinteros del género *Colaptes*, quien las consideró como subespecies de una sola especie, *Colaptes auratus*. Sin embargo, *C. a. chrysoides* (*Gilded Flicker*) volvió a ser clasificada como especie (American Ornithologists' Union 1998).

## **2. *Colaptes auratus* y subespecies**

El carpintero escapulario (*Colaptes auratus*) es una especie politípica conformada por cuatro subespecies: *C. a. auratus*, *C. a. cafer*, *C. a. chrysocaulosus* y *C. a. mexicanoides* que se distribuyen desde Canadá hasta Nicaragua (Figura 1) (Wiebe & Moore 2008).

Las dos subespecies de Norteamérica, *C. a. auratus* del este y extremo norte de Norteamérica y *C. a. cafer* del Oeste de Norteamérica (Wiebe & Moore 2008), fueron consideradas especies diferentes (Moore 1995). Sin embargo, se clasificaron como una sola especie (*C. auratus*; AOU 1983), debido a la existencia de una zona de hibridación aparentemente estable que se extiende por las Montañas Rocosas desde Texas hasta Alaska (Short 1965, Moore & Buchanan 1985, Flockhart & Wiebe 2009).

En cuanto a las otras dos subespecies, el grupo *chrysocaulosus* se encuentra en Cuba y las islas Caimán y el grupo *mexicanoides* se distribuye en tierras altas desde el sur de México hasta el noroeste de Nicaragua (Wiebe & Moore 2008). Ambas son consideradas alopátricas de las otras subespecies (Short 1967, Wiebe & Moore 2008), ya que el Estrecho de Florida y el Istmo de Tehuantepec actúan como barreras biogeográficas (Manthey *et al.* 2016). Además, *C. a. mexicanoides* también es considerada una subespecie endémica regional, restringida a zonas montañosas (750-3,500m), principalmente en sabanas de pino y bosques de pino-encino (Fagan & Komar 2016).

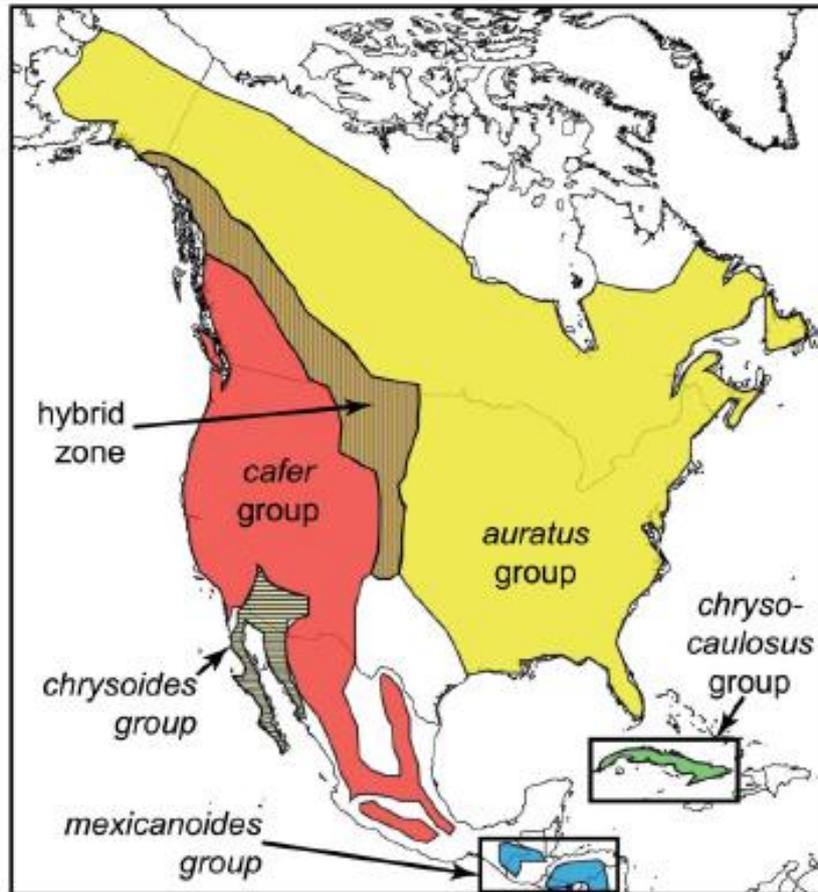


FIGURA 1. Mapa de distribución para las cuatro subespecies de *Colaptes auratus* (grupos auratus, cafer, mexicanoides y chrysocaulosus) y *Colaptes chrysoides* (grupo chrysoides), incluyendo la zona de hibridación entre los grupos auratus y cafer (tomada de Manthey *et al.* 2016)

En Norteamérica se ha observado que algunos factores que determinan su distribución son la disponibilidad de alimento, la cobertura del suelo y la ocurrencia de árboles (o sus sustitutos) para anidar. Sin embargo, los factores que limitan la distribución de las poblaciones más al sur son poco conocidas (Short 1965).

En el caso de *C. a. auratus*, aproximadamente el 50% de su dieta consiste en hormigas, la cual complementan con otros insectos cuando hay disponibilidad. Los frutos también parecen formar parte importante de la dieta de aquellos individuos que

pasan el invierno en los estados del norte. Se ha observado que la distribución de estas aves se ve afectada por la ausencia de insectos durante el invierno (a pesar de alimentarse de frutos durante esta temporada). Sin embargo, durante el verano, su distribución no se ve tan limitada debido a la amplia disponibilidad de hormigas en la mayoría de los hábitats (Short 1965).

El tipo de cobertura del suelo también está relacionado con la alimentación de estos carpinteros. Estos se alimentan principalmente en áreas abiertas y parecen no poder utilizar áreas con cobertura densa. Comúnmente se encuentran en áreas abiertas con árboles dispersos, a lo largo de las riberas de ríos en las Grandes Llanuras y en áreas agrícolas (Short 1965).

La ocurrencia de árboles u otros sitios para anidar también limita su distribución, lo cual ha prevenido que este carpintero pueda ocupar la tundra y una gran proporción de las Grandes Llanuras. Tampoco se encuentran en áreas desérticas con ausencia de árboles o sin cactus adecuados para anidar como, por ejemplo, el desierto de Mojave, regiones de la Gran Cuenca y los desiertos del noroeste de Sonora y noreste de Baja California (Short 1965).

Se conoce muy poco sobre los factores que limitan la distribución de las poblaciones del sur de México y Centroamérica. Los límites en la distribución de esta población llegan hasta Nicaragua y estos se encuentran únicamente en tierras altas. Condiciones climáticas, competencia y otros posibles factores responsables de los límites de su distribución requieren de investigación (Short 1965).

#### **a. Diferenciación morfológica de las subespecies de *Colaptes auratus*.**

Las subespecies se diferencian por su tamaño y coloración del plumaje (Wiebe & Bortolotti 2001, Wiebe & Moore 2008) (Cuadro 1); con variaciones en el color del bigote, mancha malar, garganta, corona y en el barrado de la espalda (Manthey *et al.* 2016). Una de las principales características del género es la coloración amarilla debajo

de las alas (Short 1982, Hudon *et al.* 2015). Sin embargo, las subespecies *cafer* y *mexicanoides* son la excepción con plumas de color rojizo debajo de las alas (Hudon, *et al.* 2015), lo cual sugiere que estos grupos están estrechamente relacionados, por lo que algunos autores consideran que deben agruparse juntos (Eisenmann 1955, Hudon *et al.* 2015).

CUADRO 1. Características de los patrones de coloración del plumaje para los cinco grupos del género *Colaptes* en Norte América

COLOR-PATTERN FEATURES OF NORTH AMERICAN FLICKERS (ADULTS ONLY) <sup>a</sup>					
Character	<i>auratus</i> Group	<i>chrysocaulosus</i> Group	<i>cafer</i> Group	<i>mexicanoides</i> Group	<i>chrysoïdes</i> Group
Mean width of back bars, in mm.	2.8	3.0	2.8	4.0	2.2
Per cent with rump spots	45	100	55	100 <sup>b</sup>	50
Mean number of tail bars <sup>c</sup>	4.5	6.7	3.0	1.6	3.3
Black color in tail (mean extent from tip, in mm.)	37	37	48	40	55
Mean (maximum) depth of breast patch, in mm.	16.3	22.4	18.0	24.5	22.0
Malar-patch color					
Males	Black	Black	Red	Red and black	Red
Females	Tan	Tan or gray or both	Tan and gray	Rufous	Gray
Throat color	Tan	Tan	Gray	Gray	Gray
Crown color	Gray	Gray	Brown	Rufous	Rufous yellow
Ear-covert color	Tan	Tan	Gray	Gray	Gray
Shaft color	Yellow	Golden yellow	Salmon pink	Pink-orange	Yellow
Nuchal patch	Present	Present	Absent	Absent	Absent

<sup>a</sup> Sample sizes range from 14 to 25 birds from localities within the range of each group farthest removed from areas of contact with other groups. Female samples were checked, and differences from males are noted.

<sup>b</sup> All birds show spotting, but few are so heavily spotted as normal individuals of *chrysocaulosus*.

<sup>c</sup> Mean number of bars on outer (fifth) rectrix.

Fuente: Short 1965

#### b. Diferenciación genética de las subespecies de *Colaptes auratus*.

A través de análisis de ADN mitocondrial (mtDNA) y cientos de polimorfismos de nucleótido único (SNPs), se realizó una caracterización de las relaciones genéticas y las diferencias genómicas de los cinco grupos morfológicos de *Colaptes auratus* y *Colaptes chrysoïdes*, los cuales conforman un grupo politípico de superespecies (Manthey *et al.* 2016). A partir del estudio de Manthey *et al.* (2016), se determinó que el grupo *mexicanoides* es el que presenta mayor diferencia genética tanto

en mtDNA (~1.4% de divergencia de secuencia) como en paneles grandes de SNP. El grupo *chrysocaulosus* se diferencia por una única mutación en los pares de bases de un pequeño fragmento de mtDNA. Finalmente, se encontró poca diferencia genética entre los grupos *auratus*, *cafer* y *chrysoides* tanto para mtDNA como para paneles de SNP, lo cual evidencia mezcla y ausencia de diferencias fijas.

La baja diferenciación genética entre los grupos *auratus* y *cafer* también se ha observado en otros estudios (Fletcher & Moore 1992, Grudzien *et al.* 1987). Esto probablemente se deba al alto nivel de intercambio genético entre estas subespecies, ya que el flujo genético mantiene bajos niveles de diferenciación en su genoma (Manthey *et al.* 2016). A pesar de que se ha definido una zona de hibridación estable y estrecha a partir del plumaje y caracteres morfométricos, los grupos *cafer*, *auratus* y los híbridos no muestran diversidad genética entre sí (Grudzien *et al.* 1987). Esto lleva a la posibilidad de que regiones genómicas relativamente pequeñas mantengan las diferencias fenotípicas, ecológicas y de comportamiento entre estos grupos morfológicos (Manthey *et al.* 2016).

Aunque existen estudios que describen las diferencias y similitudes tanto genéticas como morfológicas de las subespecies de *Colaptes auratus*, aún no se han estudiado los factores ambientales que se relacionan con cada subespecie. Explorar estos factores permite determinar si existen variaciones en los requerimientos ambientales de cada población. Asimismo, inferir la distribución geográfica de las subespecies a partir de modelos de nicho ecológico puede aportar evidencia adicional que confirme las relaciones genéticas arriba expuestas. A continuación, se describe el concepto de “nicho ecológico” como elemento teórico para abordar la relación de cada subespecie de *C. auratus* con las condiciones ambientales y bioclimáticas.

### **3. El nicho ecológico**

El nicho ecológico se puede definir como el conjunto de condiciones ambientales, recursos, entre otros, que permiten que una población local persista sin inmigración (Peterson & Holt 2003). Según Hutchinson (1957), el concepto de nicho se divide en: nicho fundamental y nicho realizado. El nicho fundamental de una especie se define como un hipervolumen de n-dimensiones, el cual corresponde al espacio multidimensional donde existen las condiciones ambientales, fisiológicas, etc., que permiten que una especie exista. Por lo tanto, el nicho fundamental se define por características críticas de la biología de una especie como su fisiología, alimentación y comportamiento reproductivo (Peterson *et al.* 1999; Rosenzweig 1987). Sin embargo, una especie no utiliza todo su nicho fundamental, sino su nicho realizado, el cual consiste en ciertas porciones del nicho fundamental donde la especie es competitivamente dominante (Hutchinson 1957; Pulliam 2000). Por lo tanto, el nicho realizado es más pequeño que el nicho fundamental y las especies frecuentemente están ausentes en ciertas porciones del nicho fundamental debido a diversos factores (como barreras biogeográficas, interacciones bióticas, modificaciones humanas del ambiente y competencia con otras especies). Este concepto de nicho hace énfasis en los atributos de una especie o población en lugar de los atributos del ambiente (Pulliam 2000).

#### **a. Modelos de nicho ecológico (MNE).**

El modelaje de nicho ecológico (de acá en adelante, MNE) es un tipo de método que utiliza datos de ocurrencia georreferenciados en conjunto con datos ambientales (ej. Capas del Sistemas de Información Geográfica - SIG) para elaborar un modelo correlativo de las condiciones ambientales que coinciden con los requerimientos ecológicos de una especie y predicen la idoneidad relativa del hábitat (Warren & Seifert 2010, Warren *et al.* 2010). Por lo tanto, permiten describir la tolerancia ecológica de poblaciones o especies (Warren *et al.* 2010). Los MNE son frecuentemente utilizados para: 1) estimar la idoneidad relativa de un hábitat que se sabe que está ocupado por la

especie, 2) estimar la idoneidad relativa de un hábitat en áreas geográficas en las que no se conoce si hay ocupación de la especie, 3) estimar cambios en la idoneidad de un hábitat a lo largo del tiempo dado un escenario específico para el cambio ambiental y 4) estimar el nicho de una especie (Warren & Seifert 2010). Esto los ha convertido en una herramienta importante para la investigación con aplicaciones en ecología, conservación, evolución, manejo de especies invasoras, entre otros (Baldwin 2009, Morales 2012).

#### **4. Método de máxima entropía (MAXENT).**

MAXENT es un método de uso general para hacer predicciones o inferencias a partir de información incompleta, en este caso, a partir de datos únicamente de presencia y variables ambientales (Phillips *et al.* 2006). Al aplicar dichos datos al modelaje de distribución de especies, la distribución estimada refleja los sitios con las condiciones idóneas del hábitat (asociadas a la ocurrencia de la especie) con respecto a las características ambientales (Franklin 2010). Por lo tanto, este método estima el nicho ecológico al buscar la distribución de probabilidades más cercanas a una distribución uniforme (máxima entropía), con la restricción de que los valores ambientales coincidan con su promedio empírico (Phillips *et al.* 2006; Franklin 2010). Este es uno de los métodos más comúnmente utilizados para inferir la distribución y tolerancia ecológica de especies a partir de datos de ocurrencia (Warren & Seifert 2010; Vaz, *et al.* 2015).

El programa comúnmente utilizado para llevar a cabo estos modelos es Maxent (<http://rob.schapire.net/>), este programa multiuso utiliza datos de presencia u ocurrencia para predecir la distribución potencial de la especie (Morales 2012). Entre las ventajas que Maxent ofrece se pueden mencionar las siguientes: 1) solamente requiere de datos de presencia junto con información ambiental del área de estudio, 2) puede utilizar tanto datos continuos como categóricos y puede incorporar interacciones entre diferentes variables, 3) se han desarrollado algoritmos determinísticos eficientes que garantizan una probabilidad de distribución óptima (máxima entropía), 4) la probabilidad de

presencia de Maxent tiene una definición matemática concisa que la hace susceptible al análisis y 5) el programa es gratuito (Phillips *et al.* 2006, Morales 2012).

## **B. Justificación**

El carpintero escapulario (*Colaptes auratus*) tiene una compleja historia taxonómica por tratarse de una especie politípica con poblaciones que presentan hibridación al entrar en contacto (Short 1965, Manthey *et al.* 2016). Esto ha generado confusión en cuanto a la clasificación de los cinco grupos de este género en Norteamérica y Centroamérica. Por lo tanto, evaluar la relación de cada subespecie de *C. auratus* con las condiciones ambientales y bioclimáticas puede aportar evidencia adicional que confirme las relaciones genéticas y morfológicas expuestas.

A pesar de la amplia distribución de la especie, se ha identificado una disminución en su abundancia poblacional. Sin embargo, el declive poblacional no es lo suficientemente rápido para considerarla una especie vulnerable según la UICN y se encuentra en la categoría de preocupación menor (*Least concern*) (BirdLife International 2016). A pesar de ello, esta tendencia debe considerarse con preocupación debido a que esta especie cumple una función ecológica importante; excavación de cavidades que son utilizadas como sitios de anidación por otras especies (Wiebe & Moore 2008). Esta disminución poblacional es especialmente relevante para las poblaciones de *C. a. mexicanoides* por ser considerada una subespecie endémica regional (Fagan & Komar 2016).

La disponibilidad de datos ambientales ha facilitado el uso de modelos predictivos para identificar las necesidades ambientales de las especies y su distribución geográfica. Asimismo, el método de máxima entropía permite modelar la distribución geográfica de las especies utilizando solo datos de presencia (Phillips, *et al.* 2006). Comprender los factores que influyen en la distribución geográfica de las especies contribuye a llenar vacíos de información y a realizar análisis e interpretaciones más

precisas sobre biogeografía, ecología, evolución y conservación (Peterson & Holt 2003, Phillips, *et al.* 2006). Esta información puede ser especialmente útil cuando existen variaciones en los requerimientos ambientales de las poblaciones como consecuencia de la evolución intraespecífica (Peterson & Holt 2003).

La mayoría de los estudios sobre la variación geográfica intraespecífica examinan los patrones de variación espacial a partir de atributos del organismo como caracteres morfológicos y frecuencias genéticas, sin tomar en cuenta el nicho ecológico de cada población (Peterson & Holt 2003). Este es el caso del carpintero escapulario, *Colaptes auratus*, en Norteamérica y Centroamérica, cuya variación geográfica solo se ha estudiado a partir de sus diferencias morfológicas y genéticas (Short 1965, Manthey *et al.* 2016). Por lo tanto, en este estudio se pretende analizar la variación geográfica de las subespecies de *C. auratus* desde una perspectiva de los requerimientos ambientales de cada población, específicamente altitud y variables bioclimáticas, con el fin de contribuir a llenar los vacíos de información sobre esta especie.

Este estudio es especialmente importante para la subespecie *C. a. mexicanoides* de Centroamérica, ya que ha sido la menos estudiada de esta especie. El estudio de Short (1967) resalta la necesidad de realizar más observaciones sobre el comportamiento y la ecología de la población centroamericana de *C. auratus*. Asimismo, Short (1965) menciona que se tiene poco conocimiento sobre los hábitos del grupo *mexicanoides* y se desconocen los factores que limitan la distribución de las poblaciones del sur de México y Centroamérica. Sin embargo, no se han desarrollado más estudios en cuanto a su ecología hasta la fecha.

## **C. Objetivos**

### **1. General**

Identificar las variables ambientales más influyentes en la distribución geográfica de tres subespecies de *Colaptes auratus* en Norteamérica y Centroamérica utilizando datos de presencia.

### **2. Específicos**

- a. Elaborar modelos de nicho ecológico para tres subespecies de *Colaptes auratus* en Norteamérica y Centroamérica utilizando datos de presencia.
- b. Elaborar mapas de distribución potencial para tres subespecies de *Colaptes auratus* en Norteamérica y Centroamérica a partir de variables ambientales.
- c. Analizar e interpretar los mapas y modelos con base en literatura sobre la biogeografía, ecología y evolución de las subespecies de *Colaptes auratus* en Norteamérica y Centroamérica.

## II. MÉTODOS

Para la obtención de datos de presencia de las tres subespecies se utilizaron registros de ocurrencia de la base de datos de GBIF (Global Biodiversity Information Facility [www.gbif.org](http://www.gbif.org)). Se seleccionaron los registros de especímenes preservados, observaciones y observaciones humanas del año 1000 al 2017. Se excluyeron aquellos datos cuyos registros de coordenadas o taxón eran inválidos o dudosos. Asimismo, se eliminaron las coordenadas que estuvieran repetidas, de tal forma que solo hubiera un registro por ubicación.

Para *Colaptes auratus auratus* se obtuvieron 513 registros de 25 bases de datos (<https://doi.org/10.15468/dl.h1rzq8>), para *C. a. cafer*, 2245 registros de 28 bases de datos (<https://doi.org/10.15468/dl.7rhnqu>) y para *C. a. mexicanoides* se obtuvieron 119 registros de 8 bases de datos (<https://doi.org/10.15468/dl.lyc6kw>). De los mismos, para realizar el modelo, se utilizaron 1238 registros de *C. a. cafer* colectados entre 1865 y 2017, 357 registros de *C. a. auratus* entre 1860 y 2017 y 51 registros de *C. a. mexicanoides* entre 1895 y 2017. Para aumentar el número de datos de *C. a. mexicanoides*, se agregaron 222 registros de la base de datos de ebird ([www.ebird.org](http://www.ebird.org)) para tener un total de 273 ubicaciones. Los datos de ocurrencia utilizados en el modelo pueden observarse en la Figura 2.

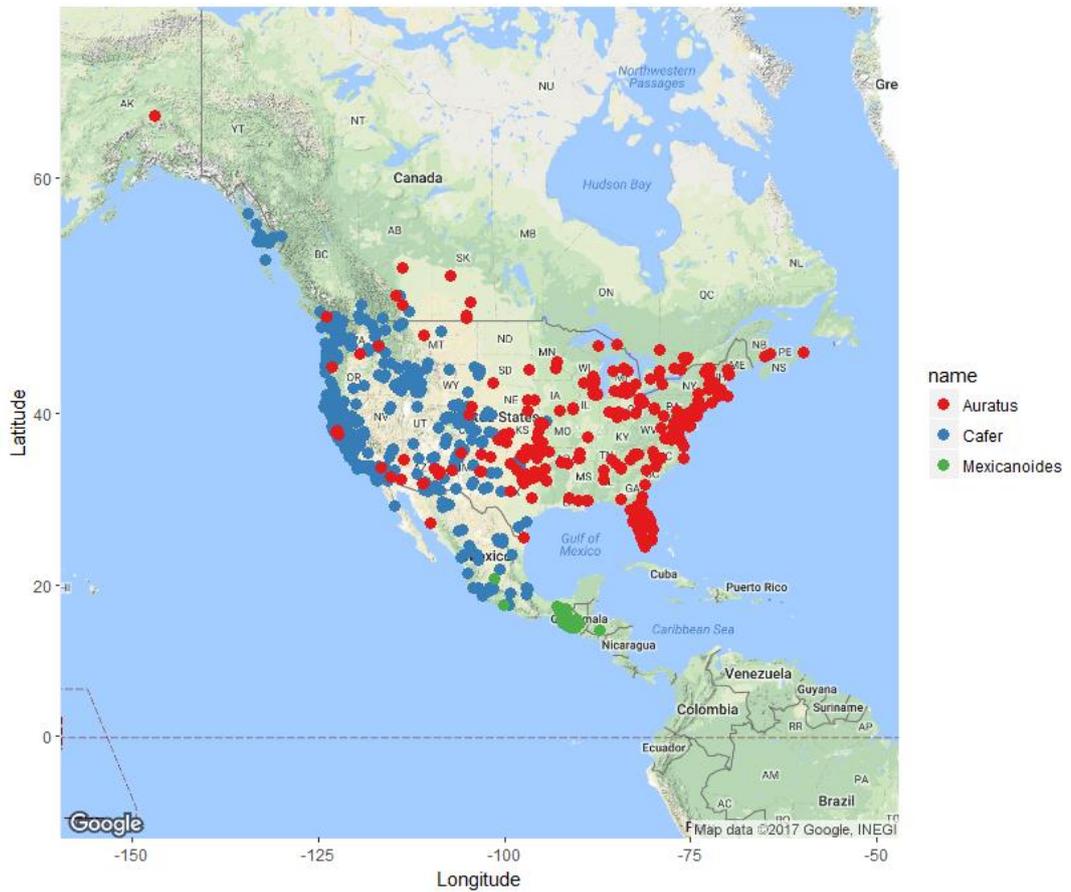


FIGURA 2. Sitios de ocurrencia de tres subespecies de *Colaptes auratus* (Grupos Auratus, Cafer y Mexicanoides) utilizados para elaborar el modelo de Maxent

Los datos bioclimáticos y de altitud en la región, desde Canadá hasta Nicaragua, se obtuvieron de la base de datos de WorldClim (Global climate data [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) a través del paquete “raster” (Hijmans 2016) del programa estadístico R (R core team 2016). Se utilizó la altitud y 19 variables bioclimáticas asociadas a temperatura y precipitación con una resolución de 30 segundos (~ 1 km<sup>2</sup>) (Cuadro 2). Estos datos representan un conjunto de capas climáticas de WorldClim que son consideradas entre las más relevantes biológicamente y son comúnmente utilizadas en la elaboración de MNE (Warren *et al.* 2008).

CUADRO 2. Nombre y descripción de las variables ambientales y bioclimáticas

Nombre	Código	Descripción de la variable
Layer	Alt	Altitud (elevación sobre el nivel del mar) (m)
Layer 1	TAn	Temperatura media anual (°C)
Layer 2	ITdm	Intervalo de temperatura diurno medio [media de todos los meses (temperatura máx - temperatura min)] (°C)
Layer 3	Isot	Isotermalidad (Layer2/Layer7)(*100) [relación del rango diurno medio sobre el rango de temperatura anual]
Layer 4	EstT	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar *100)
Layer 5	Tmax	Temperatura máxima del mes más caliente (°C)
Layer 6	Tmin	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Layer 7	ITAn	Intervalo de temperatura anual (Layer5-Layer6) (°C)
Layer 8	TtriH	Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)
Layer 9	TtriS	Temperatura media del trimestre más seco (°C)
Layer 10	TtriF	Temperatura media del trimestre más frío (°C)
Layer 11	TtriC	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)
Layer 12	PrecAn	Precipitación total anual (mm)
Layer 13	PrecH	Precipitación del mes más húmedo (mm)
Layer 14	PrecS	Precipitación del mes más seco (mm)
Layer 15	EsPrec	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
Layer 16	PrecTriH	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)
Layer 17	PrecTriS	Precipitación del trimestre más seco (mm)
Layer 18	PrecTriC	Precipitación del trimestre más cálido (mm)
Layer 19	PrecTriF	Precipitación del trimestre más frío (mm)

Fuente: [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)

Los MNE se construyeron con base en el principio de máxima entropía por ser el método más comúnmente utilizado para este fin (Vaz, *et al.* 2015). Para ello se utilizó el programa Maxent (Phillips *et al.* 2006) a través del paquete “dismo” (Hijmans *et al.* 2017) del programa estadístico R (R core team 2016). El enfoque de máxima entropía (MAXENT) también ha demostrado un buen rendimiento en comparación con otros

métodos para la elaboración de MNE y modelos de distribución potencial (Elith, *et al.* 2006, Hernandez, *et al.* 2006; Domínguez-Vega, *et al.* 2012; Renner & Warton 2013). Asimismo, ha sido ampliamente utilizado desde el 2004 en investigaciones con diversos objetivos y aplicaciones en ecología, evolución, conservación y bioseguridad (Elith, *et al.* 2011). Además de haber demostrado buen rendimiento a nivel práctico, la teoría de este algoritmo también ha sido bien descrita (Elith *et al.* 2011; Phillips & Dudik 2008). La principal debilidad de basarse estrictamente en los requerimientos de máxima entropía es que se pueden generar modelos que se sobreajusten a los datos. Por esta razón, Maxent resuelve este problema al implementar un proceso llamado regularización, el cual se utiliza para restringir la distribución modelada de tal forma que se encuentre dentro de un intervalo alrededor de la media empírica en lugar de coincidir exactamente con los datos (Warren & Seifert 2011).

Para cada subespecie, se realizó el modelaje en Maxent con 1000 iteraciones y la configuración predeterminada (valores de regularización: linear/cuadrático/producto: 0.050, categórico: 0.250, límite: 1.000, eje: 0.500). Los registros de ocurrencia utilizados para el entrenamiento del modelo fueron 1454 para *C. a. auratus*, 863 para *C. a. cafer* y 212 para *C. a. mexicanoides*. Por otro lado, los puntos utilizados para determinar la distribución de Maxent (puntos de fondo y puntos de ocurrencia) fueron 7214 para *C. a. auratus*, 7759 para *C. a. cafer* y 7206 para *C. a. mexicanoides*. Para cada modelo, las variables consideradas como más importantes fueron aquellas que en conjunto explicaron al menos el 80% de la variación en la distribución de la subespecie. Las variables ambientales seleccionadas bajo este criterio se utilizaron para realizar un segundo modelaje y obtener los mapas de distribución con la probabilidad de ocurrencia para cada subespecie. Este procedimiento se realizó, ya que se ha observado que la adición progresiva de parámetros climáticos resulta en una reducción progresiva de la distribución potencial de la especie. Por lo tanto, el uso de todos los parámetros puede llevar a un sobre ajuste del modelo, lo cual puede tergiversar la distribución potencial de la subespecie (Beaumont, *et al.* 2005). Sin embargo, es importante mencionar que, a pesar de la variación en el tamaño de la distribución predicha según el número de

parámetros utilizados, en el estudio de Beaumont, *et al.* (2005) no se observó una diferencia significativa en el cambio proporcional del rango de distribución.

Para evaluar la bondad de ajuste de los modelos se construyó una curva ROC (acrónimo de Característica Operativa del Receptor, o en inglés *Receiver-Operating Characteristic*). La curva ROC describe la relación entre la sensibilidad (proporción de ocurrencias positivas predichas como positivas de forma correcta) y la proporción de falsos positivos predichos correctamente como ausencias (Hanley & McNeil, 1982; Betts, *et al.* 2006). El área bajo la curva ROC resultante (AUC por sus siglas en inglés, *Area Under the Curve*) se utilizó como índice cuantitativo para evaluar la precisión del modelo. Este índice va desde 0.5 para modelos sin habilidad de discriminación, hasta 1 para modelos con discriminación perfecta. Por lo tanto, este índice también puede interpretarse en términos de los verdaderos positivos y falsos positivos utilizados para construir la curva. Áreas entre 0.5 y 0.7 indican poca capacidad de discriminación, ya que la tasa de sensibilidad no es mucho mayor que la tasa de falsos positivos. Valores entre 0.7 y 0.9 indican una habilidad de discriminación razonable y aquellos mayores a 0.9 indican una muy buena discriminación, ya que la tasa de sensibilidad es alta en relación con la tasa de falsos positivos (Swets 1988, Pearce & Ferrier 2000).

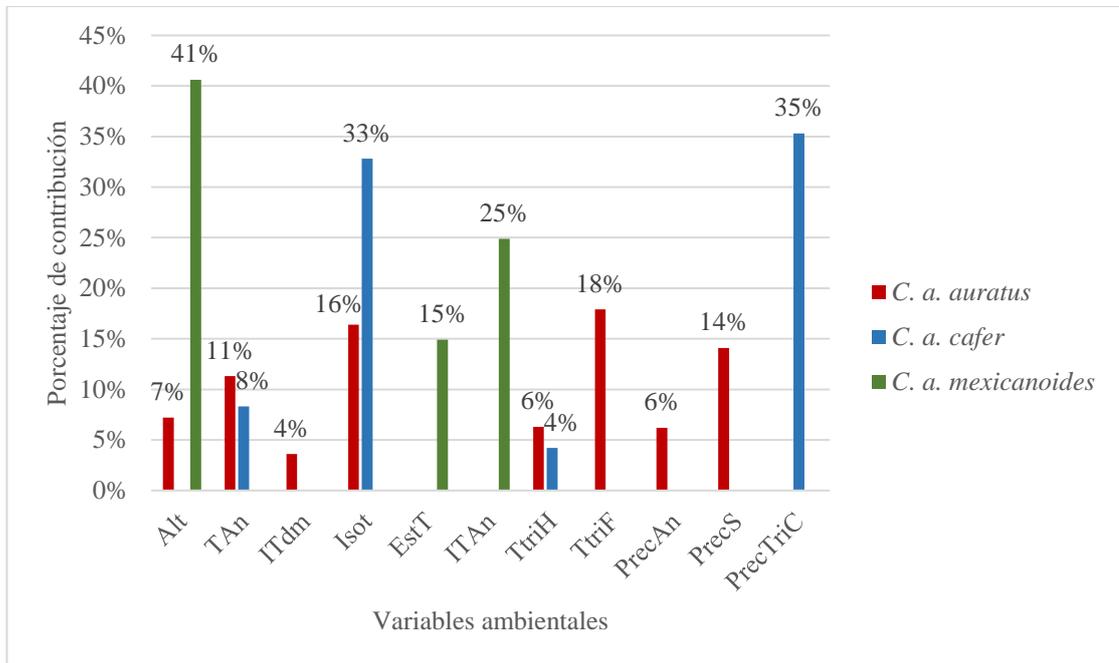
### III. RESULTADOS

Los modelos de Maxent con las 20 variables ambientales se ajustaron adecuadamente a los datos de las tres subespecies, ya que se obtuvieron valores de AUC mayores a 0.9; *C. a. cafer* (AUC = 0.926), *C. a. auratus* (AUC = 0.933) y *C. a. mexicanoides* (AUC = 0.985) (Anexos 2, 6, 10).

Entre las variables bioclimáticas que conjuntamente explicaron al menos el 80% de la variación en la distribución de cada subespecie, no hubo ninguna variable compartida por las tres subespecies (cuadro 3). *C. a. auratus* y *C. a. cafer* compartieron tres variables ambientales: 1) la temperatura media anual, 2) la isotermalidad y 3) la temperatura media del trimestre más húmedo. Por otro lado, *C. a. mexicanoides* solamente comparte la altitud con *C. a. auratus*.

CUADRO 3. Variables bioclimáticas que conjuntamente explicaron al menos el 80% de la variación en la distribución de cada subespecie de *Colaptes auratus* según el modelo de Maxent.

Variables bioclimáticas	Subespecies		
	<i>C. a. auratus</i>	<i>C. a. cafer</i>	<i>C. a. mexicanoides</i>
Altitud	7.2%		40.6%
Temperatura media anual	11.3%	8.3%	
Intervalo de temperatura diurno medio	3.6%		
Isotermalidad	16.4%	32.8%	
Estacionalidad de temperatura			14.9%
Intervalo de temperatura anual			24.9%
Temperatura media del trimestre más húmedo	6.3%	4.2%	
Temperatura media del trimestre más frío	17.9%		
Precipitación total anual	6.2%		
Precipitación del mes más seco	14.1%		
Precipitación del trimestre más caliente		35.3%	
<b>% contribución total</b>	<b>83%</b>	<b>80.6%</b>	<b>80.4%</b>



Se determinó que las variables que más contribuyeron en la distribución potencial de *C. a. cafer* según el modelo de Maxent son: la precipitación del trimestre más cálido (35.3%), la isotermalidad (32.8%), la temperatura media anual (8.3%) y la temperatura media del trimestre más húmedo (4.2%) (Anexo 3). La importancia de estas variables también se reflejó en el gráfico de porcentajes de contribución (Figura 3).

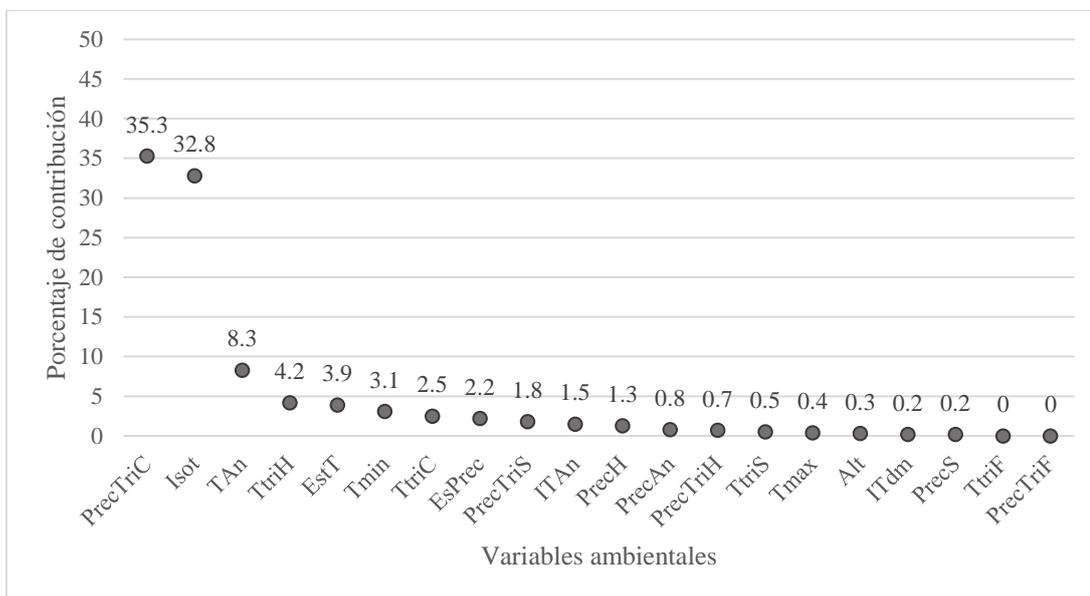


FIGURA 3. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para *Colaptes auratus cafer* según el modelo de Maxent (código de las variables ambientales en el Cuadro 2).

El modelo de Maxent con las cuatro variables ambientales más influyentes en la distribución de *C. a. cafer* también se ajustó adecuadamente a los datos, ya que se obtuvo un AUC = 0.916 (Anexos 4). En este caso, los porcentajes de contribución fueron los siguientes: 41.80% para la precipitación del trimestre más caliente, 41.80% para isoterma, 11.80% para la temperatura media anual y 4.60% para la temperatura media del trimestre más húmedo.

En el mapa de distribución potencial de *C. a. cafer* se muestran las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia de la subespecie (Figura 4).

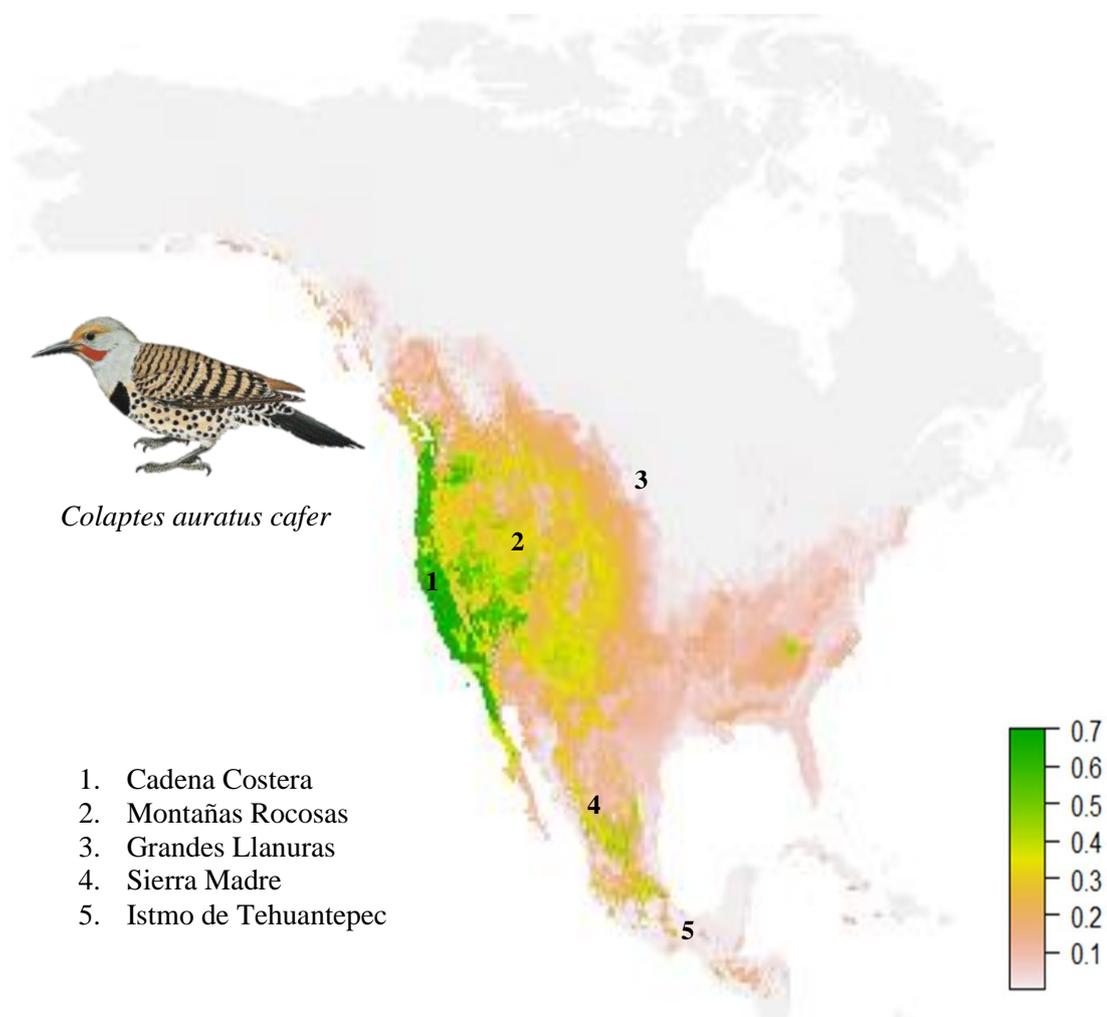


FIGURA 4. Mapa de distribución potencial para *Colaptes auratus cafer*, donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie.

Para *C. a. mexicanoides* se determinó que las variables que más contribuyeron en su distribución son: la altitud (40.6%), el intervalo de temperatura anual (24.9%) y la estacionalidad de temperatura (14.9%) (Anexo 7). La importancia de estas variables también se reflejó en el gráfico de porcentajes de contribución (Figura 5).

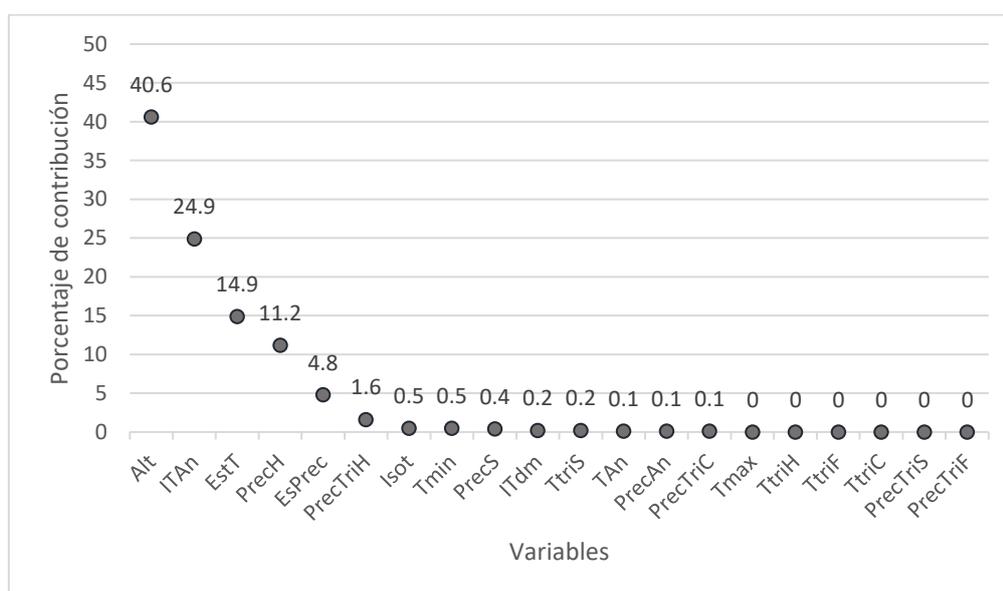


FIGURA 5. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para *Colaptes auratus mexicanoides* según el modelo de Maxent (código de las variables ambientales en el Cuadro 2).

El modelo de Maxent con las tres variables ambientales más influyentes en la distribución de *C. a. mexicanoides* también se ajustó adecuadamente a los datos, ya que se obtuvo un  $AUC = 0.983$  (Anexo 8). En este caso, los porcentajes de contribución fueron los siguientes: 40.60% para altitud, 33% para estacionalidad de temperatura y 26.50% para el intervalo de temperatura anual.

En el mapa de distribución potencial de *C. a. mexicanoides* se pueden observar las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia para la subespecie (Figura 6).



FIGURA 6. Mapa de distribución potencial para *Colaptes auratus mexicanoides*, donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie.

Se determinó que las variables que más contribuyeron en la distribución de *C. a. auratus* según el modelo de Maxent son: la temperatura media del trimestre más frío (17.9%), isoterma (16.4%), precipitación del mes más seco (14.1%), temperatura media anual (11.3%), altitud (7.2%), temperatura media del trimestre más húmedo (6.3%), precipitación total anual (6.2%) y el intervalo de temperatura diurno medio (3.6%) (Anexo 11). La importancia de estas variables también se reflejó en el gráfico de porcentajes de contribución (Figura 7).

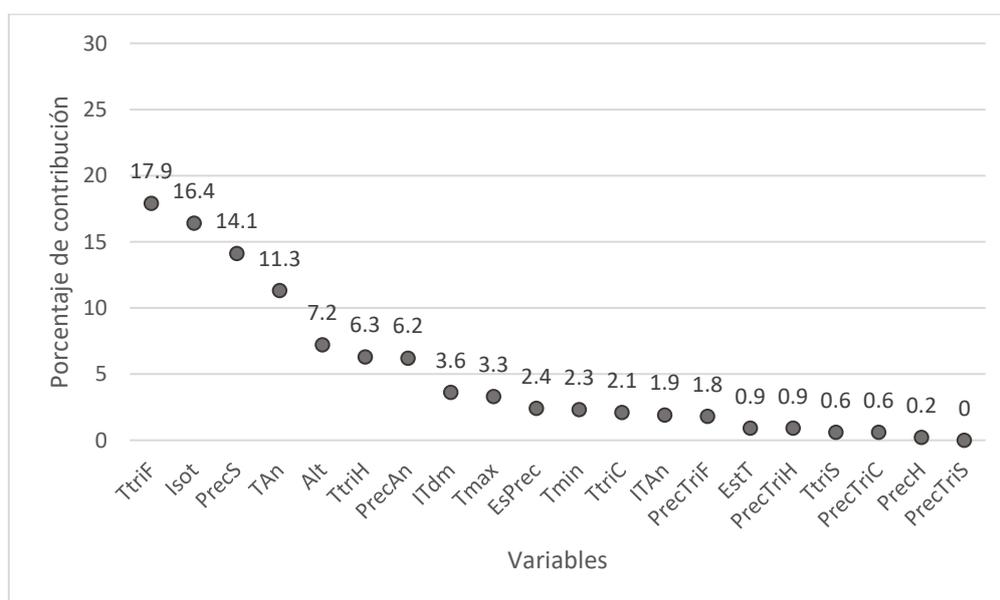


FIGURA 7. Porcentaje de contribución de 19 variables bioclimáticas y altitud para *Colaptes auratus auratus* según el modelo de Maxent (código de las variables ambientales en el cuadro 2).

El modelo de Maxent con las variables ambientales más influyentes en la distribución de *C. a. auratus* también se ajustó adecuadamente a los datos, ya que se obtuvo un AUC = 0.922 (Anexo 12). En este caso, los porcentajes de contribución fueron los siguientes: 20.70% para la temperatura media del trimestre más frío, 20.30% para isoterma, 19.80% para temperatura media anual, 17.40% para precipitación del mes más seco, 6.90% para altitud, 6.80% para temperatura media del trimestre más

húmedo, 5.50% para precipitación total anual y 2.60% para el intervalo de temperatura diurno medio.

En el mapa de distribución potencial de *C. a. auratus* se pueden observar las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia para la subespecie (Figura 8).

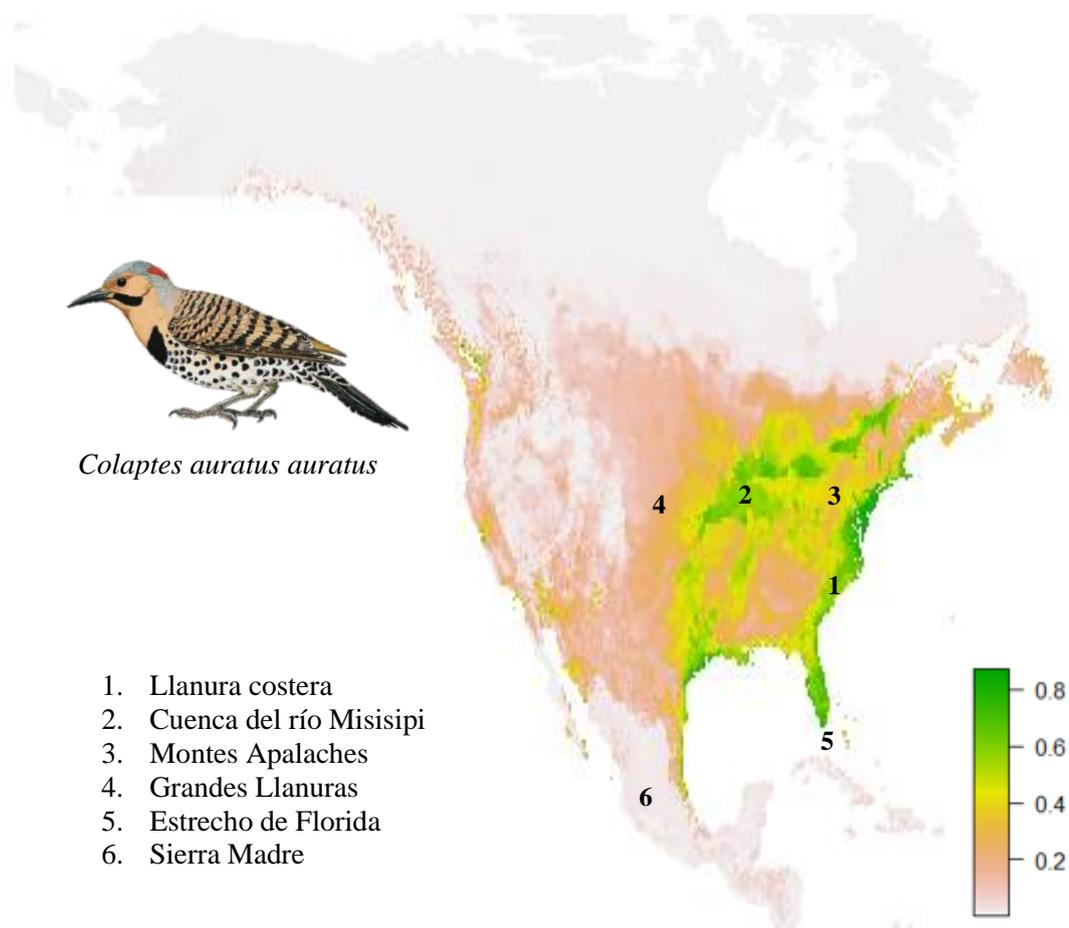


FIGURA 8. Mapa de distribución potencial para *Colaptes auratus auratus*, donde el color verde representa las áreas con mayor probabilidad de presencia de la subespecie

## IV. DISCUSIÓN

Según los modelos de Maxent, los grupos *auratus* y *cafer* compartieron tres variables relacionadas con temperatura y los grupos *mexicanoides* y *auratus* solo coincidieron con la altitud (Cuadro 3). La teoría predice que grupos cercanos tienden a poseer nichos similares, lo cual se ha visto reflejado en el concepto de conservación de nicho (en inglés *Niche conservatism*). Este concepto se refiere a la tendencia de las especies a retener características ecológicas ancestrales (Wiens & Graham 2005; Violle *et al.* 2011). Esto parece coincidir con los resultados, ya que los grupos *auratus* y *cafer* coinciden en tres variables y se ha demostrado que existe poca diferencia genética entre ellos, mientras que el grupo *mexicanoides*, que solo comparte una variable con *C. a. auratus*, es el que presenta mayor diferencia genética (Manthey *et al.* 2016). Sin embargo, también se ha observado que, según la escala de tiempo, la conservación de nicho indica que la especiación toma lugar en dimensiones geográficas, no ecológicas, y que las diferencias ecológicas evolucionan posteriormente (Peterson *et al.* 1999), lo cual parece ser el caso de *C. a. mexicanoides* por ser alopátrica (estar aislada geográficamente).

Según el modelo, la variable que más influyó en la probabilidad de presencia de *C. a. mexicanoides* fue la altitud (40.60%). Esto coincide con la literatura, ya que su distribución parece estar restringida a tierras altas y zonas montañosas (750-3,500 m) (Fagan & Komar 2016). La influencia de la altitud también se evidencia en el mapa de distribución potencial de *C. a. mexicanoides* (Figura 6), ya que las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia de la subespecie se encuentran principalmente en la meseta central de Guatemala, así como algunas regiones del sur de México. En esta región se encuentra la Sierra de Chiapas al sureste de México, así como la Sierra de los Cuchumatanes y la Sierra Madre, ésta última atraviesa Guatemala de oeste a este y llega hasta Honduras y El Salvador. Asimismo, algunas regiones de la Sierra Madre del Sur y la parte sur de la Sierra Madre Oriental en México parecen tener áreas propicias para la especie, al igual que algunas regiones montañosas de Honduras.

Esto también parece explicar por qué esta subespecie es considerada alopátrica, ya que entre la población de *C. a. mexicanoides* y la población de *C. a. cafer* se encuentran las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec: esta zona se considera una barrera importante para la fauna de montaña (Halffter 1987). En el mapa de distribución potencial de *C. a. mexicanoides* se puede observar que la zona del Istmo de Tehuantepec representa una de las áreas con menor probabilidad de presencia para la subespecie. Esto coincide con la literatura, ya que los grupos *cafer* y *mexicanoides* tienden a encontrarse en hábitats montañosos y bosques rivereños, por lo que estas características de su hábitat permiten que dicho istmo actúe como barrera biogeográfica entre ellas (Manthey *et al.* 2016). Además, en el mapa de *C. a. mexicanoides* (Figura 6) se observa que existen sitios con alta probabilidad de ocurrencia a ambos lados del Istmo de Tehuantepec, lo cual indica que el aislamiento en su distribución se debe a factores geográficos, no ecológicos. Esto evidencia que ambas subespecies no se relacionan y podría indicar que existe especiación alopátrica entre ellas.

En el caso de *C. a. cafer*, la altitud no se consideró como una variable influyente en su probabilidad de ocurrencia (0.3%), siendo la precipitación del trimestre más cálido (38.3%) y la isothermalidad (32.8%) las variables con mayor contribución. Esto puede estar relacionado con su alimentación, ya que la lluvia y temperaturas extremas reducen la actividad de presas potenciales (Elchuk & Wiebe, 2003), puesto que esta especie se alimenta principalmente de hormigas solitarias en la superficie del suelo o en parches de tierra desnuda con numerosos hormigueros pequeños en forma de cráter (Elchuk & Wiebe 2002). Se ha observado que la densidad de estos pequeños hormigueros varía en respuesta a la precipitación diaria y a los regímenes de temperatura. Por lo tanto, la actividad de las hormigas en la superficie del suelo se reduce con las lluvias y aumenta a temperaturas moderadas (Elchuk & Wiebe 2003). Esto puede explicar por qué la precipitación y la isothermalidad son las variables que más influyen en su distribución.

En el mapa de distribución potencial de *C. a. cafer* se puede observar que las áreas con mejores condiciones para la subespecie se encuentran principalmente en la

costa oeste de Estados Unidos (Figura 4). Esta región presenta un grupo de cordilleras entre las cuales se pueden mencionar la Cordillera de las Cascadas y la Sierra Nevada. Asimismo, algunas regiones entre dichas cordilleras y las Montañas Rocosas parecen tener condiciones adecuadas para esta subespecie. También se puede observar que algunas regiones montañosas de México, como la Sierra Madre Occidental y la zona sur de la Sierra Madre Oriental, parecen tener buenas condiciones para la subespecie. Sin embargo, la región al sur de México y Guatemala no presentan condiciones adecuadas para *C. a. cafer*, ya que desde el sur de México hasta Honduras la probabilidad de ocurrencia es muy baja. Esto podría indicar que además del Istmo de Tehuantepec como barrera geográfica, también parece haber una barrera ecológica para esta subespecie. También es importante mencionar que en Norteamérica se ha observado que este carpintero no se encuentra en áreas desérticas con ausencia de árboles o cactus arborescentes adecuados para anidar, entre los cuales se mencionan el desierto de Mojave, algunas regiones de La Gran Cuenca y el desierto de Sonora (Short 1965). Esto último también explica por qué la precipitación del trimestre más cálido es una variable climática importante en su distribución y por qué el Istmo de Tehuantepec puede ser tanto una barrera geográfica como ecológica.

En el caso de *C. a. auratus* la altitud sí se consideró como una variable influyente en su distribución, pero solamente con un 7.2% de contribución. Entre las variables más influyentes estaba la temperatura media del trimestre más frío (17.9%), la isothermalidad (16.4%), la precipitación del mes más seco (14.1%) y la temperatura media anual (11.3%). Al igual que *C. a. cafer*, las variables más influyentes están relacionadas con la temperatura y precipitación, las cuales probablemente influyen en la disponibilidad de su principal alimento (hormigas). Sin embargo, ya que para la subespecie *C. a. auratus* se ha sugerido que los patrones climáticos se relacionan con la llegada posterior a la migración, también podría estar relacionado (Flockhart & Wiebe 2007). De igual forma, se cree que factores climáticos como la oscilación del Atlántico Norte (NAO) influyen en el tiempo de migración debido al efecto de las condiciones de alimentación previo a la migración de primavera (Gunnarsson *et al.* 2006). Sin embargo, hasta que

no se tengan mapas e información más precisa sobre los sitios de invierno y las rutas de migración, no se puede confirmar qué patrones climáticos influyen en el movimiento de los carpinteros (Flockhart & Wiebe 2007).

En el mapa de distribución potencial de *C. a. auratus* se puede observar que las áreas con mejores condiciones para la subespecie se encuentran principalmente en la costa este de Estados Unidos, así como algunas zonas entre los Montes Apalaches y las Grandes Llanuras. A diferencia de las otras dos subespecies, en la región donde se distribuye el grupo *auratus*, los Montes Apalaches son las únicas áreas montañosas. Asimismo, se puede observar que esta zona montañosa tiene baja probabilidad de ocurrencia de la subespecie, por lo que parece preferir zonas medias y bajas.

## V. CONCLUSIONES

La variable que más influyó en la probabilidad de ocurrencia del *C. a. mexicanoides* fue la altitud (40.60%), lo cual parece estar relacionado a su restricción en tierras altas.

Las variables que más influyeron en la presencia de *C. a. cafer* fueron la precipitación del trimestre más cálido (38.3%) y la isotermalidad (32.8%). El sur de México y Centroamérica no presentaron condiciones adecuadas para esta subespecie.

Para *C. a. auratus*, las variables más influyentes fueron la temperatura media del trimestre más frío (17.9%), la isotermalidad (16.4%), la precipitación del mes más seco (14.1%) y la temperatura media anual (11.3%). A diferencia de las otras dos subespecies, se observó que las zonas montañosas tienen baja probabilidad de ocurrencia de la subespecie, por lo que parece preferir zonas medias y bajas.

Se evidenció que, para las poblaciones de México y Centroamérica, el Istmo de Tehuantepec es una barrera importante, ya que las tierras bajas de la zona no presentan condiciones adecuadas según el modelo utilizado.

## VI. RECOMENDACIONES

Los resultados de esta investigación evidencian la necesidad que existe de estudiar las condiciones climáticas y otros posibles factores responsables de la distribución de las subespecies de *Colaptes auratus*, entre ellos factores ecológicos como hábitos, competencia, migración y alimentación. Asimismo, es importante mencionar que dichos factores deben estudiarse de forma independiente para cada subespecie, ya que cada una parece estar influenciada por distintas variables ambientales según su distribución. Esto es especialmente importante para *C. a. mexicanoides*, ya que no se cuenta con información sobre esta subespecie siendo el estudio de Short (1967) el único que menciona la variación, ecología y comportamiento de las poblaciones centroamericanas de *Colaptes auratus*. Ante este vacío de información, es importante resaltar que se trata de una subespecie endémica regional, alopátrica y posiblemente en proceso de especiación, por lo que es necesario estudiar y evaluar el estado de conservación de sus poblaciones. Esta información puede ser de importancia para tomar decisiones de manejo y conservación según las características de cada subespecie, ya que se ha identificado un declive en la población.

## VII. LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union. 1998. *Checklist of North American Birds, Seventh Edition*. American Ornithologists' Union.
- Baldwin, R. A. (2009). *Use of maximum entropy modeling in wildlife research*. *Entropy*, 11(4), 854-866.
- Beaumont, L. J., Hughes, L., & Poulsen, M. (2005). *Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions*. *Ecological modelling*, 186(2), 251-270.
- Betts, M. G., Diamond, A. W., Forbes, G. J., Villard, M. A., & Gunn, J. S. (2006). *The importance of spatial autocorrelation, extent, and resolution in predicting forest bird occurrence*. *Ecological Modelling*, 191(2), 197-224.
- BirdLife International. 2016. *Colaptes auratus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22726404A94921271. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22726404A94921271.en>.
- Chamberlain, S. (2016). *spocc: Interface to Species Occurrence Data Sources*. R package version 0.6.0. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>
- Domínguez-Vega, H., Monroy-Vilchis, O., Balderas-Valdivia, C. J., Gienger, C. M., & Ariano-Sánchez, D. (2012). *Predicting the potential distribution of the beaded lizard and identification of priority areas for conservation*. *Journal for Nature Conservation*, 20(4), 247-253.

- Eisenmann, E. (1955). *The species of Middle American birds*. Trans. Linn. Soc. N. Y. 7, 1–128.
- Elchuk, C. L., & Wiebe, K. L. (2002). *Food and predation risk as factors related to foraging locations of Northern Flickers*. *The Wilson Bulletin*, 114(3), 349-357.
- Elchuk, C. L., & Wiebe, K. L. (2003). *Ephemeral food resources and high conspecific densities as factors explaining lack of feeding territories in Northern Flickers (Colaptes auratus)*. *The Auk*, 120(1), 187-193.
- Hanley, J. A., & McNeil, B. J. (1982). *The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve*. *Radiology*, 143(1), 29-36.
- Pearce, J., & Ferrier, S. (2000). *Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression*. *Ecological modelling*, 133(3), 225-245.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). *Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation*. *Ecography*, 31(2), 161-175.
- Phillips, E. S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. and Yates, C. J. (2011). *A statistical explanation of MaxEnt for ecologists*. *Diversity and Distributions*, 17: 43–57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.
- Fagan, J. & Komar, O. (2016). *Field guide to birds of northern Central America*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Fletcher, S. D., & Moore, W. S. (1992). *Further analysis of allozyme variation in the northern flicker, in comparison with mitochondrial DNA variation*. *The Condor*, 94(4), 988-991.

- Flockhart, D. T., & Wiebe, K. L. (2007). *The role of weather and migration in assortative pairing within the northern flicker (Colaptes auratus) hybrid zone*. *Evolutionary Ecology Research*, 9(6), 887-903.
- Flockhart, D. T., & Wiebe, K. L. (2009). *Absence of reproductive consequences of hybridization in the Northern Flicker (Colaptes auratus) hybrid zone*. *The Auk*, 126(2), 351-358.
- Franklin, J. (2010). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press.
- GBIF.org. *Colaptes auratus cafer*. (23rd September 2017) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.7rhnqu>
- GBIF.org. *Colaptes auratus auratus*. (24th September 2017) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.h1rzq8>
- GBIF.org. *Colaptes auratus mexicanoides*. (24th September 2017) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.lyc6kw>
- Grudzien, T. A., Moore, W. S., Cook, J. R., & Tagle, D. (1987). *Genic population structure and gene flow in the Northern Flicker (Colaptes auratus) hybrid zone*. *The Auk*, 654-664.
- Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Atkinson, P.W., Gélinaud, G., Potts, P.M., Croger, R.E. *et al.* (2006). *Population-scale drivers of individual arrival times in migratory birds*. *J. Anim. Ecol.*, **75**: 1119–1127.
- Halfpfter, G. (1987). *Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America*. *Annual review of entomology*, 32(1), 95-114.

- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., & Albert, D. L. (2006). *The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods*. *Ecography*, 29(5), 773-785.
- Hijmans, R. (2016). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. R package version 2.5-8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hijmans, R., Steven Phillips, John Leathwick and Jane Elith. (2017). *dismo: Species Distribution Modeling*. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Howell, S. y S. Webb. (2012). *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford. 851pp.
- Hudon, J., Wiebe, K. L., Pini, E., & Stradi, R. (2015). *Plumage pigment differences underlying the yellow-red differentiation in the Northern Flicker (Colaptes auratus)*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 183, 1-10.
- Hutchinson, G. E. (1957). *Cold spring harbor symposium on quantitative biology*. Concluding remarks, 22, 415-427.
- Manthey, J. D., Geiger, M., & Moyle, R. G. (2016). *Relationships of morphological groups in the northern flicker superspecies complex (Colaptes auratus & C. chrysoides)*. *Systematics and Biodiversity*, 15(3), 183-191.
- Moore, W. S., & Buchanan, D. B. (1985). *Stability of the northern flicker hybrid zone in historical times: implications for adaptive speciation theory*. *Evolution*, 135-151.

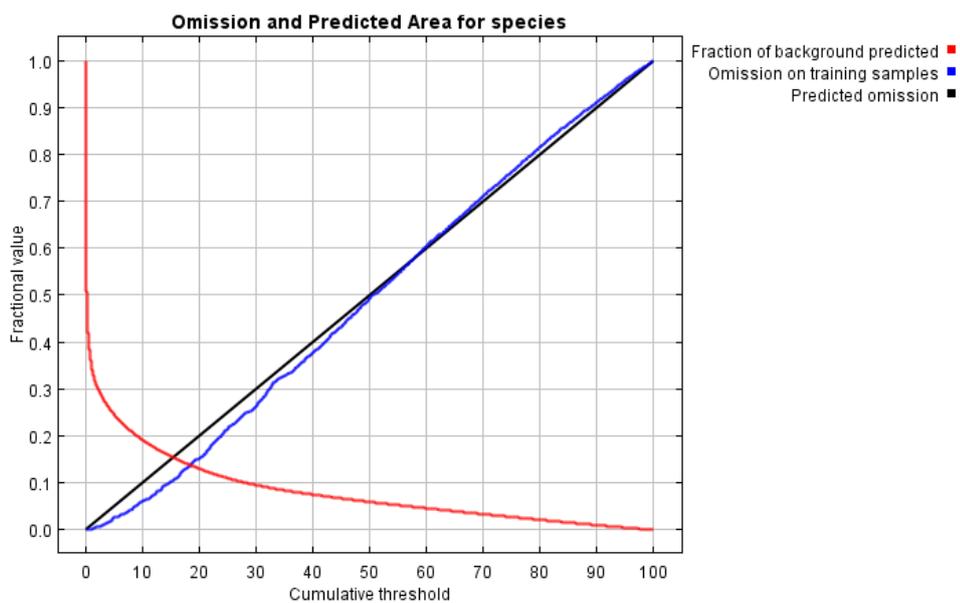
- Moore, W.S. (1995). *Northern Flicker Colaptes auratus*. In *The birds of North America*. Vol. 166. Edited by A. Poole and F. Gill. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and the American Ornithologists' Union, Washington, D.C. pp. 127.
- Moore, W. S., Overton, L. C., & Miglia, K. J. (2011). *Mitochondrial DNA based phylogeny of the woodpecker genera Colaptes and Piculus, and implications for the history of woodpecker diversification in South America*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 58(1), 76-84.
- Morales, N. (2012). *Modelos de distribución de especies: Software Maxent y sus aplicaciones en Conservación*. *Conservación Ambiental*, 2(1).
- Peterson, A. T., & Holt, R. D. (2003). *Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation*. *Ecology Letters*, 6(8), 774-782.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). *Conservatism of ecological niches in evolutionary time*. *Science*, 285(5431), 1265-1267.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). *Maximum entropy modeling of species geographic distributions*. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259.
- Phillips, S., Miroslav Dudík, Robert E. Schapire. [Internet] *Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.0)*. Available from url: [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/). Accessed on <marzo 2017>.
- Pulliam, H. R. (2000). *On the relationship between niche and distribution*. *Ecology letters*, 3(4), 349-361.

- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Renner, I. W., & Warton, D. I. (2013). *Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology*. *Biometrics*, 69(1), 274-281.
- Rosenzweig, M.L. (1987). *Habitat selection as a source of biological diversity*. *Evol. Ecol.* 1315–30.
- Short, L. L. (1965). *Hybridization in the flickers (Colaptes) of North America*. *Bulletin of the AMNH*; v. 129, article 4.
- Short, L. L. (1967). *Variation in Central American Flickers*. *The Wilson Bulletin*, 5-21.
- Swets, J. A. (1988). *Measuring the accuracy of diagnostic systems*. *Science*, 240(4857), 1285-1293.
- Vaz, U. L., Cunha, H. F., & Nabout, J. C. (2015). *Trends and biases in global scientific literature about ecological niche models*. *Brazilian Journal of Biology*, 75(4), 17-24.
- Violle, C., Nemergut, D. R., Pu, Z., & Jiang, L. (2011). *Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion*. *Ecology letters*, 14(8), 782-787.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). *Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution*. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.

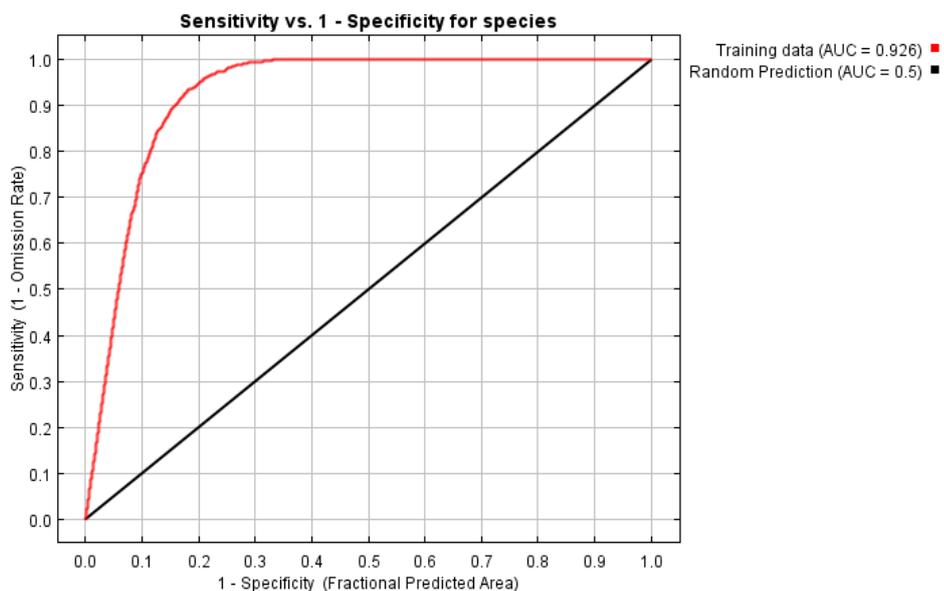
- Warren, D. L., Glob, R. E., & Turelli, M. (2010). *ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models*. *Ecography*, 33(3), 607-611.
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2011). *Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria*. *Ecological Applications*, 21(2), 335-342.
- Wiebe, K. L., & Bortolotti, G. R. (2001). *Variation in colour within a population of northern flickers: a new perspective on an old hybrid zone*. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6), 1046-1052.
- Wiebe, Karen L. & William S. Moore. (2008). *Northern Flicker (Colaptes auratus)*, *The Birds of North America (P. G. Rodewald, Ed.)*. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/norfli>  
DOI: [10.2173/bna.166a](https://doi.org/10.2173/bna.166a)
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). *Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.

## VIII. ANEXOS

**Anexo 1.** Análisis de omisión/comisión del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus cafer* utilizando 20 variables ambientales



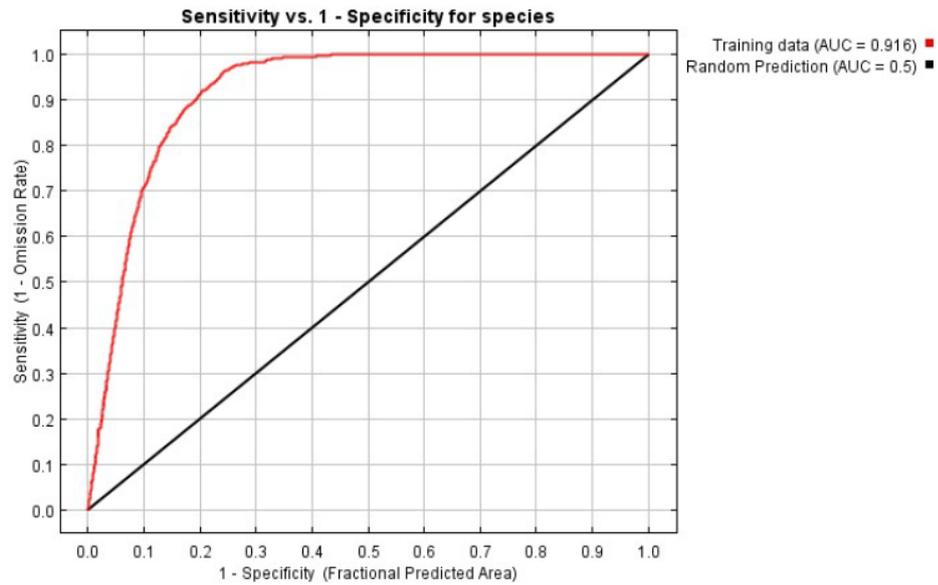
**Anexo 2.** Curva Roc del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus cafer* utilizando las 20 variables ambientales



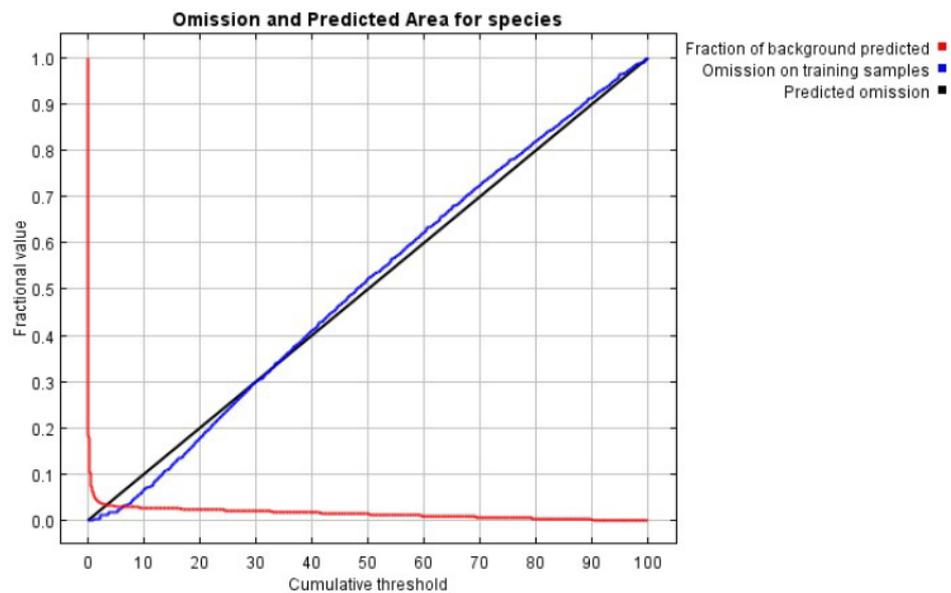
**Anexo 3.** Porcentaje de contribución e importancia de permutación de 20 variables ambientales para la subespecie *C. a. cafer* según el modelo Maxent

<b>Variable</b>	<b>Porcentaje de contribución</b>	<b>Importancia de permutación</b>
PrecTriC	35.3	10.3
Isot	32.8	25.3
TAn	8.3	6
TtriH	4.2	4.9
EstT	3.9	15
Tmin	3.1	4.2
TtriC	2.5	4.6
EsPrec	2.2	1
PrecTriS	1.8	6.3
ITAn	1.5	1.5
PrecH	1.3	1.3
PrecAn	0.8	1.8
PrecTriH	0.7	4.1
TtriS	0.5	7.4
Tmax	0.4	0.3
Alt	0.3	1.8
ITdm	0.2	1.2
PrecS	0.2	1.7
TtriF	0	0.1
PrecTriF	0	1.2

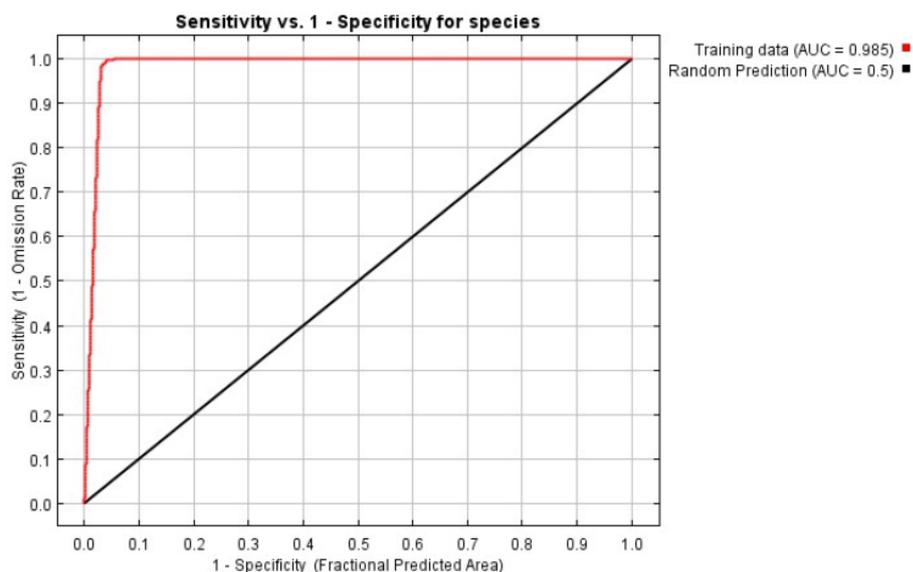
**Anexo 4.** Curva Roc del segundo modelo de Maxent para *Colaptes auratus cafer* utilizando las cuatro variables ambientales más influyentes



**Anexo 5.** Análisis de omisión/comisión del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus mexicanoides* utilizando 20 variables ambientales



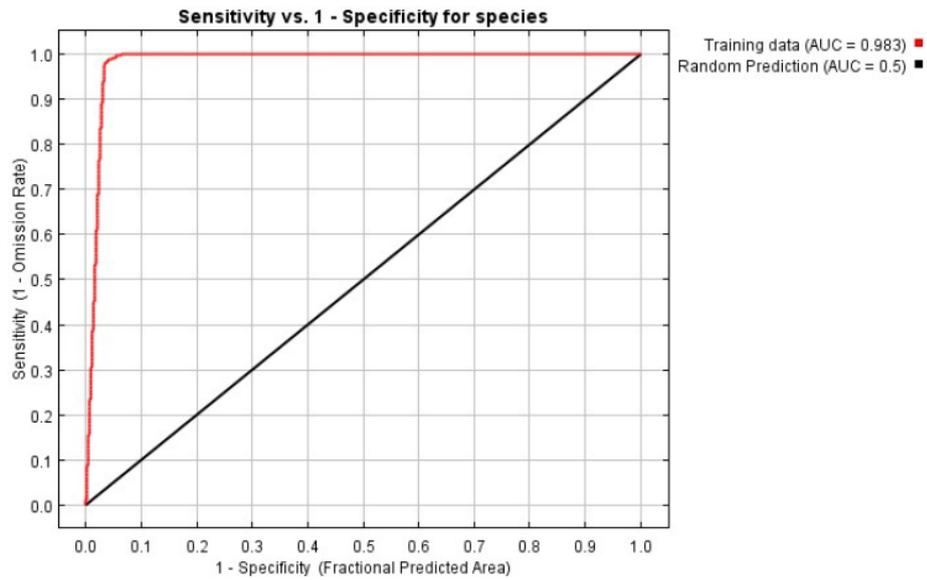
**Anexo 6.** Curva Roc del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus mexicanoides* utilizando las 20 variables ambientales



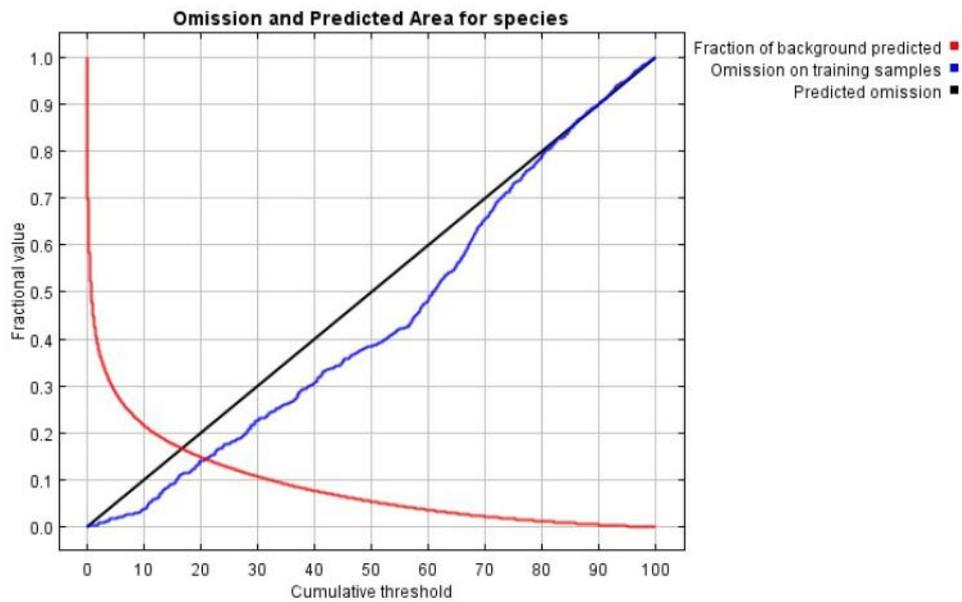
**Anexo 7.** Porcentaje de contribución e importancia de permutación de 20 variables ambientales para la subespecie *C. a. mexicanoides* según el modelo Maxent

<b>Variable</b>	<b>Porcentaje de contribución</b>	<b>Importancia de permutación</b>
Alt	40.6	72.6
ITAn	24.9	13.9
EstT	14.9	6.2
PrecH	11.2	0.6
EsPrec	4.8	2.6
PrecTriH	1.6	0.3
Isot	0.5	0.7
Tmin	0.5	0
PrecS	0.4	0
ITdm	0.2	0.2
TtriS	0.2	0.2
TAn	0.1	0.3
PrecAn	0.1	0.5
PrecTriC	0.1	0.3
Tmax	0	0
TtriH	0	1.3
TtriF	0	0
TtriC	0	0
PrecTriS	0	0.3
PrecTriF	0	0

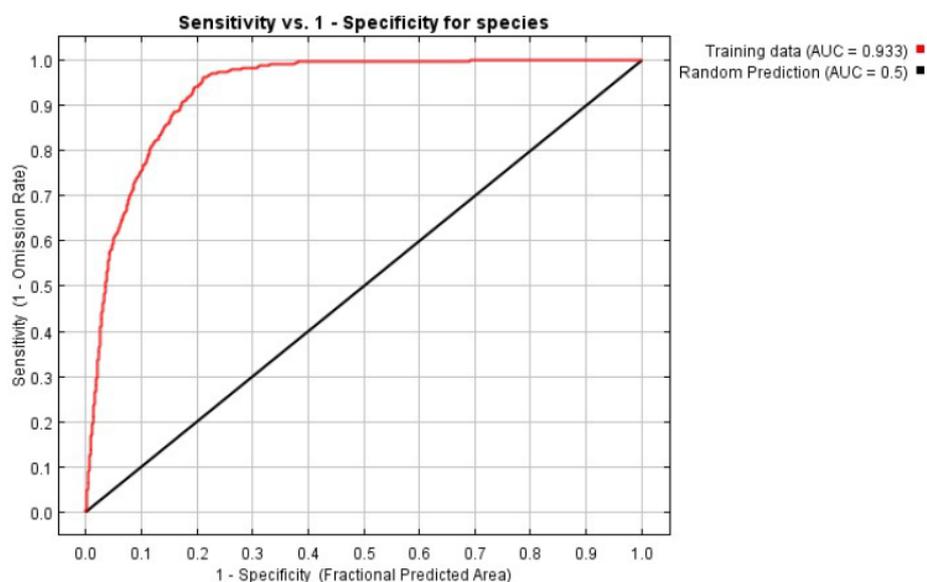
**Anexo 8.** Curva Roc del segundo modelo de Maxent para *Colaptes auratus mexicanoides* utilizando las tres variables ambientales más influyentes



**Anexo 9.** Análisis de omisión/comisión del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus auratus* utilizando 20 variables ambientales



**Anexo 10.** Curva Roc del primer modelo de Maxent para *Colaptes auratus auratus* utilizando las 20 variables ambientales



**Anexo 11.** Porcentaje de contribución e importancia de permutación de 20 variables ambientales para la subespecie *C. a. auratus* según el modelo Maxent

<b>Variable</b>	<b>Porcentaje de contribución</b>	<b>Importancia de permutación</b>
TtriF	17.9	6.1
Isot	16.4	13.1
PrecS	14.1	2.1
TAn	11.3	6.8
Alt	7.2	4.1
TtriH	6.3	6.3
PrecAn	6.2	3.4
ITdm	3.6	7.4
Tmax	3.3	17.9
EsPrec	2.4	1
Tmin	2.3	0.3
TtriC	2.1	0.3
ITAn	1.9	13.9
PrecTriF	1.8	1.2
EstT	0.9	5
PrecTriH	0.9	1.8
TtriS	0.6	6
PrecTriC	0.6	2.5
PrecH	0.2	0.7
PrecTriS	0	0

**Anexo 12.** Curva Roc del segundo modelo de Maxent para *Colaptes auratus auratus* utilizando las tres variables ambientales más influyentes

