



ARTÍCULOS

El uso de marcadores intrínsecos y extrínsecos para enlazar poblaciones de aves a través de las Américas

[Using intrinsic and extrinsic markers to link bird populations across the Americas]

Steven Albert¹, Kristen Ruegg² y Rodney Siegel³

¹The Institute for Bird Populations, P.O. Box 1346, Point Reyes Station, CA, 94956, U.S.A.

²The Institute for Environment and Sustainability, Center for Tropical Studies, University of California, Los Angeles, CA, 90095, U.S.A.

³Autor para correspondencia: Steve Albert <salbert@birdpop.org>

Resumen

Comprender los movimientos de las aves durante todas las fases del ciclo anual es importante para la conservación efectiva, pero es difícil porque muchas especies vuelan por la noche, sobre montañas y océanos, y cruzan las fronteras internacionales. Los avances recientes en el uso de marcadores intrínsecos y extrínsecos están haciendo que el estudio de los movimientos sea más fácil y más barato, permitiendo que los esfuerzos de conservación se dirijan a donde más se necesitan. Muchas metodologías de seguimiento se pueden incorporar fácilmente a los esfuerzos hemisféricos de monitoreo de aves, como los programas de Monitoreo de la Productividad y Supervivencia Aviar (MAPS, siglas en inglés) y Monitoreo de Supervivencia Invernal (MoSI). Como ejemplo de marcadores intrínsecos, describimos un proyecto reciente que utilizó marcadores genéticos para identificar poblaciones distintas de reinita gorrinegra (*Cardellina pusilla*) durante múltiples fases del ciclo de migración anual. Identificamos áreas de invernada en el Neotrópico, rutas de migración y un “cronograma” de migración para seis poblaciones reproductivas distintas. Empleando marcadores extrínsecos, usamos micro GPS para rastrear los movimientos anuales de dos picogordo tigrillo (*Pheucticus melanocephalus*) que anidaron en California (EE. UU.) y pasaron el final del verano y principios del otoño en el noroeste de México, probablemente para mudar, antes de migrar más de mil kilómetros más al sur de México, donde pasaron el resto de la temporada no reproductiva. Esta fue la primera vez que la aparente “migración de muda” entre el oeste de los Estados Unidos

y México se documentó utilizando tecnología GPS. Discutimos algunas de las implicaciones y los beneficios a la conservación usando investigación detallada sobre la conectividad migratoria.

Palabras claves: *Cardellina pusilla*, ciclo completo anual, conectividad migratoria, GPS, migración, *Pheucticus melanocephalus*, Picogordo Tigrillo, Reinita Gorrinegra

Abstract

Understanding the movements of birds during all phases of their annual cycle is valuable for effective conservation, but difficult because many species travel at night, over mountains and oceans, and across international borders. Recent advances in the use of intrinsic and extrinsic markers are making the study of movements easier and cheaper, enabling conservation efforts to be directed where they are most needed. Many tracking methodologies can be easily incorporated into existing hemispheric bird monitoring efforts such as the Monitoring Avian Productivity and Survivorship (MAPS) and Monitoring Overwinter Survival (MoSI) programs. As an example of intrinsic markers, we describe a recent project that used genetic markers to identify distinct populations of Wilson's warbler (*Cardellina pusilla*) during multiple phases of the annual migration cycle. We identified wintering areas in the Neotropics, migration routes, and a "schedule" of migration for six distinct breeding populations. Using extrinsic markers, we employed micro-GPS to track the year-round movements of two black-headed grosbeaks that nested in California and spent the late summer/early fall in northwestern Mexico, probably to molt, before migrating more than one thousand kilometers further south into Mexico, where they spent the rest of the non-breeding season. This was the first time that apparent "molt migration" between the western United States and Mexico was documented using GPS technology. We discuss some of the implications and conservation benefits of detailed research into migratory connectivity.

Key words: Black-headed grosbeak, *Cardellina pusilla*, full annual cycle, GPS, migration, migratory connectivity, Wilson's warbler

Introducción

En la primavera de 1822, una cigüeña blanca bastante inusual (*Ciconia ciconia*) llegó cerca de la aldea alemana de Klutz, al noreste de Hamburgo, en el Mar Báltico. Las cigüeñas blancas eran frecuentes en esa parte de Europa a principios del siglo XIX, pero ésta

era llamativa: tenía un palo largo que sobresalía de su cuello que, notablemente, no parecía estar obstaculizando su vuelo. Por curiosidad o casualidad, la cigüeña recibió un disparo. Su muerte proporcionaría una asombrosa información ornitológica: el palo era una lanza de 80 cm de largo, de origen africano (Bairlein



2008). Algunos de los primeros observadores del mundo natural, incluido Aristóteles, comprendieron que muchas aves se desplazaban al sur en otoño y al norte en primavera (Berthold 2001), pero se creía comúnmente que animales tan pequeños y delicados, como muchas especies de aves, eran incapaces de viajar mucho tiempo - y ciertamente no distancias intercontinentales. Ciertas especies desaparecían en una temporada, y otras aparecían, pero nadie sabía a dónde iban las primeras o de dónde venían estas últimas. Las teorías anteriores, a considerar hoy en día, incluyeron la hibernación en ríos o lagos, la transformación en otras especies de aves, o incluso la transformación en ratones (Berthold 2001). El *Pfeilstorch* (como se conoce la cigüeña con el palo o “cigüeña flecha”) fue la primera evidencia documentada de que un ave podría moverse miles de kilómetros durante un ciclo de migración.

Aunque la ciencia ornitológica ha hecho enormes avances en los últimos dos siglos, comprender los movimientos de las aves migratorias sigue siendo un problema sorprendentemente difícil de desenredar. Aunque la migración de las cigüeñas (en última instancia, habían más de una docena individuos) eran un fenómeno exclusivamente afro-europeo, las preguntas que plantean son globales y profundamente relevantes para la conservación de aves migratorias neotropicales: ¿A dónde van las aves migratorias en las diferentes estaciones? ¿Y cuáles son las implicaciones para la conservación del ciclo anual?

Más de la mitad de las aves que se reproducen en América del Norte migran a México, América Central, el Caribe o América del Sur durante la temporada no reproductiva (Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos 2000, USFWS acrónimo en inglés). Muchas de estas especies están listadas como Amenazadas o en Peligro, están categorizadas por el USFWS como una Especie con Problemas de Conservación o están listadas en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2017). La planificación e implementación efectiva de la conservación depende de comprender el ciclo anual completo de las aves migratorias, porque los esfuerzos para conservar especies mejorando el hábitat en la temporada menos limitante tendrán poco efecto sobre el tamaño de la población en la temporada más limitante (Sherry y Holmes 2005). Si una especie está disminuyendo debido a factores que operan en las zonas de invernada neotropicales, los recursos de conservación serán los más útiles cuando se asignen allí, en lugar de los lugares de reproducción (y viceversa). Sin embargo, muchos aspectos importantes de la historia de vida de estas “aves de dos mundos” (Greenberg y Marra 2005) siguen siendo poco entendidos. Por ejemplo, nuestra comprensión de cuándo y cómo estas poblaciones son limitadas es relativamente pobre para la mayoría de las especies.

El Instituto Poblacional de Aves (IBP), el Centro de Investigación Tropical de la UCLA (Universidad de California, Los Ángeles,

EE.UU.) y otros socios están colaborando en investigaciones que buscan responder dos preguntas fundamentales sobre los movimientos de aves migratorias que tienen implicaciones significativas para su conservación durante el ciclo anual: ¿Podemos conectar áreas de cría y áreas no reproductivas para poblaciones específicas de aves? y ¿Podemos conectar sitios específicos de cría, invernada y migración para aves individuales?

Conexión de poblaciones durante el ciclo anual

Distintas poblaciones de una especie pueden habitar en diferentes regiones y climas, a menudo están bajo presiones poblacionales ampliamente divergentes y pueden requerir estrategias de conservación adecuadas a sus circunstancias. Por ejemplo, reinita gorrinegra (*Cardellina pusilla*), una paseriforme migratoria neotropical que se distribuye ampliamente a lo largo de sus áreas de reproducción y de invernada, anida en los bosques del norte en casi todas las provincias de Canadá y en los estados del norte de Estados Unidos. La población total de la especie disminuyó en alrededor de 1,8% por año en una ruta de puntos de conteo típica desde 1966 hasta 2015 (n = 989 rutas de estudio, Sauer *et al.* 2017), aunque el nivel del cambio difiere marcadamente entre las 14 regiones distinguidas en el análisis. Por ejemplo, la población de las Planicies de la Taiga Boreal (n = 45 rutas de estudio) aumentó en aproximadamente 3,14% por año; la población de la costa de California (n

= 75 rutas de estudio) se mantuvo relativamente estable (disminución anual de 0,06%) y la población de la Sierra Nevada de California, EE.UU. (n = 31 rutas de estudio) disminuyó en 4,19% por año (Figura 1).

Dada esta información, tiene sentido enfocar los esfuerzos de conservación en las poblaciones más necesitadas. Sin embargo, al menos queda una pregunta importante: ¿Cómo sabemos qué etapa de la historia de vida (reproducción, migración o invernada) es la principal responsable de la disminución? Para el ejemplo de *C. pusilla*, ¿Cómo sabemos si la población de la Sierra Nevada en rápida disminución sufre de baja productividad en California, baja sobrevivencia en sus zonas de invernada o factores durante la migración? Y, lo que es igual de importante: ¿Dónde están sus zonas de invernada y cuáles son sus rutas de migración?

En 1989, el Instituto de Poblaciones de Aves (IBP, sigla en inglés) inició el Programa de Monitoreo de Productividad y Sobrevivencia Aviar (MAPS) para examinar las tasas vitales de aves (especialmente la productividad, la sobrevivencia adulta aparente y el reclutamiento) que afectan mayormente el cambio demográfico en las aves terrestres. El programa MAPS utiliza un sistema estandarizado de redes de niebla, anillamiento y recaptura para derivar o modelar las tasas vitales de aves (DeSante *et al.* 2009).

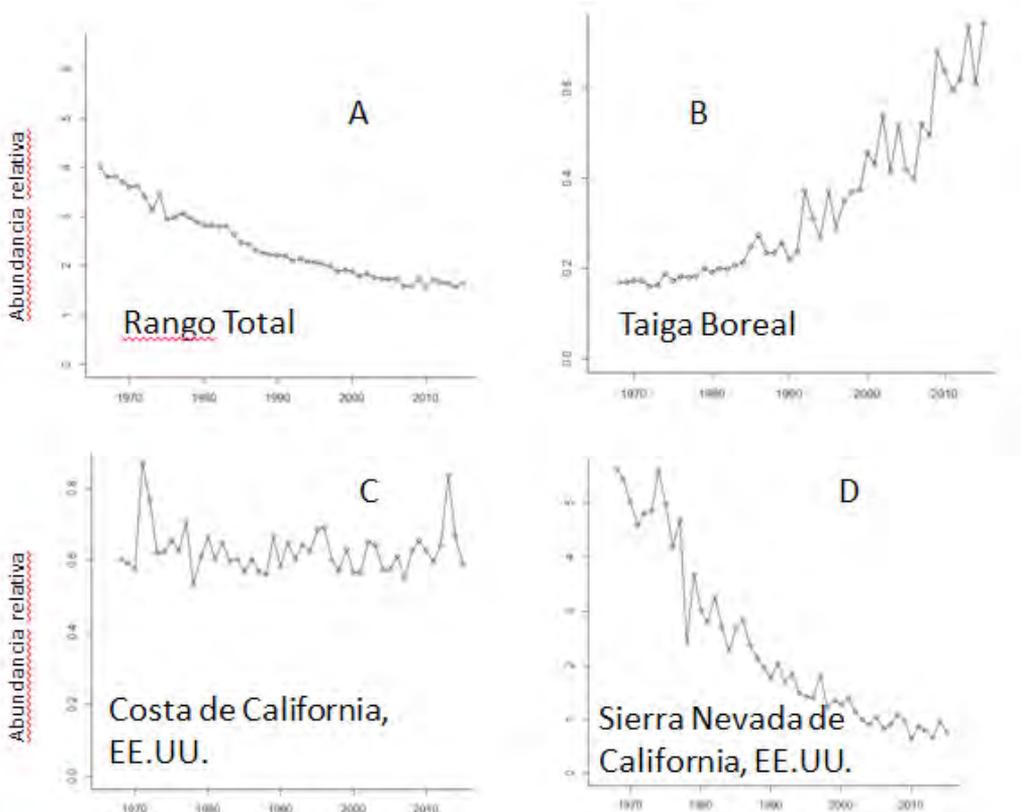


Figura 1. Tendencias poblacionales de *Cardellina pusilla* en Norteamérica durante 1966-2015. Las abundancias (eje y) representa un índice del recuento medio de *Cardellina pusilla* en una ruta típica para un año determinado. En general la especie está disminuyendo (A), pero en las Planicies de la Taiga Boreal muestran un aumento de la población (B), en la costa de California se mantienen relativamente estables (C) y las poblaciones en la Sierra Nevada están disminuyendo marcadamente (D). Datos modificados de Sauer et al. (2017).

Durante casi tres décadas, más de 1,300 estaciones de MAPS han operado en América del Norte, generando casi dos millones de registros de captura de aves. En 2002, el IBP

inició el Programa Monitoreo de Supervivencia Invernal (MoSI), que utiliza un protocolo similar para examinar la demografía de los passeriformes migratorios y residentes en el

norte del Neotrópico. Cerca de 60 estaciones de MoSI están actualmente activas en 13 países. El análisis de los registros de captura MAPS de *C. pusilla* proporciona buena evidencia que la sobrevivencia anual de las crías de primer año -- que probablemente vivan en áreas no reproductivas -- ha sido la principal tasa vital que afecta el cambio poblacional en esta especie (DeSante *et al.* 2015). Otras especies de aves han mostrado una productividad baja o decreciente, probablemente con factores que actúan en las áreas de reproducción, y varias especies han mostrado evidencia del efecto de una combinación de factores (DeSante *et al.* 2015).

Dar el siguiente paso, es decir, relacionar poblaciones reproductivas específicas en disminución con sus áreas de invernada donde la baja sobrevivencia invernal puede ser la responsable de la disminución, requiere del uso de marcadores extrínsecos (algo que es externo al ave, que se explica con más detalle a continuación) o marcadores intrínsecos (algo que es físicamente parte del ave). Dos conjuntos de marcadores intrínsecos que han surgido como métodos factibles, económicos y efectivos son el análisis de marcadores genéticos (Ruegg *et al.* 2015) y los isótopos estables (Hobson 1999).

Ambos usan información contenida en tejidos corporales tales como plumas, uñas, o sangre. El análisis isotópico examina la proporción de isótopos de hidrógeno presentes en una parte de una pluma (Al comer animales o vegetación, cualquier cosa que contenga agua, un pájaro ingiere la firma molecular típica de un

área. Estas firmas varían de manera predecible en todo el paisaje y pueden proporcionar pistas sobre dónde estaba el ave cuando creció una pluma). Para el análisis genético, las plumas de una misma población se deben recolectar tanto en las áreas de cría como de invernada. El análisis isotópico indicará el lugar donde estaba al ave cuando su pluma creció. Por esta razón, la comprensión de la fenología de la muda de las especies estudiadas es esencial, ya que muchas especies no desarrollan nuevas plumas hasta que abandonan sus lugares de reproducción.

Algunos de nuestros trabajos más recientes con marcadores genéticos implicaron la las conexiones de áreas re de reproducción e invernada y rutas migratorias para *C. pusilla*. Ruegg *et al.* (2014) utilizaron el polimorfismo de nucleótido único (SNP), una variación de la secuencia de ADN que ocurre cuando un único nucleótido en el código genético difiere entre individuos o entre cromosomas homólogos en un mismo individuo. Usamos 1.648 plumas y muestras de sangre recolectadas en 68 estaciones MAPS, MoSI y Monitoreo de Aves Terrestres de América del Norte (LaMNA) de todo el rango reproductivo, invernal y migratorio de la especie. Las muestras genéticas provienen de la base de una rectrix externa (o, en algunos casos, sangre recogida por punción de la vena braquial conservada en tampón de lisis [Seutin 1991]). Estas se purificaron usando el kit *Qiagen DNeasy Blood and Tissue* y se cuantificaron usando un espectrofotómetro *NanoDrop™* (Thermo Scientific, Inc. [Smith *et al.* 2003]). Las muestras



del área de reproducción (colectadas entre el 10 de junio y el 31 de julio), migración de primavera (1 de marzo al 31 de mayo) e invernada (1 de diciembre al 28 de febrero) se recolectaron y categorizaron en grupos según la fecha de recolección, signos de reproducción (presencia / tamaño de la protuberancia cloacal o parche de incubación), los signos de migración (cantidad de la grasa subcutánea) y los cronogramas de la historia de vida de *C. pusilla* (Ammon y Gilbert 1999). El sistema de genotipado EP1 de *Fluidigm Corporation* se usó para genotipar 96 loci de SNP usando 94 individuos por experimento y las asignaciones de individuos a poblaciones de reproducción se realizaron usando el programa *GSI_Sim* (Anderson *et al.* 2008, Anderson 2010).

Identificamos seis poblaciones distintas de *C. pusilla*, que corresponden aproximadamente a las subespecies taxonómicas existentes (Lowery y Monroe 1968), aunque nuestro análisis distinguió dos poblaciones dentro del rango de *C. p. pileolata* (Alaska, Canadá y las montañas Rocosas del norte) y tres poblaciones dentro del rango de *C. p. criseola* (tierras bajas costeras del Pacífico desde el suroeste de Columbia Británica hasta el sur de California y Sierra Nevada, Figura 2). A partir del análisis genético de plumas de las áreas de invernada, también pudimos identificar las áreas de invernada de esas poblaciones. La mayoría de las poblaciones genéticamente distintas pasó el invierno en regiones separadas, aunque hubo cierta mezcla en las áreas de invernada, especialmente para las poblaciones

más pequeñas de California y del noroeste de los Estados Unidos.

Además, diferentes poblaciones migraron en diferentes momentos. Utilizando datos y plumas recogidos en las estaciones de MAPS en el sur de los Estados Unidos, a lo largo de las rutas migratorias y/o paradas, descubrimos que las poblaciones reproductivas más sureñas generalmente migraban antes que las más septentrionales (Ruegg *et al.* 2014).

Las implicaciones para la conservación de esta y otras especies son potencialmente de gran alcance. Por ejemplo, para mejorar las iniciativas de conservación de esta especie, recomendamos centrar la atención en las áreas no reproductivas (donde la sobrevivencia anual parece ser un factor prominente en la regulación de la población de esta especie) especialmente en las áreas de invernada y de mayor disminución de las poblaciones, por ejemplo, en el centro-oeste de México y en los sitios de invernada de la población de Sierra Nevada.

Vinculación de sitios específicos de reproducción e invernada

El uso de marcadores genéticos y de isótopos estables proporciona información sobre la conectividad entre las poblaciones regionales de aves migratorias. Además, varias técnicas nuevas ofrecen una estimación más precisa de las conexiones entre sitios específicos de reproducción, paradas e invernada. La miniaturización de la electrónica ha permitido

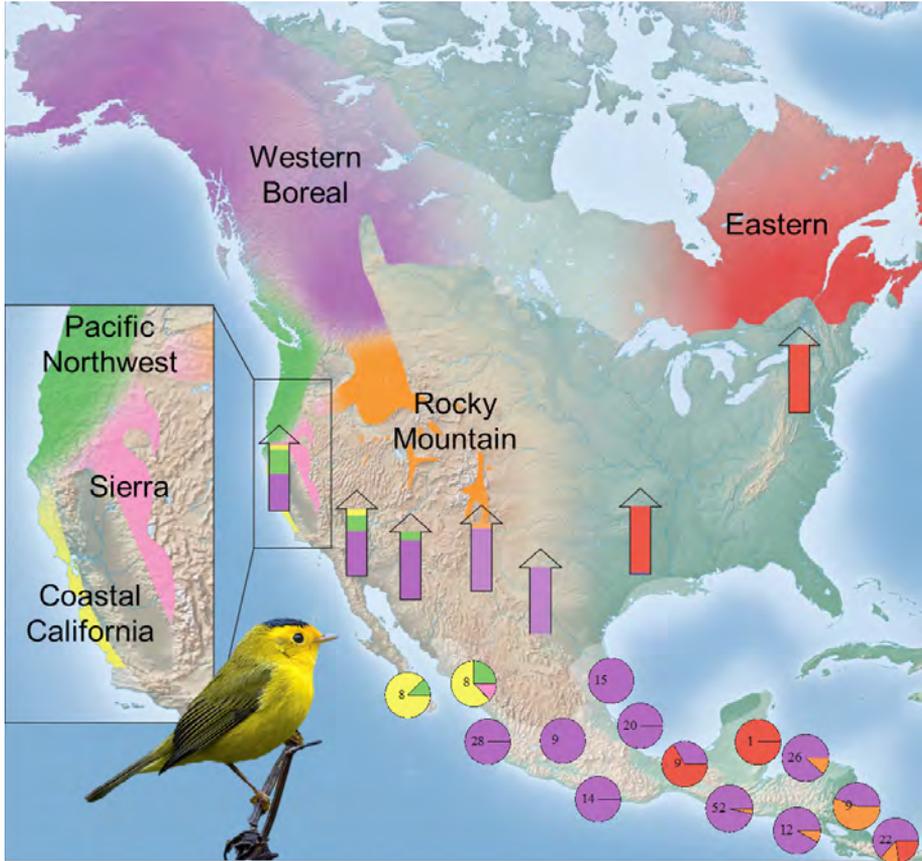


Figura 2. Conexiones migratorias en *Cardellina pusilla* identificadas usando marcadores genéticos. Los colores en las áreas de reproducción representan poblaciones genéticamente distintas. Los gráficos circulares sobre las áreas de invernada representan la proporción relativa de individuos de los rangos de reproducción que fueron capturados durante la temporada no reproductiva. Del mismo modo, las flechas muestran la ubicación de estaciones de migración / parada, y los colores representan la proporción de aves de cada población atrapada allí durante la migración de primavera hacia el norte. (Figura de Ruegg et al. 2014, utilizada con permiso).



a los investigadores rastrear aves grandes como aves rapaces, aves acuáticas o zancudas de manera continua mediante la ayuda de satélites. Unidades GPS mucho más pequeñas, que almacenan datos, pero requieren recuperar el dispositivo, pueden rastrear aves con una precisión de pocos metros y son lo suficientemente livianas como para ser instaladas de forma segura en aves tan pequeñas como zorzales (Bridge *et al.* 2011) con una miniaturización continua que avanza rápidamente. Los geolocalizadores que registran y almacenan la intensidad de la luz a intervalos cortos de tiempo, permiten estimar la ubicación casi continua de un individuo, pero tienen poca precisión (unos 100-200 km). Sin embargo, pueden instalarse en aves tan pequeñas como las currucas (Stutchbury *et al.* 2009, Bridge *et al.* 2013).

Durante el verano de 2014 en Norteamérica (temporada reproductiva), en cooperación con biólogos del Parque Nacional Yosemite, equipamos nueve *Pheucticus melanocephalus* con transmisores GPS para determinar los lugares donde las aves pasan la temporada no reproductiva. Las aves fueron capturadas en una estación MAPS en el Parque Nacional Yosemite. En los veranos de 2015 y 2016 recapturamos dos de las aves y recuperamos los transmisores GPS. Los datos revelaron que, a fines del verano del 2014, las aves se habían movido aproximadamente 1.300 km desde el Parque Nacional Yosemite hasta Sonora, México, donde permanecieron al menos dos meses antes de moverse más de 1.300 km más al sur de México. Los dos individuos

fueron a sitios próximos de invernada, donde permanecieron, aparentemente hasta que comenzaron su migración hacia el norte (Siegel *et al.* 2016). Las ubicaciones otoñales de las dos aves, ambas en Sonora, tenían aproximadamente 50 km de separación. En cuanto a las ubicaciones de invierno, un ave estuvo cerca de la frontera de Jalisco-Michoacán y la otra cerca de la región fronteriza Sinaloa-Durango, a unos 500 km de distancia. Uno de los aspectos más interesantes de los hallazgos fue la prolongada estancia en Sonora, que fue consistente con el comportamiento esperado para un ave que muda durante la migración. La muda es un período de tiempo energéticamente muy demandante (Murphy y King 1991, Voelker y Rohwer 1998), y también puede afectar la capacidad de vuelo (Swaddle y Witter 1997). Se ha documentado que varias especies se mueven en busca de nuevas fuentes de alimentos estables durante este periodo (Jehl 1990).

Se espera que el cambio climático en las próximas décadas retrase la aparición anual de la época de las lluvias a la vez que acelere el inicio de condiciones áridas y similares al verano en gran parte del oeste de América del Norte. Si esto produce una falta de coincidencia temporal entre la migración de otoño y las condiciones producidas de las lluvias, podría tener graves repercusiones para las aves que mudan durante la migración.

Conclusión

Los ornitólogos y profesionales de la conservación de todo el mundo están poniendo en práctica avances recientes en tecnologías moleculares, microelectrónicas y de otro tipo. Los resultados proporcionan nuevos conocimientos sobre la dinámica del ciclo anual completo y las necesidades de las aves migratorias en todas las etapas de sus vidas. Se están delineando rangos de distribuciones, uso de hábitats y patrones de movimiento previamente no descritos. Ahora es posible realizar acciones de conservación más específicas, basadas en esta información, aunque se requiere cautela, ya que los patrones de movimientos descubiertos son a menudo más complejos y variados de lo que se había supuesto anteriormente. Las tecnologías descritas anteriormente y otras son cada vez más baratas y fáciles de implementar, y se pueden usar junto con los esfuerzos de monitoreo continuo como los programas MAPS y MoSI.

Agradecimientos

Muchas gracias a los autores de los artículos originales de donde tomamos el material incluido en esta publicación, para Ruegg *et al.* (2014): Eric Anderson, Kristina Paxton, Vanessa Apkenas, Sirena Lao, David DeSante, Frank Moore y Thomas Smith; y para Siegel *et al.* (2015): Ron Taylor, Jim Saracco, Lauren Helton y Sarah Stock. Gracias a Heydi Herrera-Rosales quien ayudó con la traducción al español de este artículo. Un agradecimiento especial a

los muchos colaboradores de MAPS y MoSI que ayudaron con el trabajo de campo en este proyecto recolectando plumas. Gracias también al Parque Nacional Yosemite, por su apoyo al MAPS y otros programas de investigación.

Referencias

- Ammon E. M. y W. M. Gilbert. 1999. Wilson's Warbler (*Cardellina pusilla*). In: The Birds of North America Online (ed. A. Poole). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- Anderson, E. C. 2010. Assessing the power of informative subsets of loci for population assignment: standard methods are upwardly biased. *Molecular Ecology Resources* 10:701-710.
- Anderson E. C., R. S. Waples y S. T. Kalinowski. 2008. An improved method for predicting the accuracy of genetic stock identification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:1475-1486.
- Bairlein, F. 2008. The mysteries of bird migration – still much to be learnt. *British Birds* 101:68-81.
- Berthold, P. 2001. *Migration: A General Survey*, second edition. Nueva York: Oxford University Press.
- DeSante, D. F., K. M. Burton, P. Velez, D. Froehlich y D. R. Kaschube. 2009. *MAPS Manual*. Point Reyes Station, CA.: The Institute for Bird Populations.
- DeSante, D. F., D. R. Kaschube y J. F. Saracco. 2015.

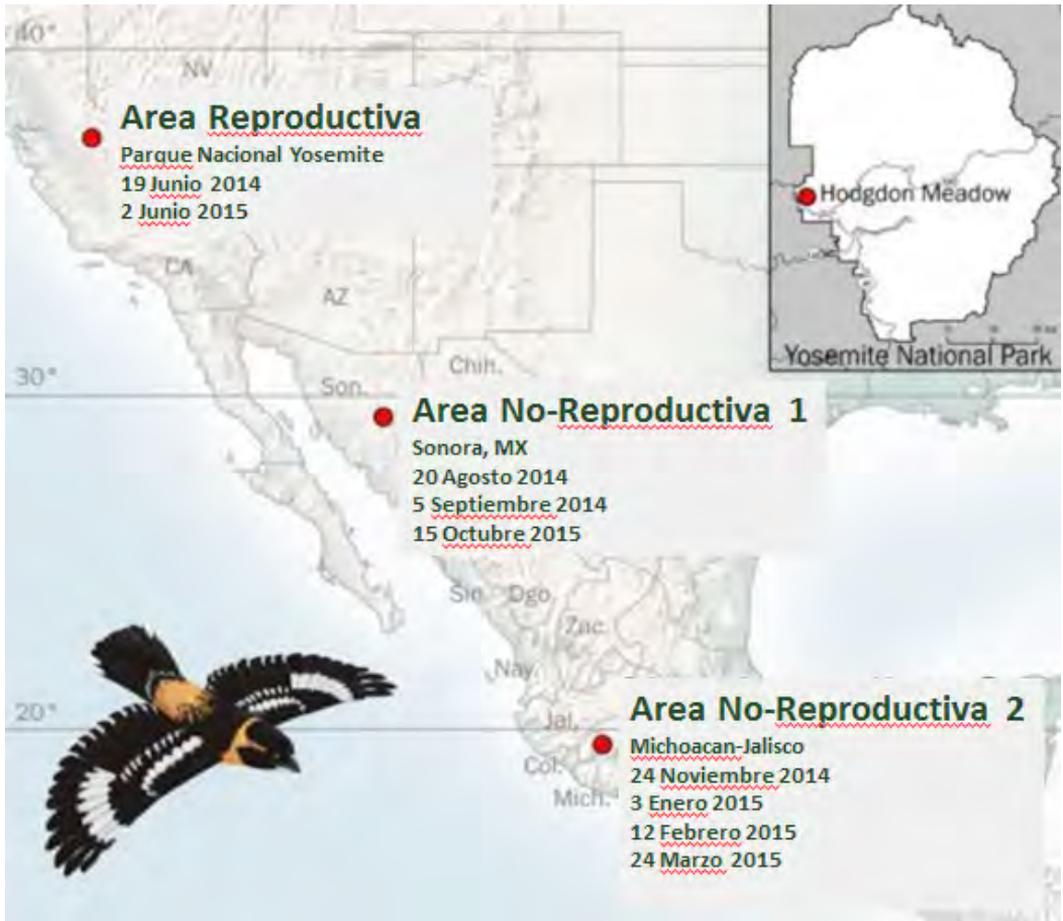


Figura 3. Ubicaciones registradas a lo largo del ciclo anual de un picogrueso (*Pheucticus melanocephalus*) marcado con GPS y recapturado un año después en Hodgdon Meadow, Parque Nacional Yosemite (recuadro). Un segundo picogrueso, capturado después de que la publicación original fuera la imprenta, exhibió movimientos similares. (Figura de Siegel et al. 2016, utilizada con permiso).

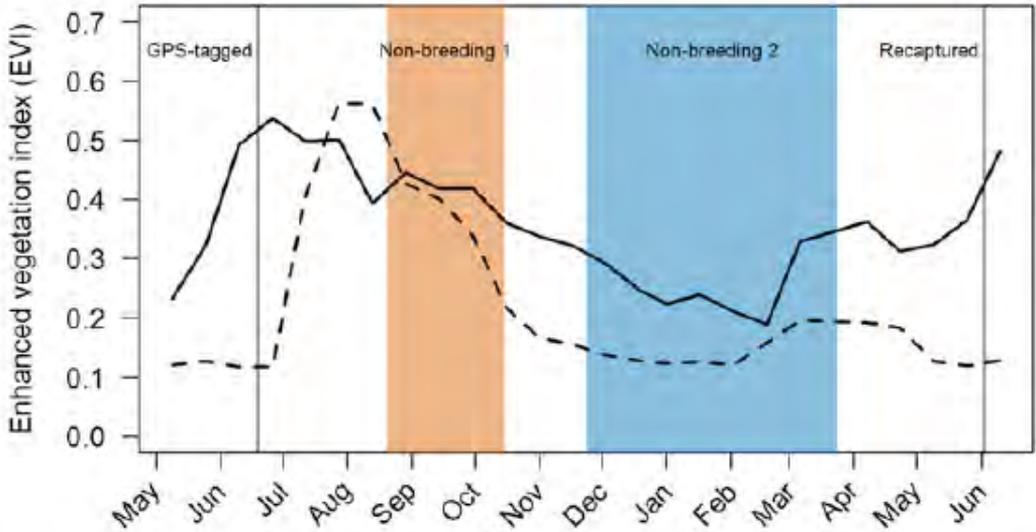


Figura 4. Los valores EVI de dos áreas donde pasó la temporada no reproductiva en 2014-15: Sonora (línea discontinua) y Michoacán-Jalisco (línea continua). Tenga en cuenta que el ave llegó a Sonora (Non-breeding 1) justo después del pico de EVI, cuando el EVI era más alto que el de Michoacán-Jalisco (Non-breeding 2). Luego dejó Sonora cuando el EVI disminuyó, y llegó a Michoacán-Jalisco, que más tarde en el año tuvo el EVI más alto.

Vital Rates of North American Landbirds. www.VitalRatesOfNorthAmericanLandbirds.org: The Institute for Bird Populations.

Greenberg, R. y P. P. Marra, eds. 2005. *Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Hobson, K. 1999. *Oecologia* 120:314–326.

International Union for the Conservation of Nature (IUCN). 2017. The IUCN Red List of

Threatened Species. Version 2017-1. www.iucnredlist.org. Consultado 03 marzo 2018.

Jehl J. R. 1990. Aspects of molt migration. En: E. Gwinner, ed. *Bird Migration*. Berlin: Springer.

Lowery, G. H. y B. L. Monroe, Jr. 1968. Family Parulidae. Pp. 3-93 en: R. A. Paynter, Jr., ed., *Checklist of Birds of the World*. Cambridge, MA: Museum of Comparative Zoology.

Murphy, M. E. y J. R. King. 1991. Nutritional aspects of avian moult. *Acta Congressus*



- Internationalis Ornithologici* 20:2186-2193.
- Ruegg, K., E. Anderson, K. Paxton, V. Apkenas, S. Lao, R.B. Siegel, D.F. DeSante, F. Moore y T. Smith. 2014. Mapping migration in a songbird using high-resolution genetic markers. *Molecular Ecology* 23:5726–5739.
- Sauer, J. R., D. K. Niven, J. E. Hines, D. J. Ziolkowski, Jr, K. L. Pardieck, J. E. Fallon y W. A. Link. 2017. *The North American Breeding Bird Survey, Results and Analysis 1966 - 2015*. Version 2.07.2017 USGS Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD.
- Sherry, T. W. y R. T. Holmes. 1995. Summer versus winter limitation of populations: what are the issues and what is the evidence. Pp. 85-120 en: T. E. Martin y D. M. Finch, eds., *Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds: A Synthesis and Review of Critical Issues*. Nueva York: Oxford University Press
- Siegel, R. B., R. Taylor, J. F. Saracco, L. Helton y S. Stock. 2016. GPS-tracking reveals non-breeding locations and apparent migration of a Black-headed Grosbeak. *Journal of Field Ornithology* 87:196-203.
- Smith T. B., R. K. Wayne y P. P. Marra. 2003. A call for feather sampling. *Auk* 120:218-221.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 2000. Neotropical Migratory Bird Conservation Act of 2000. Ley Pública 106-247.
- Voelker, G. y S. Rowher. 1998. Contrasts in scheduling of molt and migration in eastern and western Warbling Vireos. *Auk* 115:142-155.