

Rodríguez, F. G., D. Alvarado, D. A. Murillo, K. Wiese, J. L. Larkin, D. I. King, and C. M. Taylor. 2024. Landscape influences non-breeding performance of a Nearctic-Neotropical migratory songbird. *Avian Conservation and Ecology* 19(2):24. <https://doi.org/10.5751/ACE-02751-190224>
Copyright © 2024 by the author(s). Published here under license by the Resilience Alliance. Open Access. CC-BY 4.0

Research Paper

Landscape influences non-breeding performance of a Nearctic-Neotropical migratory songbird

Fabiola G. Rodríguez¹ , Darío Alvarado² , David A. Murillo³ , Klaus Wiese⁴ , Jeffery L. Larkin^{5,6} , David I. King^{3,7}  and Caz M. Taylor¹ 

¹Department of Ecology and Evolutionary Biology, Tulane University, New Orleans, Louisiana, United States, ²Mesoamerican Development Institute, Lowell, Massachusetts, United States, ³Department of Environmental Conservation, University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts, United States, ⁴Tegucigalpa M.D.C, Francisco Morazán, Honduras, ⁵Indiana University of Pennsylvania, Indiana, Pennsylvania, United States, ⁶American Bird Conservancy, Virginia, United States, ⁷U.S. Forest Service Northern Research Station, Amherst, Massachusetts, United States

ABSTRACT. During their stationary, non-breeding period, Nearctic-Neotropical migratory songbirds using habitats within agricultural working landscapes may be affected by both immediate site conditions as well as those of the surrounding landscape. We evaluated whether body condition and apparent non-breeding survival of Wilson's Warblers (*Cardellina pusilla*) and body condition of Wood Thrushes (*Hylocichla mustelina*) were influenced by site and landscape contexts during two non-breeding seasons in a coffee-growing region in Honduras. At the site scale, we tested whether the coffee farm management system (i.e., shade coffee farm, land-sparing farm, sun coffee farm) influenced performance. At the landscape scale, we derived two independent composite metrics, from 250 m radius land cover maps around a centroid estimated from survey sites within each farm. The first metric represented landscapes with more open habitats (such as sun coffee, early successional cover types, and pastureland/croplands) relative to shade coffee. The second represented landscapes with more mature and advanced second-growth forests with high edge density relative to shade coffee. Wilson's Warblers at shade coffee farms had higher condition than those occupying land-sparing farms. At the landscape scale, we found opposing effects in which Wilson's Warblers' body condition was lower but apparent non-breeding survival was higher in forest-dominated, high edge-density landscapes. For Wood Thrushes, we did not find evidence that site or landscape context influenced body condition, and we had insufficient data to examine apparent non-breeding survival. We underscore the necessity of considering landscape context in relation to non-breeding songbird performance, concluding that in coffee-growing landscapes, shade coffee and forest habitat may benefit different aspects of performance.

L'influence du paysage sur la performance non reproductrice des oiseaux chanteurs migrants néarctiques-néotropicaux

RÉSUMÉ. Au cours de leur période de repos et de non-reproduction, les oiseaux chanteurs migrants néarctiques-néotropicaux qui utilisent des habitats situés dans des paysages agricoles peuvent être affectés à la fois par les conditions immédiates du site et par celles du paysage environnant. Nous avons évalué comment la condition corporelle et la survie apparente en période de non-reproduction de la Paruline à calotte noire (*Cardellina pusilla*) et la condition corporelle de la Grive des bois (*Hylocichla mustelina*) étaient influencées par le site et l'environnement paysager au cours de deux saisons de non-reproduction dans une région de culture du café au Honduras. À l'échelle du site, nous avons examiné comment le type d'exploitation de café (culture du café à l'ombre, culture à faible utilisation des sols, culture du café au soleil) influençait les performances. À l'échelle du paysage, nous avons dérivé deux mesures composites indépendantes de cartes de la couverture terrestre d'un rayon de 250 m autour d'un centroïde estimé à partir des sites d'enquête de chaque exploitation. La première mesure représentait des paysages avec des habitats plus ouverts (comme les cultures de café au soleil, les couverts à rotation rapide et les pâturages/plaines cultivées) par rapport aux cultures de café à l'ombre. La deuxième mesure représentait des paysages avec une forêt de seconde pousse plus matures et plus avancée, avec une lisière de densité élevée par rapport aux cultures de café à l'ombre. La condition des Parulines à calotte noire dans les cultures de café à l'ombre était meilleure que celle des Parulines à calotte noire occupant des cultures à faible utilisation des sols. À l'échelle du paysage, nous avons trouvé des effets opposés où la condition corporelle des Parulines à calotte noire était plus faible, mais leur survie apparente non reproductrice plus élevée dans les paysages dominés par la forêt avec une lisière de densité élevée. Pour les Grives des bois, nous n'avons pas trouvé de preuve que le contexte du site ou du paysage influencer sur l'état corporel. Nous ne disposons pas de données suffisantes pour examiner la survie apparente en dehors de la période de reproduction. Nous insistons sur la nécessité de prendre en compte le contexte paysager en relation avec les performances des oiseaux chanteurs non reproducteurs. Nous concluons que dans les paysages de culture du café, le café à l'ombre et l'habitat forestier se révèlent bénéfiques à plusieurs aspects des performances.

Key Words: *apparent non-breeding survival; body condition; Honduras; Cardellina pusilla; Hylocichla mustelina*

INTRODUCTION

Nearctic-Neotropical migratory songbird populations are declining for reasons that remain unclear for most species, but could be attributed to habitat loss or climate change in any phase of the annual cycle, breeding or non-breeding (Rosenberg et al. 2019). A comprehensive understanding of the factors driving migratory bird declines necessitates studies throughout the full annual cycle. However, there has been a historic bias toward studying the breeding phase compared to the non-breeding phase, which includes the migration and the overwintering or stationary non-breeding phase (Marra et al. 2015). The importance of studies in the non-breeding period are exemplified by research that identified it as a critical phase for some migratory songbird species where forest fragmentation and loss are thought to be driving population declines (Rappole and McDonald 1994, Taylor and Stutchbury 2016, La Sorte et al. 2017). This bias hinders understanding of migratory bird ecology needed to inform conservation strategies (Marra et al. 2015).

In the Neotropical non-breeding grounds, habitat (usually forest) loss has been linked to agricultural expansion related to cattle ranching, palm oil, soybeans, cereals, and cash crops, including coffee (Aide et al. 2013, Pendrill et al. 2019, Albert et al. 2020). In Honduras, where our study occurred, a primary driver of habitat loss is conversion of forest habitats to coffee, often as a monoculture system (i.e., sun coffee). In fact, between 2005 to 2017, coffee production increased the deforestation risk estimated at 9636 ha/yr. Two main coffee production systems are used in Central America: sun coffee and shade coffee. Sun coffee farms are effectively monocultures with very simple vegetation structure and do not serve as good habitat for most migratory songbirds that require forest-like conditions (Wunderle and Arendt 2017). Shade coffee, on the other hand, is occupied by many migratory songbird species (Komar 2006, Sherry et al. 2016). Studies that evaluated habitat quality of shade coffee farms reported mixed results that varied by species and region (Johnson et al. 2006, Bakermans et al. 2009, Colorado and Rodewald 2017, Bailey and King 2019, González et al. 2020, 2021). In our study region, an effort is underway to conserve forest under an alternative coffee production system referred to as Integrated Open Canopy (IOC), whereby coffee farmers spare a portion of their property for the conservation of forest or to allow forests to naturally regenerate (i.e., early successional forest), while the adjacent coffee plot is managed either as a sun monoculture or a shaded polyculture/monoculture (Arce et al. 2009, Chandler et al. 2013). IOC farms, as small-scale, land-sparing systems, support forest-dependent species that are scarce or absent from shade coffee farms and sun coffee farms (Chandler et al. 2013, Murillo et al. 2023).

Studies that have evaluated the quality of shade coffee or IOC for individual and population level responses have mostly focused on site rather than landscape-level predictors (Bailey and King 2019, González et al. 2021). Landscape-level predictors have been successfully used to evaluate avian community level responses (e.g., species richness) and population level responses (e.g., abundance). For example, in a Guatemalan working landscape when forest cover increased in the local landscape, migratory songbird species richness increased while abundance decreased within a 1 km radius (Bennett et al. 2018). In working landscapes of Brazil, abundance of forest-dependent bird species and abundance and species richness of frugivorous species were positively influenced by forest cover within

a 300 and 600 m radius (Perez Cabral et al. 2021). Resident species richness in a working landscape in Costa Rica was high at intermediate values of percent tree cover at the site scale (50 m radius), whereas at a local landscape scale (600 m radius) the pattern was reversed (Echeverri et al. 2019). Lastly, landscape configuration metrics, such as forest edge density, positively influenced forest specialist bird diversity in Mexico (Carrara et al. 2015). Fewer studies have focused on individual-level performance metrics that reflect habitat quality of migratory songbirds in relation to landscape metrics.

Performance can be measured in different ways. Several studies have used indices of body condition in non-breeding migratory songbirds to infer habitat quality (Johnson et al. 2006, Ruiz-Sánchez et al. 2017, González et al. 2020, Pacheco-Muñoz et al. 2022). Body condition indices are metrics that reflect energy acquisition to meet subsistence needs (Labocha and Hayes 2012). Most body condition metrics are simply body mass by itself or body mass adjusted to account for structural body size. Temporal effects must be considered because body condition may change with time of day on account of thermoregulatory costs and feeding activity (Townsend et al. 2012, Colorado and Rodewald 2017) and fluctuate with date due to seasonality in resource availability (González et al. 2020, 2021). Inferring that higher body condition reflects better performance or higher habitat quality is not straightforward because body condition may reflect a trade-off where birds in poorer condition seek out food-rich habitats (Johnson 2007, McKinnon et al. 2015), whereas birds in better condition avoid predation by selecting safer but less food abundant spaces (Cresswell 2008, McKinnon et al. 2015).

Survival is another performance metric used as an indicator of habitat quality (Johnson 2007). In the absence of known-fate estimates, apparent survival is arguably the closest metric to fitness (Saracco et al. 2008, Bakermans et al. 2009, Bulluck et al. 2019). However, apparent survival is inextricably confounded with permanent emigration within the extent of the study period, such that low values of apparent non-breeding survival could reflect movement away from the site rather than mortality (Schaub and Royle 2014). In fact, songbirds during the nonbreeding season can adopt nomadic space-use strategies leading to large-scale movements within a season (Rappole et al. 1989, Ruiz-Gutierrez et al. 2016, Knight et al. 2019). Nevertheless, because both low persistence and low survival are indicators of poor habitat quality, the potential confounding between these two metrics does not preclude meaningful assertions about habitat quality (Bailey and King 2019). To understand the coffee production landscape's role on sustaining birds, performance metrics may be informative to show the value of forest and coffee farms, especially when both habitats can be used by these avian species (Sánchez-Clavijo et al. 2019, González et al. 2020, 2021).

Performance metrics such as body condition and apparent survival may vary by age and sex, with evidence of immatures and females experiencing lower performance compared to adult male counterparts (Calvert et al. 2010, Smith et al. 2010, Kresnik and Stutchbury 2014, Wunderle et al. 2014, Rockwell et al. 2017, Cooper et al. 2021, Ritterson et al. 2021a). Differential performance is expected among age and sex groups if either habitat selection or despotic relationships operate in the non-

breeding grounds and cause these groups to use different habitats or space-use strategies (Lynch et al. 1985, Morton et al. 1987, Catry et al. 2005). Overlooking differential habitat use across the non-breeding range can have negative implications on conservation strategies of songbirds (Bennett et al. 2019).

In this study we evaluated the influence of site and landscape context on songbird performance metrics (body condition and apparent non-breeding survival) and age and sex ratios for non-breeding migratory songbirds in a working landscape dominated by coffee production with shade, IOC, and sun farms. By studying these relationships, we aimed to characterize the sampled populations and understand how they are responding to this environment. Our hypothesis was that forest loss and degradation reflected in the landscape lower performance of individuals during the non-breeding season and could therefore be a limiting factor of populations. We predicted that performance metrics of body condition and apparent non-breeding survival would be lower in shade coffee farms compared to IOC farms. Concordantly, we predicted body condition and apparent non-breeding survival would be lower in local landscapes with higher shade farm cover or open habitat cover types, and higher in local landscapes with more forest cover.

METHODS

Study area

Our study was conducted in the Yoro Department of Honduras (Fig. 1) within 18 coffee farms ranging in elevation from 825 to 1423 m.a.s.l. (mean = 1156.8, SD = 173.4 m.a.s.l.). All farms were dedicated to the cultivation of *Coffea arabica*, were privately owned, ranged in area from 1.4 to 41.2 hectares (mean = 11.1, SD = 11.3 ha), and were on average separated from each other by 5.90 km (SD = 2.92). The study sites varied in their coffee management systems and included: (1) sun monocultures (N = 2; elevation range = 1260–1296 m.a.s.l.), where the coffee crop is grown with no tree cover (Moguel and Toledo, 1999); (2) shade coffee farms (N = 5; elevation range = 825–1186 m.a.s.l.), represented by shaded polycultures or shaded monocultures with an overstory generally composed of trees from the Fabaceae family and occasional fruiting trees or banana plants (Moguel and Toledo 1999); and (3) integrated open canopy farms (IOC farms; N = 11; elevation range = 870–1423 m.a.s.l.), where coffee is mostly grown as a sun monoculture and sometimes under shade of trees, and adjacent to conserved forest.

Study species

We focused on two Nearctic-Neotropical migratory bird species: the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*) and Wilson's Warbler (*Cardellina pusilla*). The Avian Conservation Assessment Database includes Wood Thrush in its “Yellow Watch List” category because of persistent declines and major threats identified to its populations, whereas the Wilson's Warbler is considered a “Common Species in Steep Decline” as the global population has decreased by at least 50% since 1970 (Partners in Flight 2021). The Wood Thrush is a frugivorous/insectivorous species that has a non-breeding range from Mexico to Panama, where it inhabits primarily tropical broad-leaved forests, both disturbed and undisturbed, found within the lowland elevations

ranging from 50 to 1000 m.a.s.l. (Evans et al. 2020). However, Wood Thrushes also use agroforestry systems such as shade coffee farms at middle to high elevations ranging from ca. 850 to 1300 m.a.s.l. (Bailey and King 2019). The Wilson's Warbler is an insectivorous species that has a non-breeding range from the Gulf Coast of the United States to Panama, where it inhabits broad-leaved forests, edge habitat, and agroforestry systems (Ammon and Gilbert 2020).

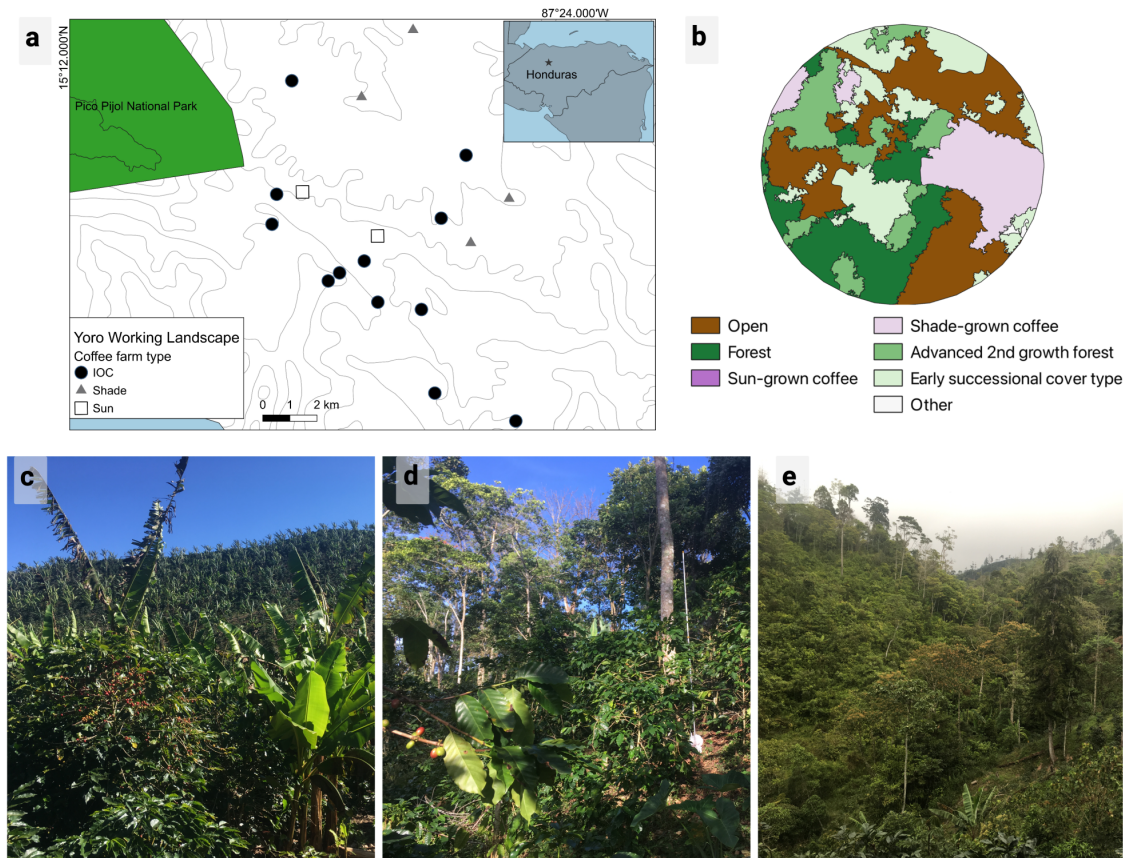
Avian capture and resighting surveys

We operated mist nets during two field seasons between November and March (2018–2019/2019–2020). Mist net operation details per field season can be found in Appendix 1. Sampling in IOC farms took place in both coffee and forested plots within a property. Following the Institute for Bird Populations “Monitoring for Overwintering Survival-MoSI” protocol (DeSante et al. 2009) for bird captures, we recorded the following measurements: wing chord (mm), tarsus length (mm), mass (g), and age. Age was divided into two categories, adult (also termed After Hatch Year, After Second Year birds) and immature (Hatch Year or Second Year; Pyle 1997, Froehlich 2007). When there was lack of confidence in the age category of an individual because of ambiguity in features used for ageing, we left the age as not-determined and excluded these individuals from models that considered age as a response variable. Sex was determined genetically from a rectrix sample taken from each individual. Individuals for which it was not possible to determine sex from the genetic analysis were excluded from the sex models. Each captured individual was banded with an aluminum band provided by the United States Geological Survey. Individuals caught in the second field season were additionally fitted with a unique combination of three color bands for the resighting surveys and quantification of apparent non-breeding survival. We began resighting surveys at the next visit after color-banding individuals in a site, which was based on an iterative resighting method conducted in a similar working landscape in Costa Rica between 2011 and 2013 (Ritterson et al. 2021a; Appendix 1).

Quantifying landscape composition and configuration

To explore the influence of the landscape on the performance metrics, we delineated local landscapes of 250 m radii (19.6 ha in area) for each farm study site. The landscape was based on a centroid estimated at the midpoint among all points for which we had GPS coordinates, which included resighting surveys and mist netting points. We deemed the 250 m radius adequate because this area (19.6 ha) encompasses the expected home ranges of both Wood Thrush and other non-breeding warblers (Bailey and King 2019, Ritterson et al. 2021a). We conducted a segmentation and cover class assignment process for each of the sites, which resulted in seven cover classes: shade coffee, sun coffee, early successional cover type, pastureland/cropland, other (roads and housing), advanced second growth forest, and forest. The segmentation process was conducted from images obtained from Google Earth (See Appendix 2 for detailed methods). We quantified all cover classes' area (ha) and edge density (m²/ha) within the local landscape in the R environment using “landscapemetrics” and “sf” packages (Pebesma 2018, Hesselbarth et al. 2019, R Core Team 2023).

Fig. 1. Research was conducted on 18 study sites in the coffee working landscape in Yoro, Honduras during November to March (2018–2019/2019–2020). (a) Study site locations, (b) local landscape of 250 m radius with cover types present in the working landscape, (c) sun coffee farm, (d) shade coffee farm, (e) land-sparing farm (IOC) with sun coffee and adjacent forest in the same farm. Created with BioRender.com.



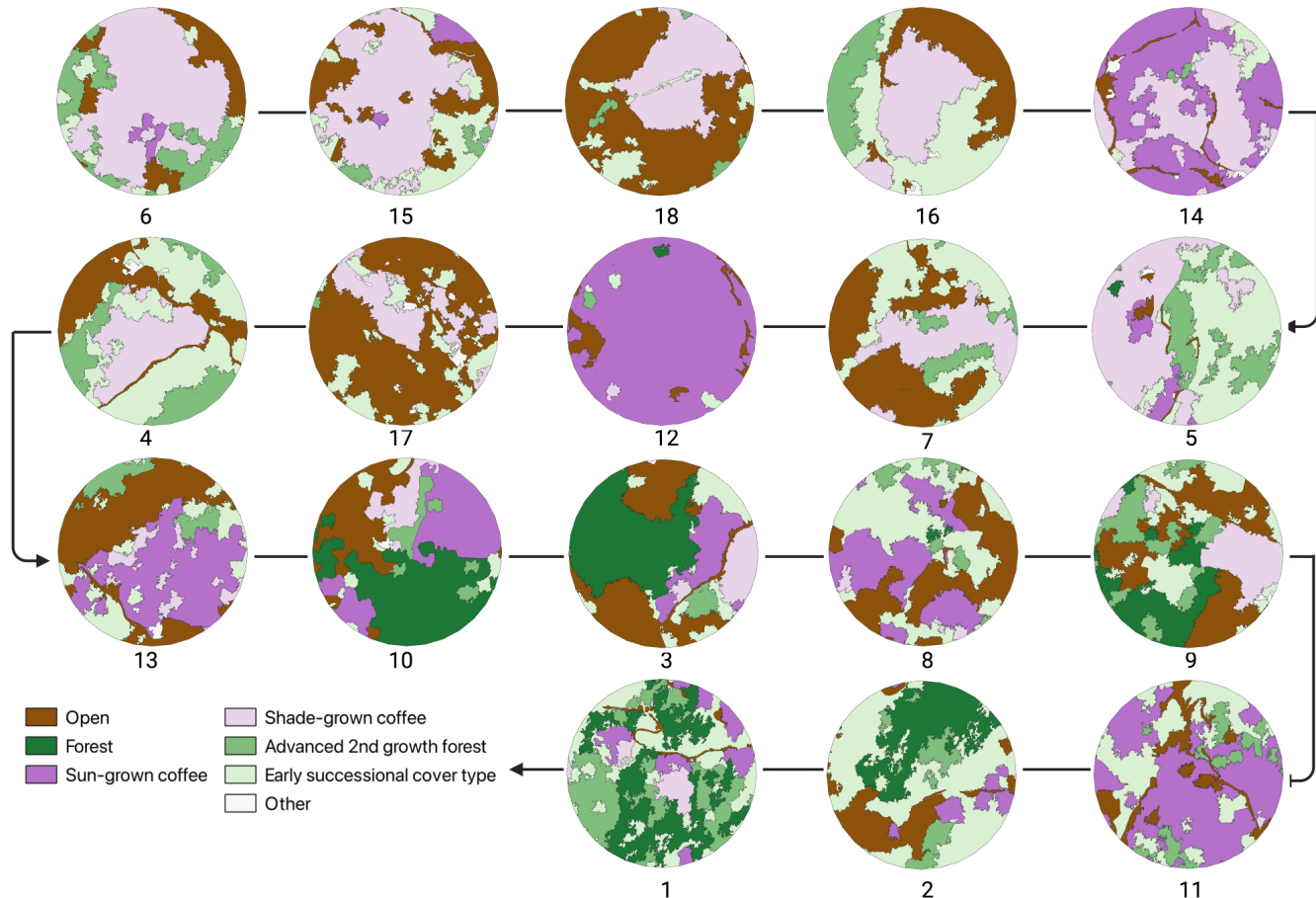
We grouped the cover classes into composite categories of forest (including advanced second growth forest and forest classes), shade coffee, and open habitat (including sun coffee, pastureland/cropland, early successional cover type, and other classes). We found that shade coffee cover was negatively correlated with forest cover ($r_{(df)} = -0.31_{(16)}$, $P = 0.21$) and that edge density was positively correlated with forest cover ($r_{(df)} = 0.32_{(16)}$, $P = 0.19$). We conducted a Principal Component Analysis (PCA) to reduce the predictor variable set and to overcome this observed collinearity among landscape variables (Hotelling 1933, Rao 1964, Buelow et al. 2017). Our PCA included four variables: edge density (m^2/ha), open habitats (ha), shade coffee cover (ha) and forest cover (ha). We conducted the analysis using the package “vegan” in R (Oksanen et al. 2018, R Core Team 2023) and obtained two principal components that explained 81.2% of the variation in the data (Appendix 3). The first component (PC1) explained 43.4% of the variation and landscapes with high values of PC1 were dominated by open habitat (sun coffee, pastureland/cropland, early successional cover types, and other features such as houses), as opposed to shade coffee cover. The second component (PC2) explained 37.8% of the variation and landscapes with higher values of PC2 had greater forest cover and

more complex edge density (i.e., forest patches with a “jagged” appearance versus patches with abrupt clean edges) and less shade coffee cover (Fig. 2). Conversely, lower values of PC2 represent landscapes with lower forest cover with complex edge density and higher shade coffee cover.

Statistical analyses

To evaluate what influenced the performance of non-breeding songbirds in the working landscape of Yoro, we tested the influence of farm management system (sun, shade, IOC) as a site-level variable and the two landscape principal components as landscape-level variables on age, sex, body condition, and apparent non-breeding survival. Site context and landscape context models for each response variable were run separately because the site and landscape context variables were highly correlated. We fitted a linear model that indicated that sun coffee was significantly positively collinear with PC1–open habitats (β Sun coffee = 1.27, SE = 0.49, t-value = 2.61, P-value = 0.02), whereas the shade coffee was significantly negatively collinear with PC2–increasing forest/edge density (β Shade coffee = -0.75 , SE = 0.34, t-value = -2.24 , P-value = 0.04). Additionally, for two IOC sites sampling occurred only in the forest portion of the IOC

Fig. 2. Landscape cover classification for 18 study sites in the coffee working landscape of Yoro, Honduras. Each circle represents a local landscape of 250 m radius (19.6 ha) and the landscapes are organized in increasing edge density and forest cover. The number of each site can be matched to the PCA biplot (Appendix 3). Sites 14–18 are centered around shade coffee farm properties, sites 2 and 5 around sun coffee farms and sites 1, 3, 4, and 6–13 around IOC farms. Created with BioRender.com.



farm and not in both the forest and coffee portion that best represents these composite farms, and for this reason were only included in the landscape context models.

In our study area, elevation could influence the type of farm management system because coffee producers at lower elevations maintain more shade within coffee plantations as a safeguard against warmer conditions. We evaluated if elevation warranted inclusion in the models by exploring its relationship to farm management system and the two landscape principal components. We found that shade coffee farms were more likely to occur at lower elevations (β Shade coffee = -205.89 , $SE = 76.81$, t -value = -2.68 , P -value = 0.02), but elevation did not significantly influence PC1 gradient from open habitats to shade nor PC2 gradient from forest with high edge density to shade coffee. We tested two preliminary linear models of body condition: one with elevation and farm management system on body condition and another with elevation and the two landscape principal components. From these, we determined that elevation could be

included without multicollinearity issues in all subsequent models because all variance inflation factors were lower than five (Zuur et al. 2007). Finally, we tested and found no evidence for spatial autocorrelation of the PC1-increasing open habitats (Moran's $I = -0.12$, P -value = 0.24) and PC2-increasing forest and edge density (Moran's $I = 0.04$, P -value = 0.10) with the site locations.

Age and sex models

We constructed generalized linear models (GLMs) to model the response of age (adult versus immature) and sex (male versus female) to site context, i.e., farm management system (sun coffee farm, shade coffee farm, or IOC), elevation, and season, and to model the response of age and sex to landscape context (i.e., PC1 = increasing open habitats, PC2 = increasing forest/edge density, elevation, and season). We fitted models with the Bernoulli distribution that is adequate for response variables such as the probability of catching an individual belonging to a given age or sex class (Zuur et al. 2007).

Body condition models

To test the influence of site and landscape on body condition, we constructed GLMs with gaussian responses for Wilson's Warblers and Wood Thrushes. We used mass scaled against the wing chord as the body condition metric (Peig and Green 2009).

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}} \quad (1)$$

Where:

M_i is the mass of each individual; L_i is the wing chord of each individual; b_{SMA} is the scaling component resulting from the slope of a linear model of the natural log of wing chord as a predictor of natural log of mass, divided by the Pearson correlation coefficient of natural log of mass and natural log of wing; and L_0 is the mean of the wing chord of all individuals.

Because birds within IOC farms were caught in both coffee and forest portions of the farm, we first evaluated if body condition was significantly different for individuals captured within coffee or forest within IOC farms. We fit two models with mist net cover type (coffee or forest) as a predictor of body condition. The first model represents the variation in an IOC farm management system, where the levels of mist net cover type were IOC–Shade coffee, IOC–Sun coffee and IOC–Forest. The second model consisted of two levels of mist net cover type (IOC–Forest and IOC–Coffee), which lumped either shade or sun management types. We found no evidence for an effect of cover type within IOC farms on body condition (Appendix 4). We continued the modeling of body condition without these mist net-level predictors.

Previous research has shown the need to account for possible changes in body condition with time of day or day of season (Colorado and Rodewald 2017, González et al. 2020, 2021). Following these studies we first built two simple site context models: one where body condition was a quadratic function of ordinal date, and another where body condition was a linear function of capture time of day. If ordinal date and/or capture time had clear effects on body condition, these were included in a full site context model as additive effects to farm management system, elevation, and season, as well as the landscape context models.

GLM procedures

GLMs were fitted in the Bayesian framework by using the package “brms” in the R environment (Bürkner 2017, 2018, R Core Team 2023). General model specifications included the use of generic weak informative priors for the intercept and the slope coefficients and default priors for other parameters (e.g., variance), three Hamiltonian Montecarlo chains, 10,000 iterations, and 2,000 discarded iterations (“warm-up”). Posterior predictive checks were used to observe that the modeled posterior draws were adequate and comparable to the data. Convergence of a model was assessed by visual inspection of posterior HMC chains and the Gelman-Rubin statistic, R-hat (Brooks and Gelman 1998). An effect was considered a clear effect when the 95% credible interval of a predictor's posterior distribution did not contain zero.

Apparent non-breeding survival models

Apparent non-breeding survival of Wilson's Warblers in season two was evaluated with Cormack-Jolly Seber (CJS) models (Cormack 1964, Lebreton et al. 1992). It was not possible to estimate apparent non-breeding survival for Wood Thrushes because we had only three individual resights throughout the study period. Resight records were organized in an encounter history of 18 occasions; each occasion was one week. For the site context models we built grouped fixed effect models where the coffee farm management system was the grouping category. We used the grouping category to evaluate its influence on resighting probability and apparent non-breeding survival. Elevation was added as a predictor of apparent non-breeding survival and week number as a covariate to evaluate if the progression of the season had an influence on resighting probability. For landscape-based models we used the state-space formulation of CJS to estimate probability of resighting as well as probability of apparent non-breeding survival for each individual at a weekly time interval (Gimenez et al. 2007). Resighting probability included the predictor of PC2 (increasing forest/edge density) and week number, and apparent non-breeding survival was modeled as a function of the landscape variables of PC1 (increasing open habitats), PC2 (increasing forest/edge density), and elevation. CJS models were built with the language “jags” with package “rjags” and its wrapper package “jagsUI” in the R environment (Plummer 2003, Kéry and Schaub 2012, Kellner 2018). Model specifications included 20,000 iterations, 5,000 burn-in discards, and 3 Markov Chain Montecarlo Chains. We used uninformative priors for all parameters. We conducted convergence and clear effect checks as described in the GLM Procedures.

RESULTS

Wilson's Warbler

We captured a total of 111 Wilson's Warblers in 17 of our 18 sites across seasons: 79 in IOC farms, 27 in shade farms, and 5 in sun coffee farms. From the birds caught within IOC farms for which we had net-level cover data (N = 69 individuals), 27 were caught in forest and 42 in coffee. Wilson's Warblers were mostly immature (N = 62 of 88 individuals for which age was determined) and male (N = 82 of 99 for which sex was determined). Because for some individuals a given variable could not be collected on site (i.e., age was collected, but sex was not determined), models are fit to variable sample sizes.

Farm management system did not influence the age classes present (β Shade coffee relative to IOC = 0.18, SD = 0.56, 95% CrI = -0.92 to 1.29; β Sun coffee relative to IOC = 0.73, SD = 0.80, 95% CrI = -0.80 to 2.37). The landscape context also did not influence the age classes present (β PC1–increasing open habitat = -0.23, SD = 0.38, 95% CrI = -0.97 to 0.51; β PC2–increasing forest and edge density = -0.10, SD = 0.33, 95% CrI = -0.76 to 0.54). Sex was not influenced by farm management system (β Shade coffee relative to IOC = -0.2, SD = 0.54, 95% CrI = -1.26 to 0.88; β Sun coffee relative to IOC = 0.51, SD = 0.84, 95% CrI = -1.09 to 2.18) or landscape context (β PC1–increasing open habitat = 0.07, SD = 0.42, 95% CrI = -0.74 to 0.88; β PC2–increasing forest and edge density = 0.06, SD = 0.34, 95% CrI = -0.59 to 0.74). Season and elevation did not influence age or sex proportions (See Appendix 4 for all coefficient estimates across models).

Body condition index values for Wilson's Warblers increased with ordinal date linearly (β = 0.17 SD = 0.07, 95% CrI = 0.03 to 0.30;

Table 1) according to the models that only included date. Subsequent models only included the linear effect for ordinal date. Although the effect was not clear in the full site and context level models (Table 2), 97% and 93% of the posterior distribution samples are greater than zero, respectively, providing some evidence for the linear positive effect of ordinal date on body condition models (Fig. 3a-b, Fig. 4a). Body condition was higher in shade coffee compared to IOC (β Shade coffee relative to IOC = 0.47, SD = 0.18, 95% CrI = 0.10 to 0.83; β Sun coffee relative to IOC = -0.04, SD = 0.33, 95% CrI = -0.68 to 0.62; Table 2; Fig. 4b). In shade coffee, the average mass was 0.47 g higher than in IOC, which accounts for 6.74% of the estimated average mass in IOC (6.87 g). In the landscape context model the only clear effect indicated that body condition of Wilson's Warblers decreased with PC2-increasing forest/edge density (β = -0.31, SD = 0.10, 95% CrI = -0.50 to -0.11; Table 2, Fig. 4c). Elevation and season did not influence body condition in either site or landscape models.

Table 1. Posterior summary statistics for parameters from models evaluating the influence of capture time and ordinal date on body condition of Wilson's Warblers and Wood Thrush non-breeding in Yoro, Honduras, during 2018–2019/2019–2020. Posterior mean (standard deviation; SD) and 95% credible intervals (CrI) are shown.

Species	Model	Parameter	Mean (SD)	Lower CrI	Upper CrI
Wilson's Warbler	BCI ~ Ordinal date + Ordinal date ²	Intercept	6.86 (0.10)	6.67	7.06
		Ordinal date	0.17 (0.07)	0.03	0.30
		Ordinal date ²	0.06 (0.07)	-0.07	0.19
	BCI ~ Capture time	Intercept	6.95 (0.07)	6.81	7.09
		Capture time	0.12 (0.07)	-0.02	0.25
Wood Thrush	BCI ~ Ordinal date + Ordinal date ²	Intercept	48.62 (0.59)	47.47	49.77
		Ordinal date	0.81 (0.48)	-0.14	1.75
		Ordinal date ²	0.93 (0.45)	0.05	1.83
	BCI ~ Capture time	Intercept	49.13 (0.41)	48.33	49.94
		Capture time	0.36 (0.45)	-0.53	1.23

Fig. 3. Posterior distributions of body condition (scaled mass index; SMI) derived from MCMC samples for (a) site context model and (b) landscape context model. Vertical line represents the estimated mean for body condition (model intercept); shaded area represent 95% credible intervals.

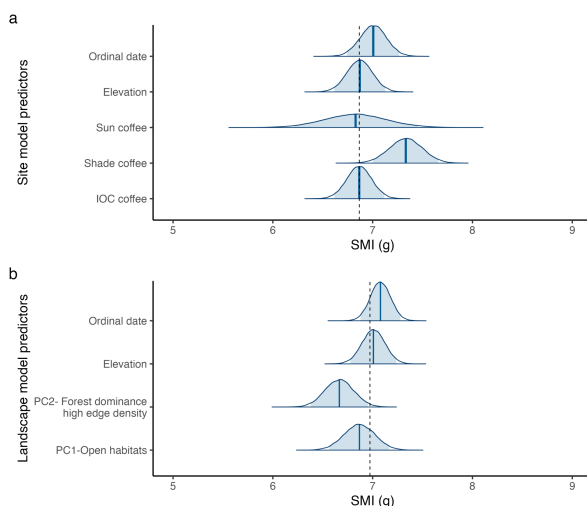
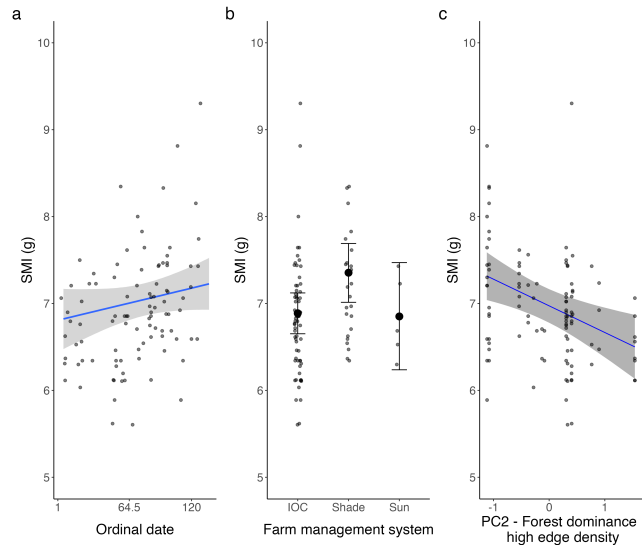


Fig. 4. Wilson's Warbler conditional effects based on the expected value of the posterior predictive distribution. (a) Ordinal date influence on body condition, (b) farm management system (site context) influence on body condition, (c) PC2-increasing forest/edge density (landscape context) influence on body condition.



Apparent non-breeding weekly survival of Wilson's Warblers did not differ between IOC farms (0.973, SD = 0.013, 95% CrI = 0.943–0.993) and shade coffee farms (0.944, SD = 0.04, 95% CrI = 0.832–0.994; Fig. 5a) as indicated by overlap of the 95% credible intervals. The mean weekly probability of resighting did not differ between IOC (0.563, SD = 0.125, 95% CrI = 0.310–0.794) and shade coffee (0.697, SD = 0.127, 95% CrI = 0.419–0.902). Week number and elevation did not influence apparent survival (Appendix 4). The landscape context model indicated that apparent non-breeding survival increased and resighting probability decreased with PC2-increasing forest/edge density (Table 3; Fig. 5b,c). We found no evidence within the landscape context model for the influence of week number on resighting probability or elevation on apparent survival (Table 3). Mean apparent non-breeding weekly survival estimated with the landscape context model was 0.989 (SD = 0.011, 95% CrI = 0.958–0.999) and mean weekly probability of resighting was 0.684 (SD = 0.12, 95% CrI = 0.432–0.875).

Wood Thrush

We captured a total of 78 Wood Thrush in 13 of our 18 sites, across both seasons, with 48 caught in IOC, 30 caught in shade coffee, and none in sun coffee farms. Individuals were mostly immature across seasons (N = 43 immatures out of 57 individuals for which age could be determined) and mostly male (N = 54 males of 71 individuals for which sex could be determined). Out of 48 individuals caught in IOC farms, 36 were caught in forest and 12 in the coffee plot. Age was not influenced by farm management system (β Shade coffee relative to IOC = 0.55, SD = 0.63, 95% CrI = -0.67 to 1.82) or landscape context (β PC1-Increasing open habitat = 0.67, SD = 0.55, 95% CrI = -0.39 to 1.77; β PC2-Increasing forest and edge density = -0.33, SD =

Table 2. Posterior distribution summary statistics for parameters from models evaluating the influence of site and landscape context on body condition for Wilson's Warblers non-breeding in Yoro, Honduras, during 2018–2019/2019–2020. Table shows posterior mean, standard deviation (SD) and 95% level credible intervals. All other models fitted can be found in Appendix 4.

Model	Parameter	Mean (SD)	Lower CrI	Upper CrI
Site context model for body condition (N = 97)				
BCI ~ Farm system + Elevation + Season + Ordinal date	Intercept	6.87 (0.13)	6.62	7.12
	Shade coffee	0.47 (0.18)	0.10	0.83
	Sun coffee	-0.04 (0.33)	-0.68	0.62
	Elevation	0.01 (0.09)	-0.17	0.18
	Season two	-0.18 (0.15)	-0.49	0.11
	Ordinal date	0.14 (0.08)	-0.01	0.29
Landscape context model for body condition (N = 104)				
BCI ~ PC1- increasing open habitats + PC2- increasing forest and edge + Elevation + Season + Ordinal date	Intercept	6.97 (0.10)	6.78	7.16
	PC1 Open habitats	-0.11 (0.12)	-0.33	0.13
	PC2 Forest/edge	-0.31 (0.10)	-0.50	-0.11
	Elevation	0.03 (0.09)	-0.14	0.21
	Season two	-0.21 (0.15)	-0.51	0.09
	Ordinal date	0.11 (0.07)	-0.03	0.24

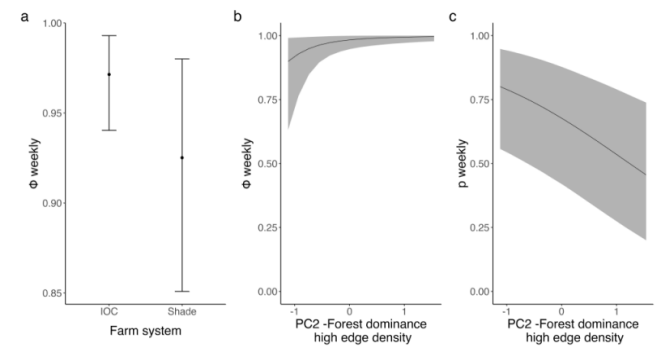
0.44, 95% CrI = -1.20 to 0.51). Sex was also not influenced by farm management system (β Shade coffee relative to IOC = 0.27, SD = 0.61, 95% CrI = -0.93 to 1.49) or landscape context (β PC1-Increasing open habitat = -0.14, SD = 0.52, 95% CrI = -1.18 to 0.88; β PC2-Increasing forest and edge density = -0.20, SD = 0.44, 95% CrI = -1.07 to 0.66). According to both site and landscape context models there were fewer males caught in season two (β site context model = -1.82, SD = 0.64, 95% CrI = -3.12 to -0.61; β landscape context model = -1.84, SD = 0.63, 95% CrI = -3.12 to -0.65). Whereas the landscape context model indicated more immatures caught in season two (β = 1.33, SD = 0.57, 95% CrI = 0.23–2.47). Elevation did not have a clear effect on age or sex (Appendix 4).

We did not find evidence for a landscape (β PC1-Increasing open habitat = 0.00, SD = 0.99, 95% CrI = -1.94 to 1.98; β PC2-Increasing forest and edge density = 0.02, SD = 0.99, 95% CrI = -1.94 to 1.97) or farm management system influence on Wood Thrush body condition (β Shade coffee relative to IOC = -0.002, SD = 0.99, 95% CrI = -1.94 to 1.95). Similarly, ordinal date, capture time, season, and elevation did not influence body condition (Appendix 4). We could not quantify resighting probability nor apparent non-breeding survival because, in 18 occasions, we only recorded three resights for 49 color banded individuals.

DISCUSSION

Landscape context influenced the non-breeding performance of one of the two Nearctic-Neotropical migratory songbird species we studied. For Wilson's Warblers, we found contrasting results in which body condition was lower but apparent non-breeding survival higher in complex, forested landscapes compared to shade coffee-dominated landscapes. For Wood Thrushes, we did not find evidence for the landscape or site context's influence on

Fig. 5. Wilson's Warbler apparent non-breeding survival and resighting probability in a coffee working landscape of Yoro, Honduras, during November to March, 2019–2020. (a) Farm management system (site context) influence on apparent survival, (b) PC2-increasing forest/edge density (landscape context) influence on apparent survival, (c) PC2-increasing forest/edge density influence on resighting probability.



body condition, and we were not able to evaluate the apparent non-breeding survival of Wood Thrush. Elevation did not have a detectable influence on any of the studied metrics, and age and sex were not influenced by either farm management system or the landscape context. It should be noted, however, that most of the individuals at all sites were immature males. We consider that a higher male capture for both species was not influenced by the use of playback in our methods because, during season one, when passive mist netting was used as well (Appendix 1), males still represented the majority of individuals captured. Research conducted in Belize on one of our study species, the Wood Thrush, also found no significant difference between sexes captured with playback and passive netting treatment (Chin et al. 2014).

The lack of support for any effect of site or landscape characteristics on Wood Thrushes could be due to several reasons. We could not evaluate apparent non-breeding survival because our methodology was based on resighting color marked individuals and Wood Thrushes were rarely resighted. Some failure to resight Wood Thrushes could be due to low territoriality, large home ranges, or wandering space use strategy. The high variation in body condition of Wood Thrushes across our sites may contribute to why we could not find signals for the influence of farm management system or the landscape context. Previous research in our study area found that radio-tagged Wood Thrushes' use of heavily shaded coffee, secondary vegetation, and coffee-forest edge negatively influenced non-breeding survival rates and positively influenced transience (Bailey and King 2019). Although the same study did not model body condition as a response to habitat type, they found no relationship between body condition and survival rates except that individuals with higher body condition had smaller home ranges and were more sedentary (Bailey and King 2019). The lack of movement data for individual Wood Thrushes during our research did not allow for comparisons between the two migratory species. As such, we continue our discussion focusing on Wilson's Warblers.

Table 3. Model coefficients of landscape context on apparent non-breeding survival (ϕ) and resighting probability (ρ) for Wilson's Warblers (N = 48) during the 2019–2020 field season in Yoro, Honduras. Posterior mean (standard deviation) and 95% credible intervals presented.

Context	Model	Model parameters	Mean (SD)	Lower CrI	Upper CrI
Landscape context	ϕ - Apparent survival probability logit(ϕ) ~ PC1- Open habitats+ PC2- High forest and edge dominance + Elevation	Mean ϕ	0.989 (0.011)	0.959	0.999
		PC1-increasing open habitats ϕ	0.37 (1.28)	-2.25	2.80
		PC2-increasing forest/edge density ϕ	2.20 (1.72)	0.04	6.65
		Elevation	-0.13 (1.30)	-2.91	2.23
	ρ - Resighting probability logit(ρ) ~ PC2 High forest and edge dominance + Week number	Mean ρ	0.685 (0.12)	0.43	0.88
		PC2-increasing forest/edge density ρ	-0.66 (0.22)	-1.10	-0.22
		Week number	0.005 (0.05)	-0.10	0.10

Our findings on body condition of Wilson's Warblers contrast with other non-breeding studies that suggest that forests may positively influence body condition. A study in Mexico found that Wilson's Warblers' body condition was less variable in conserved cloud forests across years compared to that in moderately or highly disturbed forests (Ruiz-Sánchez et al. 2017). Another study reported that across the non-breeding range and during five non-breeding seasons, Wilson's Warblers' body condition decreased as canopy structure and primary productivity decreased from the early to late non-breeding period (Saracco et al. 2008). Declines in canopy structure and primary productivity reflect the shift in season in which the final months of the non-breeding phase (February and March) overlap with the onset of the dry season, which may result in a reduction in resources for the species (Saracco et al. 2008). Thus, for Wilson's Warblers forests can provide consistent body condition across years but seasonality may reduce the habitat quality of these forests as measured by body condition (Saracco et al. 2008, Ruiz-Sánchez et al. 2017). The caveat to the comparison between the findings of Saracco et al. (2008) and Ruiz-Sánchez et al. (2017) is that they did not compare body condition within forests to body condition in other habitat types. But another study showed that Canada Warblers (*Cardellina canadensis*) non-breeding in the Colombian Andes were found to have comparable body condition between shade coffee farms and forest, except for one year in which forest sustained individuals with higher body condition (González et al. 2020). Our findings, in contrast, suggest that body condition is higher in shade coffee farms and in landscapes where there is a higher dominance of shade coffee.

We also found that Wilson's Warblers' body condition increased with ordinal date with a clear effect in the models that only incorporated ordinal date (Table 1) and a marginally clear effect in site and landscape context models (Table 2). Our finding for ordinal date is consistent with other studies in coffee working landscapes for some songbird species (Colorado and Rodewald 2017, González et al. 2020). However, the connection between body condition and ordinal date needs further exploring in our study area. Across our study sites precipitation decreases over the non-breeding period. For the 2018–2019 field season the mean precipitation in November was 59.51 (7.1 mm SD) and in March was 15.69 (1.24 mm SD); in 2019–2020, mean precipitation in November was 73.52 (7.39 mm SD) and in March was 40.05 (4.18 mm SD; Funk et al. 2014). In other non-breeding studies, insects and arthropod food resources decreased with drying habitat

conditions or increased with rainfall (Strong and Sherry 2000, Studds and Marra 2007). In those studies, body condition followed the pattern of the food resource. We are unaware of the effect of precipitation on food resources in Yoro, but if precipitation strongly correlates to resources as in the other non-breeding studies, then we are observing an opposite pattern within shade coffee where, when precipitation decreases, body condition increases. Abundance or density estimates between the two farm management systems could have contributed to our understanding of the mechanisms that influence variation in body condition. For example, in a scenario where an ideal-despotic distribution takes place, a habitat with a higher number of individuals results in some individuals experiencing lower suitability than others, whereas in a habitat with lower abundance, suitability is more even among individuals (Rodenhouse et al. 1997). We could not estimate abundance or density adequately with our data because of our capacity and focus on collecting information for body condition and apparent survival, but we caught more Wilson's Warblers in IOC than in shade coffee sites, and the shade coffee sites had on average a smaller property size (mean = 2.99 hectares) than the IOC farms (mean = 21.33 hectares); shade coffee farms had lower amounts of forest in the surrounding landscape, as well. Future research could evaluate if individuals in the Yoro coffee-producing region follow an ideal-despotic distribution, as this mechanism could suggest that birds in shade coffee are experiencing an increase in body condition because of less competition.

Wilson's Warblers' apparent non-breeding survival was higher and resighting probability was lower within complex, forested landscapes. Resighting probability was likely negatively influenced by the forest structural complexity and taller canopy, as the birds were frequently observed using the upper canopy. Apart from our study, we only found one other study that evaluated drivers of apparent non-breeding survival for Wilson's Warblers (Saracco et al. 2008). The researchers found that across the non-breeding range and a period of five non-breeding seasons, Wilson's Warblers' apparent survival was higher where there was higher primary productivity, which supports our findings that forests positively influence apparent survival. For other songbirds non-breeding in coffee producing landscapes, such as American Redstarts (*Setophaga ruticilla*) in Jamaica, apparent survival within the non-breeding period was comparable between shade coffee farms and natural habitats, such as black mangrove forest (Johnson et al. 2006).

There are several possible interpretations for the opposing response of body condition and apparent non-breeding survival to the landscape context. One interpretation is that shade coffee farms and forests are complementary habitats in a working landscape where shade coffee plantations provide food while forests provide roosting habitat and protection from predation (Jirinec et al. 2011, McElaney 2019, Narango et al. 2019). This is supported by the site-level findings that body condition was higher in shade coffee farms compared to IOC. On the other hand, this pattern could indicate an ecological trap (Schlaepfer et al. 2002, Robertson and Hutto 2006) if birds are attracted to food-rich, shade coffee landscapes where apparent survival is lower because of increased predation risk. Many of the trees used in the Yoro shade coffee farms belong to the Fabaceae family (e.g., *Inga* sp.) that are known to be preferred foraging sites for migratory insectivore songbirds on coffee farms (Bakermans et al. 2012, Narango et al. 2019). At the same time, Yoro shade coffee farms possess structural vegetation qualities that may increase predation risk by promoting use of these areas by diurnal raptors, such as the Ferruginous Pygmy Owl (*Glaucidium brasilianum*; Bailey and King 2019; personal observation). These notions of a trade-off between metrics of performance like body condition and predation avoidance are discussed in a study on Wood Thrush in Belize where the individuals with higher body condition were in food-poor habitat (McKinnon et al. 2015). In this scenario, the trade-off is that high-performing individuals settle in areas poorer in food resources if it means avoiding predation (Brown and Kotler 2004). Another interpretation arises from the observation that lower apparent survival could instead indicate higher emigration rather than lower true survival because emigration and mortality cannot be distinguished with the framework of non-spatial CJS models (Schaub and Royle 2014). Under this interpretation, shade coffee habitat has resources that sustain and increase body condition for Wilson's Warblers but apparent survival is lower in landscapes dominated by shade coffee because of high emigration. In this scenario, forested landscapes have lower emigration because they possess constant food resources, allowing individuals to remain there. The link between non-breeding site persistence and high food availability has been shown in other work on Northern Waterthrush in Puerto Rico (Smith et al. 2011). The consistency of resource availability of forest compared to shade coffee could also explain why individuals do not need to accrue more weight, as only individuals in unfavorable food conditions may need to be heavier as a hedge against food scarcity (Lima 1986). If emigration from shade coffee is higher, it could be local, i.e., individuals may be unavailable for resighting because of movement between daytime activity and roosting sites (McElaney 2019). It could also be regional, if individuals in shade coffee landscapes are more likely to adopt a transient or wandering space-use strategy (Brown and Sherry 2008, Bailey and King 2019), or it could involve long-distance intratropical movements (Knight et al. 2019). However, we did not find an effect of week number in our apparent survival models, which suggests that resighting probability remained relatively constant in relation to the progression of the non-breeding season.

Although we found that non-breeding survival was lower in shade coffee-dominated landscapes, other studies have found that annual survival estimates can indicate that coffee and forest are comparable for species performance (González et al. 2020,

González et al. 2021). The role of edge density as part of the composite landscape metrics is not clear to us. It may be the result of an inherent quality of the forest remnants of Yoro or it could indicate an unexplored interaction between landscape configuration and composition similar to the findings for arthropod abundance from a study in working landscapes in Europe (Martin et al. 2019). We were interested in evaluating the influence of edge on performance, as previous research in our study area found that the Wood Thrushes using coffee-forest edge had lower survival rates (Bailey and King 2019). However, because forest-dominated landscapes tended to also have high edge density (Fig. 2), both were included in the same principal component predictor variable and we could not evaluate the effects of edge quality separately.

Our study encompasses distinct private properties situated in a montane region of Honduras, necessitating significant logistical and resource efforts to achieve our research objectives. We encountered challenges in obtaining balanced sample sizes across different coffee management systems. Although our sampling sites were fewer in shade coffee compared to IOC sites, the posterior distributions for both models show the evidence supporting the body condition results in our Yoro dataset (see Fig. 3a-b). Furthermore, our modeling framework, which incorporates a landscape context model, demonstrates that variation in areas surrounding farms contributed to variations in body condition across sites. This framework complements our findings, as it considers predictors that are numerically continuous, thereby providing each site with its own distinctive characteristics beyond the categorical three farm management systems we examined.

Despite our study's aforementioned limitations, we have contributed to a growing body of research on the role of working landscapes on the ecology of migratory songbirds during the non-breeding period. The quality of agricultural habitats on migratory songbird performance has been mostly studied through the lens of shade coffee (as reviewed by Albert et al. 2020). Determining how shade coffee influences performance is not straightforward. In fact, findings are mixed with body condition and apparent survival being comparable between shade coffee and forest, or increasing, or decreasing with shade coffee farm cover (Bakermans et al. 2009, Chandler and King 2011, Colorado and Rodewald 2017, Bailey and King 2019, González et al. 2020, 2021). We know enough from these previous studies to recognize that shade coffee is a viable habitat but that forest still holds intrinsic value (González et al. 2021). Nevertheless, we still need to know how these habitat types support more species, in different regions and in the long-term to account for inherent species ecology, geographic variation, and human practices that shape landscapes, and annual variability, respectively (Faaborg et al. 2010). Additionally, studies in working landscapes are highly relevant for conservation.

Conservation of habitat in working landscapes may follow one of two strategies (Green et al. 2005): one that integrates production systems with native trees (land-sharing, e.g., shade coffee) or another that conserves forest patches within the landscape (land-sparing, e.g., IOC). Land-sparing and land-sharing are both viable strategies for the livelihoods of people as well as sustaining biodiversity, and avian research has been

conducted in both (Kremen and Merenlender 2018, Valente et al. 2022). In our study system, shade coffee farms may not be of optimal quality for apparent non-breeding survival, as we observed that most farms were shaded monocultures, *sensu* Moguel and Toledo (1999). However, there are management practices for shade coffee farms proposed to improve this production system for birds and biodiversity (as reviewed by González-Prieto 2018). In our study area, there are 19 farms implementing the small scale land-sparing strategy of IOC, encompassing ca. 70 hectares of coffee and 150 hectares of forest or early successional habitat, spared for conservation within these IOC farms. Management practices for IOC farms that promote apparent survival for migratory songbirds and other biodiversity have not yet been developed but some best practices have been recommended to support forest-dependent species richness (Ritterson et al. 2021b). For the conservation of migratory songbird species richness and diversity, researchers argue that balancing both land-sparing and land-sharing is advantageous (Valente et al. 2022). We further add that these two frameworks and the landscape context can help us understand what is needed in landscape level management to sustain avian performance metrics.

We have evaluated the landscape's influence on population and individual performance metrics. Previous research recommended the use of more than one performance metric to evaluate habitat quality with body condition, survival, and density suggested as metrics that may be informative (Johnson et al. 2006, González et al. 2021). We echo these recommendations, especially because we discovered how apparent non-breeding survival and body condition had different responses. We also recommend that studies consider the landscape context and first characterize the landscape of interest to help derive informative landscape metrics as predictors. In the Yoro working landscape, conserving forest for migratory bird performance should be a priority as these positively influence apparent non-breeding survival. Additionally, shade farms can provide valuable habitat for body condition, showing management potential to conserve migratory songbirds.

Author Contributions:

FRV, CMT, JL, DK originally formulated the idea and designed the field study; FRV, DA, DM conducted field work; KW developed protocol for landscape composition analysis; FRV, DA, DM, KW, CMT conducted landscape and avian statistical analyses and prepared code scripts for reproducibility and availability.

Acknowledgments:

We are extremely grateful to the coffee farmers of Yoro who allowed us to work in their properties. We thank our teammates and collaborators in Yoro and the Mesoamerican Development Institute who helped with logistics and general support. We thank Kristen Ruegg, Teia Schweizer and Christine Rayne for the support with the sexing of individuals at Colorado State University. Richard Chandler at University of Georgia and Jeffrey Ritterson at Mass Audubon for advice with the modeling of apparent survival. Macaulay Library at the Cornell Lab of Ornithology for providing media to conduct our avian surveys. Finally, we thank Emily Farrer,

Kristen Ruegg and Thomas Sherry and two anonymous reviewers that helped us greatly improve this manuscript. The following entities contributed funding or equipment to complete the research: James S. McDonnell Foundation, Ecology and Evolutionary Biology Department at Tulane University, Eastern Bird Banding Association, IdeaWild, and a collaborative award from the National Science Foundation, Growing Convergence Research Award (Grant Nos. 2120810, 2120767, and 2120948). All avian handling and research in Honduras was conducted under permits provided by the Institute of Forestry and Conservation under resolution of the Public Ministry number 137-2019 and feather export permits under certificate number TGU-7766 and TGU-12923. This study also counts with the approval of the Institutional Animal Care and Use Committee extended by Tulane University under protocol ID 156. All property (coffee farm) owners granted verbal authorization to work in the sites.

Data Availability:

We have uploaded data and scripts in the Open Science Framework website. The following link provides access to the repository and does not hide the author names: <https://osf.io/lcze5xl>.

LITERATURE CITED

- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262-271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x>
- Albert, S., J. D. Wolfe, J. Kellerman, T. Sherry, B. J. M. Stutchbury, N. J. Bayly, and A. Ruiz-Sánchez. 2020. Habitat ecology of Nearctic-Neotropical migratory landbirds on the nonbreeding grounds. *Ornithological Applications* 122:1-18. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa055>
- Ammon, E. M., and W. M. Gilbert. 2020. Wilson's Warbler (*Cardellina pusilla*). Version 1.0. In P. G. Rodewald, editor. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.wlswar.01>
- Arce, V. J. C., R. Raudales, R. Trubey, D. I. King, R. B. Chandler, and C. C. Chandler. 2009. Measuring and managing the environmental cost of coffee production in Latin America. *Conservation and Society* 7(2):141-144. <https://doi.org/10.4103/0972-4923.58645>
- Bailey, B. A., and D. I. King. 2019. Habitat selection and habitat quality for wintering wood thrushes in a coffee growing region in Honduras. *Global Ecology and Conservation* 20:e00728. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00728>
- Bakermans, M. H., A. D. Rodewald, A. C. Vitz, and C. Rengifo. 2012. Migratory bird use of shade coffee: the role of structural and floristic features. *Agroforestry Systems* 85:85-94. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9389-0>
- Bakermans, M. H., A. C. Vitz, A. D. Rodewald, and C. G. Rengifo. 2009. Migratory songbird use of shade coffee in the Venezuelan Andes with implications for conservation of cerulean warbler. *Biological Conservation* 142(11):2476-2483. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.018>

- Bennett, R. E., W. Leuenberger, B. B. Bosarreyes Leja, A. Sagone Cáceres, K. Johnson, and J. Larkin. 2018. Conservation of Neotropical migratory birds in tropical hardwood and oil palm plantations. *PLoS ONE* 13(12):e0210293. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210293>
- Bennett, R. E., A. D. Rodewald, and K. V. Rosenberg. 2019. Overlooked sexual segregation of habitats exposes female migratory landbirds to threats. *Biological Conservation* 240:108266. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108266>
- Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7(4):434-455. <https://doi.org/10.1080/10618600.1998.10474787>
- Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999-1014. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x>
- Brown, D. R., and T. W. Sherry. 2008. Alternative strategies of space use and response to resource change in a wintering migrant songbird. *Behavioral Ecology* 19(6):1314-1325. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn073>
- Buelow, C. A., R. Baker, A. E. Reside, and M. Sheaves. 2017. Spatial dynamics of coastal forest bird assemblages: the influence of landscape context, forest type, and structural connectivity. *Landscape Ecology* 32:547-561. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0461-z>
- Bulluck, L., E. Ames, N. Bayly, J. Reese, C. Viverette, J. Wright, A. Caguazango, and C. Tonra. 2019. Habitat-dependent occupancy and movement in a migrant songbird highlights the importance of mangroves and forested lagoons in Panama and Colombia. *Ecology and Evolution* 9:11064-11077. <https://doi.org/10.1002/ece3.5610>
- Bürkner, P.-C. 2017. brms: an R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software* 80(1):1-28. <https://www.jstatsoft.org/article/view/v080i01>
- Bürkner, P.-C. 2018. Advanced Bayesian multilevel modeling with the R package brms. *R Journal* 10:395-411. <https://doi.org/doi:10.32614/RJ-2018-017>
- Calvert, A. M., J. Woodcock, and J. D. McCracken. 2010. Contrasting seasonal survivorship of two migratory songbirds wintering in threatened mangrove forests. *Avian Conservation and Ecology* 5(1):2. <https://doi.org/10.5751/ACE-00377-050102>
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas, and L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117-126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- Catry, P., R. A. Phillips, and J. P. Croxall. 2005. Sexual segregation in birds: patterns, processes and implications for conservation. Pages 351-378 in K. Ruckstuhl and P. Neuhaus, editors. *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Chandler, R. B., and D. I. King. 2011. Habitat quality and habitat selection of golden-winged warblers in Costa Rica: an application of hierarchical models for open populations. *Journal of Applied Ecology* 48(4):1038-1047. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02001.x>
- Chandler, R. B., D. I. King, R. Raudales, R. Trubey, C. Chandler, and V. J. Arce Chávez. 2013. A small-scale land-sparing approach to conserving biological diversity in tropical agricultural landscapes. *Conservation Biology* 27(4):785-795. <https://doi.org/10.1111/cobi.12046>
- Chin, S., E. A. McKinnon, K. C. Fraser, J. Rotenberg, and B. J. M. Stutchbury. 2014. No sex bias in Wood Thrushes (*Hylocichla mustelina*) captured by using audio playback during the non-breeding season. *Wilson Journal of Ornithology* 126(3):599-605. <https://doi.org/10.1676/13-187.1>
- Colorado, G. J., and A. D. Rodewald. 2017. Patterns of change in body condition in wintering Neotropical-Nearctic migratory birds in shaded plantations in the Andes. *Agroforestry Systems* 91:1129-1137. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9989-9>
- Cooper, N. W., M. A. Thomas, and P. P. Marra. 2021. Vertical sexual habitat segregation in a wintering migratory songbird. *Ornithology* 138(1):ukaa080. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukaa080>
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51(3-4):429-438. <https://doi.org/10.2307/2334149>
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150:3-17. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00793.x>
- DeSante, D. F., J. F. Saracco, C. Romo de Vivar Alvarez, and S. Morales. 2009. MoSI (Monitoreo de sobrevivencia invern) manual. The Institute for Bird Populations, Petaluma, California, USA.
- Echeverri A., L. O. Frishkoff, J. P. Gomez, J. R. Zook, P. Juárez, R. Naidoo, K. M. A. Chan, and D. S. Karp. 2019. Precipitation and tree cover gradients structure avian alpha diversity in North-western Costa Rica. *Diversity and Distributions* 25(8):1222-1233. <https://doi.org/10.1111/ddi.12932>
- Evans, M., E. Gow, R. R. Roth, M. S. Johnson, and T. J. Underwood. 2020. Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), version 1.0. In A. F. Poole, editor. *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.woothr.01>
- Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, K. M. Dugger, S. A. Gauthreaux Jr., P. Heglund, K. A. Hobson, A. E. Jahn, D. H. Johnson, et al. 2010. Conserving migratory land birds in the New World: do we know enough? *Ecological Applications* 20(2):398-418. <https://doi.org/10.1890/09-0397.1>
- Froehlich, D. 2007. Ageing North American landbirds by molt limits and plumage criteria: a photographic companion to the identification guide to North American Birds, Part I. Slate Creek Press. Bolinas, California, USA. https://www.birdpop.org/docs/pubs/Froehlich_2009_Ageing_North_American_Landbirds_by_-_Molt_Limits_Photo_Guide.pdf
- Funk, C. C., P. J. Peterson, M. F. Landsfeld, D. H. Pedreros, J. P. Verdin, J. D. Rowland, B. E. Romero, G. J. Husak, J. C.

- Michaelsen, and A. P. Verdin. 2014. A quasi-global precipitation time series for drought monitoring. U. S. Geological Survey Data Series 832. <https://doi.org/10.3133/ds832>
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206 (3-4):431-438. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.03.040>
- González, A. M., N. J. Bayly, S. Wilson, and K. A. Hobson. 2021. Shade coffee or native forest? Indicators of winter habitat quality for a long-distance migratory bird in the Colombian Andes. *Ecological Indicators* 131:108115. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108115>
- González, A. M., S. Wilson, N. J. Bayly, and K. A. Hobson. 2020. Contrasting the suitability of shade coffee agriculture and native forest as overwinter habitat for Canada Warbler (*Cardellina canadensis*) in the Colombian Andes. *Condor* 122(2):duaa011. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa011>
- González-Prieto, A. 2018. Conservation of Nearctic Neotropical migrants: the coffee connection revisited. *Avian Conservation and Ecology* 13(1):19. <https://doi.org/10.5751/ACE-01223-130119>
- Green, R. E., S. J. Cornell, J. P. W. Scharlemann, and A. Balmford. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307 (5709):550-555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>
- Hesselbarth, M. H. K., M. Sciaini, K. A. With, K. Wiegand, and J. Nowosad. 2019. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42:1648-1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24(6):417-441. <https://doi.org/10.1037/h0071325>
- Jirinec, V., B. R. Campos, and M. D. Johnson. 2011. Roosting behaviour of a migratory songbird on Jamaican coffee farms: landscape composition may affect delivery of an ecosystem service. *Bird Conservation International* 21(3):353-361. <https://doi.org/10.1017/S0959270910000614>
- Johnson, M. D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *Condor* 109(3):489-504. <https://doi.org/10.1650/8347.1>
- Johnson, M. D., T. W. Sherry, R. T. Holmes, and P. P. Marra. 2006. Assessing habitat quality for a migratory songbird wintering in natural and agricultural habitats. *Conservation Biology* 20 (5):1433-1444. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00490.x>
- Kellner, K. 2018. jagsUI: a wrapper around “rjags” to streamline “JAGS” analyses. <https://cran.r-project.org/web/packages/jagsUI/jagsUI.pdf>
- Kéry, M., and M. Schaub. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS. Elsevier, Waltham, Massachusetts, USA.
- Knight, S. M., E. A. Gow, D. W. Bradley, R. G. Clark, M. Bélisle, L. L. Berzins, T. Blake, E. S. Bridge, L. Burke, R. D. Dawson, et al. 2019. Nonbreeding season movements of a migratory songbird are related to declines in resource availability. *Auk* 136(3):ukz028. <https://doi.org/10.1093/auk/ukz028>
- Komar, O. 2006. Ecology and conservation of birds in coffee plantations: a critical review. *Bird Conservation International* 16 (1):1-23.
- Kremen, C., and A. M. Merenlender. 2018. Landscapes that work for biodiversity and people. *Science* 362(6412):eaau6020. <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>
- Kresnik, R. J., and B. J. M. Stutchbury. 2014. Space-use strategies of wintering Ovenbirds in Belize: causes and consequences. *Journal of Field Ornithology* 85(3):274-288. <https://doi.org/10.1111/jofo.12067>
- Labocha, M. K., and J. P. Hayes. 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology* 153:1-22. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0706-1>
- La Sorte, F. A., D. Fink, P. J. Blancher, A. D. Rodewald, V. Ruiz-Gutierrez, K. V. Rosenberg, W. M. Hochachka, P. H. Verburg, and S. Kelling. 2017. Global change and the distributional dynamics of migratory bird populations wintering in Central America. *Global Change Biology* 23(12):5284-5296. <https://doi.org/10.1111/gcb.13794>
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1):67-118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67 (2):377-385. <https://doi.org/10.2307/1938580>
- Lynch, J. F., E. S. Morton, and M. E. Van der Voort. 1985. Habitat segregation between the sexes of wintering Hooded Warblers (*Wilsonia citrina*). *Auk* 102(4):714-721. <https://doi.org/10.1093/auk/102.4.714>
- Marra, P. P., E. B. Cohen, S. R. Loss, J. E. Rutter, and C. M. Tonra. 2015. A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology Letters* 11:20150552. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0552>
- Martin, E. A., M. Dainese, Y. Clough, A. Baldi, R. Bommarco, V. Gagic, M. P. D. Garratt, A. Holzschuh, D. Kleijn, A. Kóvacs-Hostyánszki, et al. 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters* 22(7):1083-1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- McElaney, S. 2019. Contrasting non-breeding ecology of Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) in Andean forest and shade-grown coffee plantations. Thesis. The University of Western Ontario, London, Ontario, Canada.
- McKinnon, E. A., J. A. Rotenberg, and B. J. M. Stutchbury. 2015. Seasonal change in tropical habitat quality and body condition for a declining migratory songbird. *Oecologia* 179:363-375. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3343-1>
- Moguel, P., and V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13 (1):11-21. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x>
- Morton, E. S., J. F. Lynch, K. Young, P. Mehlhop. 1987. Do male Hooded Warblers exclude females from nonbreeding territories in Tropical forest? *Auk* 104(1):133-135. <https://www.jstor.org/stable/4087245>
- Murillo, D. A., D. A. Alvarado, F. Vásquez, C. Taylor, and D. King. 2023. Dosel abierto integrado (DAI) en cultivos de café *Coffea arabica* como herramienta de conservación de aves

- migratorias Neártico-Neotropicales y aves residentes en Yoro, Honduras. *Ornitología Neotropical* 34(2):98-106. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v34i2.1067>
- Narango, D. L., D. W. Tallamy, K. J. Snyder, and R. A. Rice. 2019. Canopy tree preference by insectivorous birds in shade-coffee farms: implications for migratory bird conservation. *Biotropica* 51(3):387-398. <https://doi.org/10.1111/btp.12642>
- Oksanen, J., G. Simpson, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. B. O'Hara, P. Solymos, M. H. Stevens, E. Szoecs, et al. 2018. vegan: community ecology package. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pacheco-Muñoz, R., A. Ceja-Madrigal, E. Pérez-Negrón, A. K. Ortiz-Asbun, and J. E. Schondube. 2022. Wintering town: individual quality of migratory warblers using green urban areas in a Neotropical city. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:779507. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.779507>
- Partners in Flight. 2021. Avian conservation assessment database. <https://pif.birdconservancy.org/avian-conservation-assessment-database/>
- Pebesma, E. 2018. Simple features for R: standardized support for spatial vector data. *R Journal* 10(1):439-446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Peig, J., and A. J. Green. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118(12):1883-1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Pendrill, F., U. M. Persson, J. Godar, and T. Kastner. 2019. Deforestation displaced: trade in forest-risk commodities and the prospects for a global forest transition. *Environmental Research Letters* 14:055003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab0d41>
- Perez Cabral, J., D. Faria, and J. C. Morante-Filho. 2021. Landscape composition is more important than local characteristics for bird assemblages in cocoa agroforest systems. *Forest Ecology and Management* 481:118704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118704>
- Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Pages 1-10 in *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing*. Vienna, Austria.
- Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Point Reyes Station, California, USA.
- R Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of Principal Component Analysis in applied research. *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A* 26(4):329-358. <https://www.jstor.org/stable/25049339>
- Rappole, J. H., and M. V. McDonald. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *Auk* 111(3):652-660. <https://www.jstor.org/stable/4088468>
- Rappole, J. H., M. A. Ramos, and K. Winker. 1989. Wintering Wood Thrush movements and mortality in southern Veracruz. *Auk* 106(3):402-410. <https://www.jstor.org/stable/4087859>
- Ritterson, J. D., D. I. King, and R. B. Chandler. 2021a. Habitat-specific survival of golden-winged warblers *Vermivora chrysoptera* during the non-breeding season in an agricultural landscape. *Journal of Avian Biology* 52(3). <https://doi.org/10.1111/jav.02442>
- Ritterson, J. D., D. I. King, R. Raudales, R. Trubey, and R. B. Chandler. 2021b. Generating best management practices for avian conservation with a land-sparing agricultural system. *Agroforestry Systems* 95:395-405. <https://doi.org/10.1007/s10457-020-00582-7>
- Robertson, B. A., and R. L. Hutto. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87(5):1075-1085. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1075:AFFUET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:AFFUET]2.0.CO;2)
- Rockwell, S. M., J. M. Wunderle Jr., T. S. Sillett, C. I. Bocetti, D. N. Ewert, D. Currie, J. D. White, and P. P. Marra. 2017. Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia* 183:715-726. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3788-x>
- Rodenhouse, N. L., T. W. Sherry, and R. T. Holmes. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78(7):2025-2042. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2025:SDROPS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2025:SDROPS]2.0.CO;2)
- Rosenberg, K. V., A. M. Dokter, P. J. Blancher, J. R. Sauer, A. C. Smith, P. A. Smith, J. C. Stanton, A. Panjabi, L. Helft, M. Parr, and P. P. Marra. 2019. Decline of the North American avifauna. *Science* 366(6461):120-124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>
- Ruiz-Gutierrez, V., W. L. Kendall, J. F. Saracco, and G. C. White. 2016. Overwintering strategies of migratory birds: a novel approach for estimating seasonal movement patterns of residents and transients. *Journal of Applied Ecology* 53(4):1035-1045. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12655>
- Ruiz-Sánchez, A., K. Renton, R. Rueda-Hernández. 2017. Winter habitat disturbance influences density and territory size of a Neotropical migratory warbler. *Journal of Ornithology* 158:63-73. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1368-9>
- Sánchez-Clavijo, L. M., N. J. Bayly, P. F. Quintana-Ascencio. 2019. Habitat selection in transformed landscapes and the role of forest remnants and shade coffee in the conservation of resident birds. *Journal of Animal Ecology* 89(2):553-564. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13108>
- Saracco, J. F., D. F. DeSante, P. Pyle, S. Morales, J. L. Alcántara, and C. Romo de Vivar Alvarez. 2008. Assessing winter habitat quality for migratory landbirds: a report on five winters (2002-03 through 2006-07) of the Monitoreo de Sobrevida Invernal (MoSI) program. https://www.birdpop.org/docs/pubs/Saracco_et_al_2008_Assessing_Winter_Habitat_Quality_for_Migratory_Landbirds.pdf
- Schaub, M., and J. A. Royle. 2014. Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1316-1326. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12134>

- Schlaepfer, M. A., M. C. Runge, and P. W. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* 17(10):474-480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)
- Sherry, T. W., M. D. Johnson, K. A. Williams, J. D. Kaban, C. K. McAvoy, A. M. Hallauer, S. Rainey, and S. Xu. 2016. Dietary opportunism, resource partitioning, and consumption of coffee berry borers by five species of migratory wood warblers (Parulidae) wintering in Jamaican shade coffee plantations. *Journal of Field Ornithology* 87(3):273-292. <https://doi.org/10.1111/jof.12160>
- Smith, J. A., L. R. Reitsma, and P. P. Marra. 2010. Moisture as a determinant of habitat quality for a nonbreeding Neotropical migratory songbird. *Ecology* 91:2874-2882. <https://doi.org/10.1890/09-2212.1>
- Smith, J. A., L. R. Reitsma, and P. P. Marra. 2011. Influence of moisture and food supply on the movement dynamics of a nonbreeding migratory bird (*Parkesia noveboracensis*) in a seasonal landscape. *Auk* 128:43-52. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10240>
- Strong, A. M., and T. W. Sherry. 2000. Habitat-specific effects of food abundance on the condition of ovenbirds wintering in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 69:883-895. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00447.x>
- Studds, C. E., and P. P. Marra. 2007. Linking fluctuations in rainfall to nonbreeding season performance in a long-distance migratory bird, *Setophaga ruticilla*. *Climate Research* 35:115-122. <https://doi.org/10.3354/cr00718>
- Taylor, C. M., and B. J. M. Stutchbury. 2016. Effects of breeding versus winter habitat loss and fragmentation on the population dynamics of a migratory songbird. *Ecological Applications* 26:424-437. <https://doi.org/10.1890/14-1410>
- Townsend, J. M., C. C. Rimmer, K. P. McFarland, J. E. Goetz. 2012. Site-specific variation in food resources, sex ratios, and body condition of an overwintering migrant songbird. *Auk* 129 (4):683-690. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.12043>
- Valente, J. J., R. E. Bennett, C. Gómez, N. J. Bayly, R. A. Rice, P. P. Marra, T. B. Ryder, and T. S. Sillett. 2022. Land-sparing and land-sharing provide complementary benefits for conserving avian biodiversity in coffee-growing landscapes. *Biological Conservation* 270:109568. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109568>
- Wunderle, J. M., Jr., and W. J. Arendt. 2017. The plight of migrant birds wintering in the Caribbean: rainfall effects in the annual cycle. *Forests* 8(4):115. <https://doi.org/10.3390/f8040115>
- Wunderle, J. M., P. K. Lebow, J. D. White, D. Currie, and D. N. Ewert. 2014. Sex and age differences in site fidelity, food resource tracking, and body condition of wintering Kirtland's Warblers (*Setophaga kirtlandii*) in The Bahamas. *Ornithological Monographs* 80:1-62. <https://doi.org/10.1642/aoum.80-1>
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, and G. M. Smith. 2007. *Analysing ecological data*. Springer Science, New York, New York, USA.



Appendix 1: Detailed Field Methods

Appendix 1a. Mist netting operations during the 2018 – 2019/2019 – 2020 November to March overwintering seasons.

During the first field season (November 2018 – March 2019; season one) we worked in 15 of the 18 study sites. We used mist-nets to capture individuals of the two study species. In each site, we operated 6 to 13 mist nets (dimensions: 12 or 6 meter length by 2.6 meters height) placed opportunistically in areas within the study site where bird captures would be most likely or where terrain was stable (i.e., safe slopes) for operation. Sites were visited from 3 to 6 times each. Mist nets were operated from 0600 – 1400 hours. From approximately 0600 to 1000, nets were operated passively and after 1000 hours, playback tracks were used to increase the probability of capturing migratory birds. Playback type was alternated per visit with one track composed of songs and calls of nine migratory birds expected in the area, including the Wood Thrush and Wilson’s Warbler. The other track used was composed of owl-mobbing calls, prepared by researchers at Cornell University (Kenneth Rosenberg, Mathew Young and Ruth Bennett, 2015; (see (Bennett et al. 2018))).

During the second field season (November 2019 – March 2020; season two), nine sites were visited, two to nine times each. Three sites were new to the study and six were also used in season one. Working hours in the second season were from approximately 0600 – 1200 when bird activity was highest to optimize capture rates and resights. To increase our captures of the study species during season two, we used a targeted mist-netting approach by searching for individuals of the species in each site, setting up mist nets and using conspecific songs and alarm call playback to lure captures. Recordings were obtained from the Macaulay Library at Cornell Lab of Ornithology (Appendix 1b).

Appendix 1b. Track list from Macaulay Library at Cornell Lab of Ornithology used during the mist-netting sessions to lure migratory songbird captures. Below, species scientific name and the Macaulay Library media numbers used. Tracks were edited and prepared in the program Audacity ®. <https://www.audacityteam.org/copyright/>

Dumetella carolinensis (ML53296, ML52881, ML70881)

Setophaga magnolia (ML10695, ML106958, ML144909)

Mniotilta varia (ML89554, ML102236, ML10512)

Empidonax flaviventris (ML102266, ML7616)

Setophaga citrina (M:10906, ML106926)

Cardellina pusilla (ML44608, ML80305, ML105937, ML56817, ML77043)

Catharus swainsonii (ML53303, ML84225, ML89425)

Hylocichla mustelina (ML71879, ML69264, ML66089, ML26240, ML41325, ML66090)

Seiurus aurocapilla (ML167876, ML10606, ML186894)

Appendix 1c. Avian resighting protocol

After catching and color banding individuals of Wilson's Warblers and Wood Thrushes we conducted resighting surveys adapted from Ritterson et al. (2021). We began with a survey at the location of capture or last resighting and conducted 15 minutes of observation subdivided into five minutes of passive observation and five minutes each of playback with songs and calls of the Wilson's Warbler and Wood Thrush, respectively. During the playback, we attempted to re-sight individuals and if observed, we considered the survey completed until the next visit, aiming to complete weekly visits per site depending on logistics constraints. If the individual(s) were not observed during the first attempt, we selected a random direction between 0°, 120° or 240° and walked 50 meters in the selected direction. At this new point, we conducted another resighting survey and if the individual(s) were not resighted, a third and final location was selected following the same guidelines as the second location. After conducting all resighting surveys in a visit, if there were undetected individual(s), we conducted an area search of the site for approximately 30 minutes. When there were multiple individuals caught in close-by locations (e.g. ~10 meters), resighting surveys were started at an estimated point in the center of all of these locations, to avoid deploying multiple efforts in the same areas that multiple individuals use.

References

- Bennett RE, Leuenberger W, Bosarreyes Leja BB, et al (2018) Conservation of Neotropical migratory birds in tropical hardwood and oil palm plantations. PLoS ONE 13:1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210293>
- Ritterson JD, King DI, Chandler RB (2021) Habitat-specific survival of golden-winged warblers *Vermivora chrysoptera* during the non-breeding season in an agricultural landscape. Journal of Avian Biology 1–9. <https://doi.org/10.1111/jav.02442>

Appendix 2: Methods of segmentation analysis for cover class assignment within local landscapes of Yoro study sites during 2018 – 2019/2019–2020.

Google Earth images were obtained for each study site to encompass an extent of 19.6 ha centered around the survey sites from the year 2020 which was the concluding year of our study (Google Inc. 2022). These images were classified using a process of segmentation based on the Simple Linear Iterative Clustering (SLIC) and Affinity Propagation (AP) algorithm which groups superpixels based on similarities in color and proximity (Zhou 2013). We conducted the segmentation process for 18 study site images (.tif format) within the R environment with packages ‘SuperpixelImageSegmentation’, ‘nmcMetIO’, ‘sp’, ‘raster’ and ‘OpenImageR’ (Pebesma and Bivand 2005; Bivand et al. 2013; R Core Team 2018; Mouselimis 2019; Hijmans 2021; Dai 2022). Segmented images were projected to the Coordinate Reference System used in the region, UTM 16 N, and subsequently transformed to vector files (.gpkg). These vectorized files were processed to extract a circular, local landscape and to assign the following land cover classes (see table 2a below): sun coffee, shade coffee, forest, advanced second growth forest, early successional cover type, pastureland/cropland and other. We assigned the land cover classes and revised the lines within the landscape’s polygons, if these were crossing over to an erroneous class assignment, in QGIS 3.14 (QGIS Development Team 2018). We determined a manual assignment process was adequate to best represent the different cover classes of the study area, in particular we were interested in determining the difference between forest and heavily shaded coffee. We based our classification on our field experience from the sites, the satellite image and georeferenced photographs we took at random points within the farm’s extent which captured different types of cover classes.

References

- Bivand R, Pebesma E, Gomez-Rubio V (2013) Applied spatial data analysis with R. Springer, New York, USA
- Dai K (2022) nmcMetIO: Meteorological Data IO in NMC
- Google Inc. (2022) Google Earth
- Hijmans RJ (2021) raster: Geographic analysis and modeling with raster data
- Mouselimis L (2019) SuperpixelImageSegmentation: Superpixel Image Segmentation
- Pebesma E, Bivand R (2005) Classes and methods for spatial data in R. R News 5:
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing

Table 2a. Cover classes of 18 local landscapes in the Yoro coffee producing region 2018 – 2020. Cover classes were grouped into composite classes based on the species ecology and were subsequently used in a PCA alongside edge density to characterize the local landscapes.

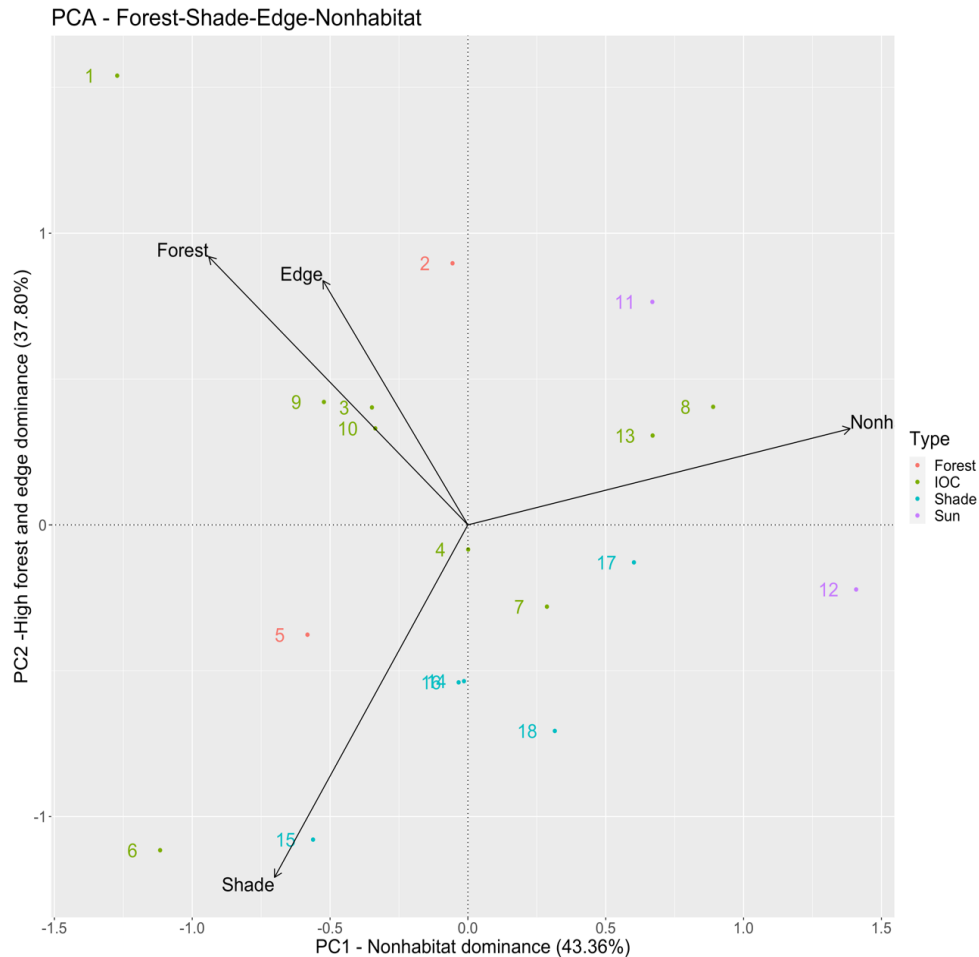
Composite Class	Cover Class	Description
Open habitats	Sun coffee	Coffee farm exposed to the sun. No shade trees present to scant banana plants/single trees present. Coffee plants are either small, recently planted but forming visible rows or bushes in clear rows in satellite image.
	Early successional cover type	Lands that are recovering from agriculture, open, with shrubby vegetation cover which can be thorny. Sites with sapling growth, dense areas. If trees are present, these are not well developed (crowns are not well delineated as seen in satellite images). This site can also be known as fallow lands.
	Pastureland/cropland	Pasturelands or other crop cultivated lands that are open (i.e. corn, beans, etc.). Dirt roads are also included in this class.
	Other	Houses or other covers that are not natural.
Shade coffee	Shade coffee	Coffee farm with shade trees covering the plantation or with variable shade cover, trees have sizable crowns. In satellite images this cover is hard to tell apart without site knowledge, although at times coffee plants (dark equidistant dots) can be seen forming rows between canopy gaps.
Forest	Forest	Broad-leaf forest characterized in images by deep green color and dense-looking, large tree crowns that can be observed in satellite images.
	Advanced second growth forest	Broad-leaf forest that has trees that can be delineated but their crowns are not as large as those in the forest class, these sites have presence of tree ferns, vines, and palms as elements of a forest advancing towards maturity or old-growth.

Appendix 3: Principal Component Analysis with landscape composition and configuration metrics: shade coffee farm cover, forest cover, nonhabitat or open habitats (pastureland/cropland, sun coffee, other, early successional cover type) and edge density. Cover was quantified in hectares and edge density in m²/ha.

PCA results table

Scores	PC1	PC2	PC3
Forest cover	-1.43	1.50	-1.33
Shade coffee farm cover	-1.07	-1.97	0.76
Open habitat/Nonhabitat cover	2.11	0.54	0.40
Edge density	-0.80	1.36	2.40
Eigenvalues	1.73	1.51	0.75

Figure 3a *Biplot with distribution of sites in relation to first two principal components. Maps of each site (identified by number in the plot) can be found in Figure 2.*



Appendix 4:

Model estimates of the influence of mist net cover type within IOC farms on body condition. Posterior mean (standard deviation) and 95% level credible intervals are presented.

Species	Sample Size	Model Specification	Model Parameters	Mean (SD)	Lower CrI;Upper CrI
Wilson's Warbler	69	BCI ~ IOC-Shade + IOC-Sun + IOC-Forest + Season	Intercept	7.30(0.26)	6.79;7.81
			IOC-Shade	-0.04 (0.18)	-0.40;0.31
			IOC-Sun	0.15 (0.20)	-0.25;0.55
			Season	-0.33 (0.16)	-0.64;0.02
		BCI ~IOC-Coffee + IOC-Forest + Season	Intercept	7.32 (0.26)	6.81;7.82
			IOC-Forest Season	-0.03 (0.16) -0.31 (0.16)	-0.35;0.28 -0.62;-0.01
Wood Thrush	47	BCI ~ IOC-Shade + IOC-Sun + IOC-Forest + Season	Intercept	51.88 (2.05)	47.84;55.93
			IOC-Shade	-2.07 (1.54)	-5.10;0.96
			IOC-Sun	-2.79 (3.19)	-9.09;3.49
			Season	-1.29 (1.28)	-3.80;1.23
		BCI ~IOC-Coffee + IOC-Forest + Season	Intercept	49.74 (2.34)	45.07;54.27
			IOC-Forest Season	2.19 (1.43) -1.32 (1.26)	-0.62;5.04 -3.78;1.19

Model estimates of influence of site based and landscape context variables on age and sex proportion, and body condition. Posterior mean (standard deviation) and 95% level credible intervals reported.

Species	Metric	Sample Size	Model Phase	Model Specification	Model Parameters	Mean (SD)	Lower CrI;Upper CrI
Wilson's Warbler	Age proportion	80	Site context	Age proportion ~ Farm system + Season + Elevation	Intercept	1.15 (0.39)	0.40;1.94
					Shade coffee farm	0.18 (0.56)	-0.92;1.29
					Sun coffee farm	0.73 (0.80)	-0.80;2.37
					Season 2	-0.70 (0.46)	-1.60;0.20
		88	Landscape context	Age proportion ~ PC1 increasing pen habitats + PC2 increasing forest and edge + Season + Elevation	Elevation	0.06 (0.29)	-0.52;0.62
					Intercept	1.14 (0.32)	0.51;1.78
					Increasing open habitats	-0.23 (0.38)	-0.97;0.51
					Increasing forest/edge density	-0.10 (0.33)	-0.76;0.54
					Season 2	-0.71 (0.47)	-1.64;0.23

Wood Thrush	Sex proportion	93	Site context	Sex proportion ~ Farm system + Season + Elevation	Elevation	0.07 (0.31)	-0.56;0.66
					Intercept	1.56 (0.42)	0.77;2.40
					Shade coffee farm	-0.20(0.54)	-1.26;0.88
					Sun coffee farm	0.51 (0.84)	-1.09;2.18
					Season 2	-0.07 (0.49)	-1.03;0.89
	Age proportion	99	Landscape context	Sex proportion ~ PC1 increasing open habitats + PC2 increasing forest/edge density + Elevation	Elevation	0.32 (0.30)	-0.26;0.93
					Intercept	1.53 (0.35)	0.88;2.24
					Increasing open habitats	0.07 (0.42)	-0.74;0.88
					Increasing forest/edge density	0.06 (0.34)	-0.59;0.74
					Season 2	-0.03 (0.51)	-1.03;0.97
	Age proportion	56	Site context	Age proportion ~ Farm system + Season + Elevation	Elevation	0.37 (0.32)	-0.27;0.97
					Intercept	0.17 (0.44)	-0.70;1.04
					Shade coffee	0.55 (0.63)	-0.67;1.82
					Season 2	1.16 (0.57)	0.05;2.30
					Elevation	-0.68 (0.38)	-1.47;0.03
		57	Landscape context	Age proportion ~ PC1 increasing open habitats + PC2 increasing	Intercept	0.41 (0.46)	-0.47;1.32

			forest/edge density + Elevation + Season			
				Increasing open habitats	0.67 (0.55)	-0.39;1.77
				Increasing forest/edge density	-0.33 (0.44)	-1.20;0.51
				Elevation	-0.75 (0.39)	-1.56;-0.02
				Season 2	1.33 (0.57)	0.23;2.47
				Intercept	2.21 (0.60)	1.10;3.47
				Shade coffee farm	0.27 (0.61)	-0.93;1.49
				Elevation	-0.61 (0.38)	-1.38;0.12
				Season two	-1.82 (0.64)	-3.12;-0.61
				Intercept	2.26 (0.62)	1.13;3.52
				Increasing open habitats	-0.14 (0.52)	-1.18;0.88
				Increasing forest/edge density	-0.20 (0.44)	-1.07;0.66
				Elevation	-0.64 (0.37)	-1.40;0.07
				Season two	-1.84 (0.63)	-3.12;-0.65
				Intercept	1.63 (1.63)	-1.61;4.83
Sex proportion	70	Site context	Sex proportion ~ Farm system + Elevation + Season			
	71	Landscape context	Sex proportion ~ PC1 increasing open habitats + PC2 increasing forest/edge density + Elevation + Season			
Body condition index	76	Site context	BCI ~ Farm system + Elevation + Season + Ordinal date + Ordinal date ²			

77	Landscape context	BCI ~ PC1 increasing open habitats + PC2 increasing forest/edge density + Elevation + Season + Ordinal date + Ordinal date ²	Shade coffee	-0.002 (0.99)	-1.94;1.95
			Elevation	-0.03 (0.98)	-1.94;1.88
			Season two	-0.01 (0.99)	-1.96;1.94
			Ordinal date	0.02 (0.98)	-1.92;1.93
			Ordinal date ²	0.02 (0.98)	-1.91;1.94
			Intercept	1.64 (1.60)	-1.48;4.75
			Increasing open habitats	0.002 (1.00)	-1.94;1.98
			Increasing forest/edge density	0.02 (0.99)	-1.94;1.97
			Elevation	-0.02 (0.98)	-1.94;1.88
			Season two	-0.003 (0.99)	-1.97;1.93
			Ordinal date	0.02 (0.97)	-1.90;1.90
			Ordinal date ²	0.03 (0.97)	-1.88;1.94

Site context model estimates of overwintering apparent survival and resighting probability for Wilson's Warbler (N = 48). ϕ = apparent survival; p = resighting probability. Posterior mean (standard deviation) and 95% level credible intervals reported.

Parameters	Mean (SD)	Lower CrI;Upper CrI
Mean ϕ IOC	0.973 (0.013)	0.944;0.993
Mean ϕ Shade coffee	0.944 (0.04)	0.834;0.993
Mean p IOC	0.563 (0.13)	0.310;0.791
Mean p Shade coffee	0.698 (0.13)	0.617;0.903
Elevation	0.474 (0.69)	-0.81;1.86
Week number	0.04 (0.04)	-0.05;0.13

Appendix 5: Spanish version of the manuscript. Extended version includes most online resources in spanish. Whereas the English version will refer to Appendix where content has been uploaded as an Online Resource.

RESUMEN

Durante el período no-reproductivo, las aves canoras migratorias que utilizan hábitats dentro de paisajes productivos pueden ver su desempeño afectado por las condiciones inmediatas del sitio y las del paisaje circundante. Se evaluó si la condición corporal y la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo del Chipe Corona Negra (*Cardellina pusilla*) y la condición corporal del Zorzalito Pecho Manchado (*Hylocichla mustelina*) se vieron influidas por el contexto del sitio y del paisaje durante dos temporadas en una región productora de café en Honduras. Los modelos de contexto de sitio incluyeron el predictor del sistema de manejo de la finca cafetalera (i.e. finca de café bajo sombra, finca de café de sistema compartido, finca de café bajo sol). Para el contexto del paisaje derivamos medidas, dentro de un radio de 250 m alrededor de los sitios de estudio dentro de las fincas de café, que resultaron en dos variables compuestas. La primera, representó paisajes con hábitats más abiertos como el café bajo sol, sucesiones tempranas y pastizales/cultivos y con menos cobertura de café bajo sombra, y la segunda, representó paisajes con bosques secundarios y maduros con alta densidad de borde en relación con el café bajo sombra. A escala de sitio, los individuos de *C. pusilla* en las fincas de café bajo sombra presentaron condición corporal más alta que los que ocuparon fincas de café de sistema compartido. A escala de paisaje, encontramos efectos opuestos en los cuales la condición corporal de *C. pusilla* fue menor, pero la supervivencia aparente fue mayor en paisajes dominados por bosques con alta densidad de borde. En el caso de *H. mustelina*, no encontramos evidencias de que el contexto del sitio o del paisaje influyera en la condición corporal, y los datos fueron insuficientes para examinar la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo. Resaltamos la necesidad de considerar el contexto del paisaje en relación con el desempeño de las aves canoras durante el período no-reproductivo, concluyendo que en los paisajes cafetaleros, el café bajo sombra y el bosque pueden beneficiar el desempeño.

Palabras clave: *Cardellina pusilla*, condición corporal, *Hylocichla mustelina*, Honduras, supervivencia aparente

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de aves canoras migratorias Neártico-Neotropicales están disminuyendo por razones que siguen sin estar claras para la mayoría de las especies, pero que podrían atribuirse a la pérdida de hábitat o al cambio climático en cualquier fase del ciclo anual: reproducción, migración o no-reproducción (Rosenberg et al. 2019). Esto hace necesario el estudio de las aves migratorias a lo largo de todo el ciclo anual. Sin embargo, ha habido un sesgo histórico hacia el estudio de la fase de reproducción, en comparación con las fases de migración o no-reproducción, incluso cuando esta última se ha identificado como una fase

crítica para algunas especies de aves canoras migratorias debido a la fragmentación y pérdida de bosques que podría estar impulsando la disminución de la población (Rappole y McDonald 1994; Marra et al. 2015; Taylor y Stutchbury 2016; La Sorte et al. 2017). Este sesgo dificulta la comprensión de la ecología de las aves migratorias que se necesita para desarrollar estrategias de conservación (Marra et al. 2015).

En la región Neotropical, la pérdida de hábitats (normalmente bosques) se relaciona con la agricultura, incluyendo la ganadería, el aceite de palma, la soja, los cereales y los cultivos comerciales, incluido el café (Aide et al. 2013, Pendrill et al. 2019, Albert et al. 2020). En Honduras, donde se condujo este estudio, una de las causas primarias de pérdida de hábitats es la conversión de bosques a cafetales, a menudo a un sistema de monocultivo (es decir, café bajo sol). De 2005 a 2017, la producción de café aumentó el riesgo a la deforestación estimándose a 9,636 ha/año (Pendrill et al. 2019). En Centroamérica se utilizan dos sistemas principales de producción de café: café bajo sol y café bajo sombra. Las fincas de café bajo sol son efectivamente monocultivos con una estructura vegetal muy simple, por lo que no son un hábitat óptimo para muchas aves canoras migratorias que requieren condiciones similares a las del bosque (Wunderle y Arendt 2017). En cambio muchas aves canoras migratorias utilizan los cafetales bajo sombra (Komar 2006, Sherry et al. 2016). Los estudios que han evaluado la calidad de las fincas de café bajo sombra han encontrado resultados mixtos que varían según la especie y la región (Johnson et al. 2006 Bakermans et al. 2009; Colorado y Rodewald 2017; Bailey y King 2019; González et al. 2020, 2021). En nuestra región de estudio, se está llevando a cabo un esfuerzo para conservar el bosque bajo otro sistema compartido de producción de café denominado Dosel Abierto Integrado™ (DAI), mediante el cual los caficultores destinan una parte de su propiedad para la conservación del bosque o para permitir que los bosques se regeneren naturalmente (es decir, bosque de sucesión temprana), mientras que la parcela de café adyacente al área natural se maneja ya sea como un monocultivo de sol o un policultivo/monocultivo de sombra (Arce et al. 2009; Chandler et al. 2013). Las fincas DAI, como sistemas compartidos (i.e. land-sparing en inglés), sustentan especies dependientes del bosque que son escasas o están ausentes en las fincas de café bajo sombra (Chandler et al. 2013, Murillo et al. 2023).

Los estudios que han evaluado la calidad del café bajo sombra o DAI para las respuestas a nivel individual y poblacional de las aves, se han centrado principalmente en los predictores a nivel de sitio y no a nivel de paisaje (Bailey y King 2019; González et al. 2021). Los predictores a nivel de paisaje se han utilizado con éxito para evaluar respuestas a nivel de comunidad (por ejemplo, riqueza de especies) y respuestas a nivel de población (por ejemplo, abundancia). Por ejemplo, en un paisaje productivo de Guatemala, la riqueza de especies de aves canoras migratorias aumentó mientras que la abundancia disminuyó con la cobertura forestal en paisajes de 1 km de radio (Bennett et al. 2018). En paisajes productivos de Brasil, la abundancia de especies de aves dependientes del bosque, y la abundancia y riqueza de especies frugívoras incrementaron con la cobertura forestal en paisajes de 300 y 600 m de radio (Pérez Cabral et al. 2021). En Costa Rica, un estudio reportó que la riqueza de especies residentes en un paisaje productivo fue alta en valores intermedios de porcentaje de cobertura arbórea a escalas locales (50 m de radio), mientras que a escala de paisaje (600 m de radio) el

patrón se invirtió (Echeverri et al. 2019). En México, las medidas de configuración del paisaje, como la densidad de los bordes del bosque, influyeron positivamente en la diversidad de aves especialistas del bosque (Carrara et al. 2015). Menos estudios se han centrado en las medidas de desempeño a nivel individual que reflejan la calidad del hábitat de las aves canoras migratorias.

El desempeño individual se mide de distintas maneras. Varios estudios usan índices de condición corporal en aves migratorias para determinar la calidad del hábitat (Johnson et al. 2006, Ruiz-Sánchez et al. 2017, González et al. 2020, Pacheco-Muñoz et al. 2022). Los índices de condición corporal son medidas que reflejan la adquisición de energía para satisfacer las necesidades de subsistencia (Labocha y Hayes 2012). La mayoría de los índices de condición usan la masa corporal por sí misma o la masa corporal ajustada al tamaño corporal. Es importante tener en cuenta efectos temporales ya que la condición corporal fluctúa debido a los costos de termorregulación y a la actividad de alimentación (Townsend et al. 2012, Colorado y Rodewald 2017) y fluctúa con la fecha debido a la temporalidad en disponibilidad de recursos (González et al. 2020, 2021). Inferir que la condición corporal alta refleja mejor desempeño o mejor calidad del hábitat no es sencillo ya que puede existir una compensación donde las aves en menor condición corporal buscan sitios con mayor alimento (Johnson 2007, McKinnon et al. 2015) mientras que los individuos en mejor condición seleccionan sitios con menos recursos de alimento que son más seguros ante la depredación (Cresswell 2008, McKinnon et al. 2015).

La supervivencia es otra medida de desempeño utilizada como indicador de la calidad del hábitat (Johnson 2007). En ausencia de estimaciones de supervivencia o fatalidad absolutas, la supervivencia aparente es posiblemente la medida más cercana a la aptitud biológica (Saracco et al. 2008; Bakermans et al. 2009; Bulluck et al. 2019). Sin embargo, la supervivencia aparente está inextricablemente confundida con la emigración permanente dentro de la extensión del período de estudio, por lo que los valores bajos de supervivencia aparente invernal podrían reflejar el movimiento fuera del sitio en lugar de la mortalidad (Schaub y Royle 2014). De hecho, las aves canoras durante la temporada no reproductiva pueden adoptar estrategias de uso del espacio transitorias que conllevan a movimientos a escalas mayores dentro de la temporada (Rappole et al. 1989, Ruiz-Gutiérrez et al. 2016, Knight et al. 2019). No obstante, dado que tanto la baja persistencia como la baja supervivencia son indicadores de una calidad del hábitat menor, la posible confusión entre estos dos parámetros no impide hacer afirmaciones significativas sobre la calidad del hábitat (Bailey and King 2019). Para entender cómo el paisaje de producción de café puede sustentar a las aves, las medidas de desempeño pueden ser informativas para mostrar el valor de los bosques y las fincas de café, especialmente cuando ambos hábitats pueden ser utilizados por estas especies de aves (Sánchez-Clavijo et al. 2019, González et al. 2019,2020).

Las medidas de desempeño como la condición corporal y supervivencia aparente pueden variar en función de la edad y el sexo, con los inmaduros y las hembras experimentando un desempeño inferior en comparación con los machos adultos (Calvert et al. 2010, Smith et al. 2010, Kresnik y Stutchbury 2014, Wunderle et al. 2014, Rockwell et al. 2017, Cooper et al.

2021, Ritterson et al. 2021a). Se espera que el desempeño sea diferente entre los grupos de edad y sexo si la selección del hábitat o las relaciones despóticas operan en las zonas no-reproductivas y hacen que estos grupos utilicen diferentes hábitats o adquieran diferentes estrategias de uso del espacio (Lynch et al. 1985, Morton et al. 1987, Catry et al. 2005). Pasar por alto el uso diferencial del hábitat a lo largo del área no-reproductiva puede tener implicaciones negativas en las estrategias de conservación de las aves canoras (Bennett et al. 2019).

En este estudio evaluamos la influencia del sitio y del paisaje en las medidas de desempeño individual de las aves canoras (condición corporal y supervivencia aparente durante el período no-reproductivo) y las medidas a nivel poblacional (proporciones de edad y sexo) para las aves canoras migratorias invernantes en un paisaje productivo dominado por la producción de café con fincas bajo sombra, DAI y bajo sol. Mediante el estudio de estas relaciones, caracterizamos la demografía de los miembros de la población que muestreamos, para entender cómo están respondiendo a este entorno. Principalmente, nuestra hipótesis fue que la pérdida de bosque y la degradación reflejada en el paisaje disminuye el desempeño de los individuos durante la época no-reproductiva y, por tanto, podría ser un factor limitante de las poblaciones. Predijimos que la condición corporal y la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo (de aquí en adelante supervivencia aparente) serían menores en las fincas de café bajo sombra que en las fincas DAI. Asimismo, predijimos que la condición corporal y la supervivencia aparente serían menores en paisajes locales con mayor cobertura de cafetales bajo sombra o cobertura de hábitat abierto, y mayores en paisajes locales con mayor cobertura forestal.

MÉTODOS

Área de estudio

Nuestro estudio se llevó a cabo en el departamento de Yoro, Honduras (Fig. 1) en 18 fincas de café con rango de elevación entre 825 – 1423 m.s.n.m (media = 1156.8, DE = 173.4 m.s.n.m.). Todas las fincas se dedican al cultivo de *Coffea arabica*, son de tenencia privada, tuvieron áreas que oscilan entre 1.4 y 41.2 hectáreas (media = 11.1, DE = 11.3 ha) y todos los sitios de estudio estuvieron separados entre sí por una media de 5.90 km (DE = 2.92 km).. Los sitios de estudio variaron en sus sistemas de producción de café: 1) Monocultivos de café bajo sol (N = 2; rango de elevación = 1260 – 1296 m.s.n.m.) donde el cultivo de café se realiza sin cobertura arbórea (Moguel and Toledo 1999); 2) Fincas de café bajo sombra (N = 5; rango de elevación = 825 – 1186 m.s.n.m.) representadas por policultivos de sombra o monocultivos de sombra con una cobertura arbórea con especies de la familia Fabaceae, ocasionalmente árboles frutales y matas de plátano (Moguel y Toledo, 1999); y 3) Fincas de Dosel Abierto Integrado (fincas DAI; N = 11; rango de elevación = 870 – 1423 m.s.n.m.) en las cuales el café generalmente se cultiva bajo sol o cobertura de árboles, y se encuentra adyacente a una parcela de bosque.

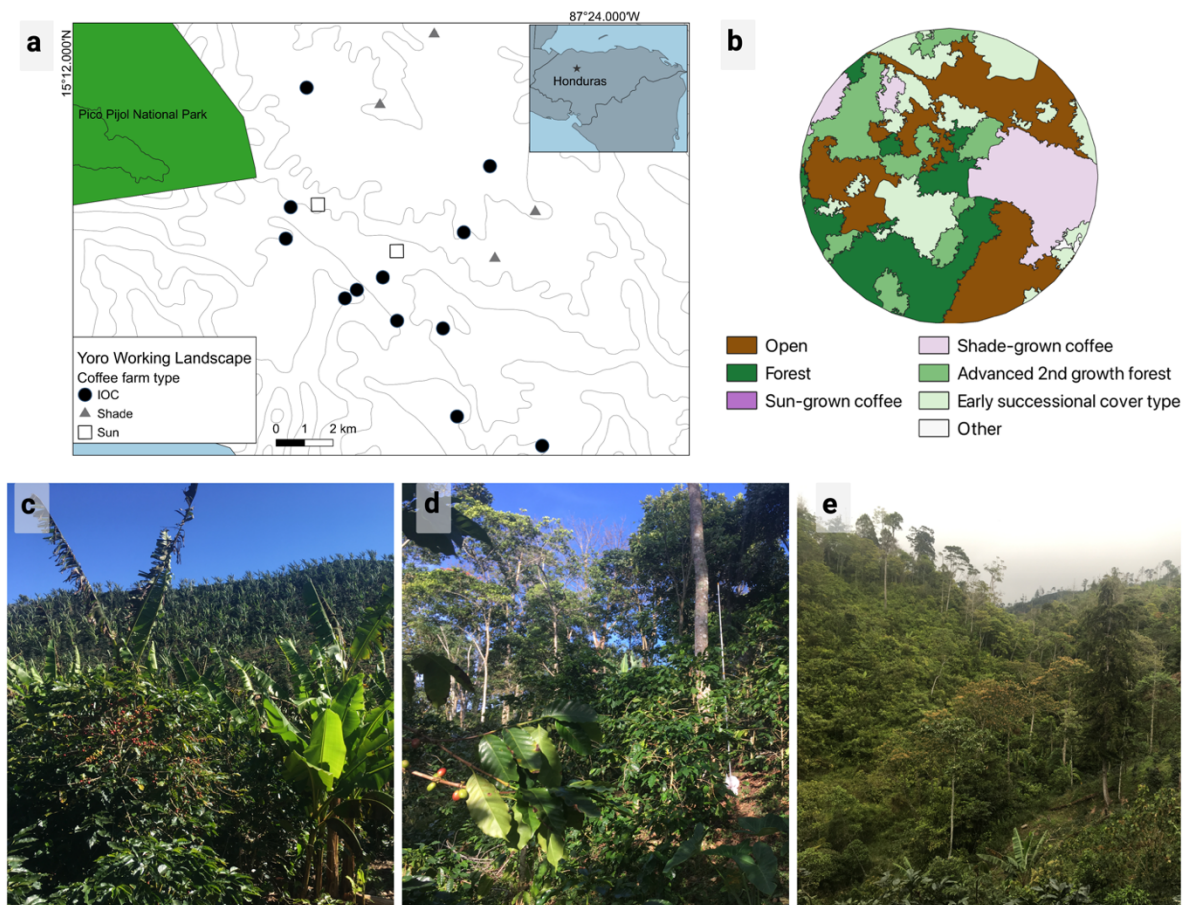


Figura 1. La investigación se llevó a cabo en 18 sitios en un paisaje productivo en Yoro, Honduras de noviembre a marzo (2018 – 2019/2019 – 2020). a) Sitios de estudio: IOC = DAI, Shade = café bajo sombra, Sun = café bajo sol. b) Paisaje local de 250 m de radio reflejando las coberturas de suelo (Cuadro 1). c) Café bajo sol. d) Café bajo sombra. e) Café DAI con café cultivado bajo sol y bosque adyacente al cultivo. Imagen creada con BioRender.com

Especies de estudio

Nos centramos en dos especies de aves migratorias neárticas-neotropicales: el Zorzalito Pecho Manchado (*Hylocichla mustelina*) y el Chipe Corona Negra (*Cardellina pusilla*). La Base de Datos de Evaluación de la Conservación de las Aves (ACAD, por sus siglas en inglés) incluye a *Hylocichla mustelina* en su categoría de "Lista de Vigilancia Amarilla" debido a su declive y a las principales amenazas identificadas para sus poblaciones, mientras que *Cardellina pusilla* se considera una "Especie Común en Declive Fuerte" ya que la población mundial ha disminuido al menos un 50% desde 1970 (Partners in Flight 2021). *Hylocichla mustelina* es una especie frugívora/insectívora cuyo rango invernal va desde México hasta Panamá, habita principalmente en bosques tropicales de hoja ancha, tanto perturbados como no perturbados, que se encuentran dentro de las elevaciones de tierras bajas que van de 50 a 1000 m.s.n.m. (Evans et al. 2011). Sin embargo, *Hylocichla mustelina* también usa los sistemas agroforestales como las fincas de café bajo sombra en elevaciones medias y altas que van desde aproximadamente 850 a 1300 m.s.n.m. (Bailey y King 2019).

Cardellina pusilla es una especie insectívora cuyo rango invernal va desde la costa del Golfo de México en los Estados Unidos hasta Panamá, donde habita en bosques de hoja ancha, hábitat de borde y sistemas agroforestales (Ammon and Gilbert 2020).

Muestreos de captura y reavistamiento de aves

Durante la primera temporada de campo (noviembre 2018 – marzo 2019; temporada 1) se trabajó en 15 de los 18 sitios de estudio. Se usaron redes de neblina para capturar individuos de las dos especies de estudio. En cada sitio, se usaron de 6 a 13 redes de neblina (dimensiones: 12 o 6 metros de longitud por 2.6 metros de altura) colocadas oportunamente en áreas dentro del sitio de estudio donde las capturas de aves serían más probables o donde el terreno era estable (es decir, pendientes seguras) para su operación. Los sitios se visitaron de tres a seis veces cada uno. Las redes de neblina se operaron entre las 0600 y las 1400 horas. De las 0600 a las 1000 aproximadamente, las redes se operaron de forma pasiva y después de las 1000 horas, se utilizaron pistas de reproducción para aumentar la probabilidad de capturar aves migratorias. El tipo de pista de reproducción se alternó en cada visita con una pista compuesta por cantos y llamadas de nueve aves migratorias que utilizan la zona, incluidas *Hylocichla mustelina* y *Cardellina pusilla*. La otra pista utilizada estaba compuesta por cantos de búho, preparados por investigadores de la Universidad de Cornell (Kenneth Rosenberg, Mathew Young y Ruth Bennett, 2015; (ver Bennett et al. 2018)).

Durante la segunda temporada de campo (noviembre de 2019 – marzo de 2020; temporada 2), se visitaron nueve sitios, de dos a nueve veces cada uno. Tres sitios fueron nuevos para el estudio y seis se utilizaron también en la primera temporada de campo. Las horas de trabajo en la segunda temporada fueron de aproximadamente 0600 – 1200 coincidiendo con la actividad más alta de las aves para así optimizar las tasas de captura y los re-avistamientos. Para aumentar las capturas de las especies del estudio durante la segunda temporada de campo, se utilizó un enfoque de redes de neblina dirigido a la búsqueda de individuos de la especie en cada sitio, colocando las redes de neblina y utilizando cantos y llamadas de alarma de estas especies para atraer las capturas. Las grabaciones se obtuvieron de la Biblioteca Macaulay del Laboratorio de Ornitología de Cornell (recurso en línea 1 o Appendix 1). Los muestreos en fincas DAI se llevaron a cabo en la parcela de cultivo de café y en la parcela de bosque.

Se tomaron las siguientes medidas de cada individuo capturado, siguiendo el protocolo del Institute for Bird Populations "Monitoring for Overwintering Survival-MoSI" (DeSante et al. 2009): longitud del ala (mm), longitud del tarso (mm), masa (g) y edad. La edad se dividió en dos categorías siguiendo a Pyle (1997), adultos (también denominados pájaros después del primer año de eclosión, después del segundo año) e inmaduros (primer año o segundo año). Cuando hubo ambigüedad de características usadas para determinar edad, no se determinó la misma. Estos individuos se excluyeron de los modelos de edad. El sexo se determinó genéticamente a partir de una muestra de rectriz tomada de cada individuo. Cuando no se logró determinar el sexo, se excluyeron los individuos de los modelos de sexo. Cada individuo capturado fue anillado con un anillo de aluminio proporcionado por el Servicio

Geológico de Estados Unidos. A los individuos capturados en la segunda temporada de campo se les colocó además una combinación única de tres anillos de color para los estudios de re-avistamiento y la cuantificación de la supervivencia aparente.

Los muestreos de re-avistamiento se comenzaron en la siguiente visita después de colocar los anillos de color a los individuos en un sitio. El muestreo de re-avistamiento se basó en un método iterativo ejecutado en un paisaje productivo de Costa Rica entre 2011 y 2013 (Ritterson et al. 2021a). Se comenzó un muestreo en el lugar de la captura o del último re-avistamiento de un individuo y se ejecutaron 15 minutos de observación subdivididos en cinco minutos de observación pasiva y cinco minutos cada uno de reproducción con cantos y llamadas de *C. pusilla* e *H. mustelina*, respectivamente. Durante el playback, se intentó re-avistar a los individuos y, si se observaban, se consideraba que el muestreo se había completado hasta la siguiente visita, con el objetivo de realizar visitas semanales o como lo permitieran las situaciones logísticas en campo. Si no se observaba al individuo o individuos durante el primer intento, se seleccionó una dirección al azar entre 0°, 120° o 240° y se caminó 50 metros en la dirección seleccionada. En este nuevo punto, se realizó otro muestreo y, si no se volvía a avistar al individuo o individuos, se seleccionaba una tercera y última ubicación siguiendo las mismas pautas que la segunda. Después de realizar todos los muestreos en una visita, si faltaban individuo(s) por detectar, se realizaba una búsqueda de área en el lugar durante aproximadamente 30 minutos. Cuando había varios individuos capturados en lugares cercanos (por ejemplo, a unos 10 metros entre sitios de captura), los muestreos se iniciaron en un punto estimado en el centro de todos estos lugares, para evitar el despliegue de múltiples esfuerzos en las mismas zonas que utilizaron varios individuos.

Cuantificación de la composición y configuración del paisaje

Para explorar la influencia del paisaje en las medidas de desempeño, se delinearon paisajes locales de 250 m de radio (19.6 ha de área) alrededor de centroides a partir de los puntos de muestreo (por ejemplo, sitios de re-avistamiento, ubicaciones de redes de niebla) para cada sitio de estudio. Se consideró que el radio de 250 m fue adecuado porque esta área (19.6 ha) abarca las áreas de uso de hábitat esperadas tanto de *Hylocichla mustelina* como de otras especies de chipes migratorios (Bailey y King, 2019; Ritterson et al. 2021a). Se obtuvieron imágenes satelitales de Google Earth Pro (Google Inc. 2022) para cada sitio de estudio para abarcar una extensión de ~20 ha centradas alrededor de los sitios de estudio desde el año 2020, que fue el año de conclusión del estudio. Estas imágenes se clasificaron mediante un proceso de segmentación basado en el algoritmo Simple Linear Iterative Clustering (SLIC) y Affinity Propagation (AP) que agrupa los superpíxeles en función de las similitudes de color y proximidad (Zhou 2013). El proceso de segmentación para 18 imágenes del sitio de estudio (formato .tif) se llevó a cabo dentro del entorno R con los paquetes '*SuperpixelImageSegmentation*', '*nmcMetIO*', '*sp*', '*raster*' y '*OpenImageR*' (Pebesma and Bivand 2005; Bivand et al. 2013; R Core Team 2018; Mouselimis 2019; Hijmans 2021; Dai 2022). Las imágenes segmentadas se proyectaron al Sistema de Referencia de Coordenadas utilizado en la región, UTM 16 N, y posteriormente se transformaron en archivos vectoriales (.gpkg). Estos archivos vectorizados fueron procesados para extraer un paisaje local circular

de ~20 ha y para asignar las siguientes clases de cobertura del suelo (Cuadro 1): café bajo sol, café bajo sombra, bosque, bosque secundario avanzado, sucesión temprana, pastizal/cultivo y otros. Se asignaron las clases de cobertura del suelo y se revisaron las líneas dentro de los polígonos del paisaje si estas se cruzaban con una asignación de clase errónea en QGIS 3.14 (QGIS Development Team 2018). Se determinó que un proceso de asignación manual fue adecuado para representar de la mejor manera posible las diferentes clases de cobertura del área de estudio, en particular era importante determinar bien la cobertura de bosque y del café bajo sombra. La clasificación se basó en la experiencia del equipo de campo y su trabajo en los sitios, en la imagen satelital y en las fotografías georreferenciadas que se tomaron en puntos aleatorios dentro de la extensión de la finca y que capturaron diferentes tipos de clases de cobertura. Una vez clasificados los sitios, se cuantificó el área (ha) de todas las clases de cobertura y la densidad de borde (m^2/ha) dentro del paisaje local en el entorno R utilizando los paquetes '*landscapemetrics*' y '*sf*' (Pebesma 2018; R Core Team 2018; Hesselbarth et al. 2019).

Cuadro 1. Coberturas de los 18 paisajes locales en Yoro 2018 – 2020.

Variable Compuesta	Cobertura	Descripción
Hábitats abiertos	Café bajo sol	Cafetal expuesto al sol. No se observan árboles que aportan sombra o se observan algunas matas de banano o arbolillos individuales. Las plantas de café son pequeñas o sembradas recientemente y se observan filas de arbustos en la imagen satelital.
	Sucesión temprana	Zonas que se están recuperando de la agricultura, abiertas o con cobertura arbustiva que puede ser espinosa (matorrales o guamiles). Sitios con crecimiento de arbolillos: si hay árboles presentes, estos no están desarrollados completamente.
	Pastizal/Cultivo	Pastizales u otros cultivos abiertos (maíz, frijoles, etc.). Las calles de tierra también se encuentran en esta cobertura.
	Otra	Casas o aldeas, cobertura no natural.
Café bajo sombra	Café bajo sombra	Finca con árboles que aportan sombra a las plantas de café. La sombra es variable en cobertura, los árboles tienen coronas apreciables. En imágenes satelitales esta cobertura es difícil de distinguir sin conocimiento del área, aunque a veces a través de aberturas en el dosel se observan las filas de plantas de café (como puntos oscuros, equidistantes).
	Bosque	Bosque de hoja ancha caracterizado en las imágenes por un color verde oscuro y de apariencia foliar densa.

Bosque		Las coronas son grandes y se observan delineadas en las imágenes satelitales.
	Bosque secundario avanzado	Bosque de hoja ancha que tiene árboles delineados por sus coronas pero no son tan grandes como en la cobertura de bosque, estos sitios tienen presencia de helechos arborescentes, palmas y lianas.

Se agruparon las clases de cobertura en categorías de bosque (incluyendo el bosque y bosque secundario avanzado), café bajo sombra y hábitats abiertos (incluyendo café bajo sol, pastizal/cultivo, otro y sucesión temprana). Descubrimos que la cobertura de café bajo sombra estaba correlacionada negativamente con la cobertura forestal ($r_{(df)} = -0.31_{(16)}$, $P = 0.21$) y que la densidad de borde estaba correlacionada positivamente con la cobertura forestal ($r_{(df)} = 0.32_{(16)}$, $P = 0.19$). Ejecutamos un Análisis de Componentes Principales (PCA) para sobrellevar la colinealidad entre las medidas del paisaje y reducir la cantidad de variables predictoras a ser ajustadas en los modelos de desempeño (Hotelling 1933; Rao 1964; Buelow et al. 2017). Nuestro PCA incluyó cuatro variables: densidad de borde (m^2/ha), hábitats abiertos (ha), cobertura de fincas de café bajo sombra (ha) y cobertura forestal (ha). Condujimos el análisis utilizando el paquete '*vegan*' en R (Oksanen et al. 2018; R Core Team 2018) y se obtuvieron dos componentes principales que explicaron el 81.2% de la variación de los datos (Recurso en línea 3 o Appendix 3). El primer componente (PC1) explicó el 43.4% de la variación y los paisajes con valores altos de PC1 estaban dominados por el café bajo sol, los tipos de cobertura pastizal/cultivo y de sucesión temprana, y otras características (es decir, casas y patios), en contraposición a la cobertura del café bajo sombra. El segundo componente (PC2) explicó el 37.80% de la variación y los paisajes con un alto PC2 tuvieron una mayor cobertura forestal y una densidad de borde más compleja (es decir, parches de bosque con una apariencia "dentada" frente a parches con bordes limpios y abruptos) y menos cobertura de café bajo sombra (Fig. 2).

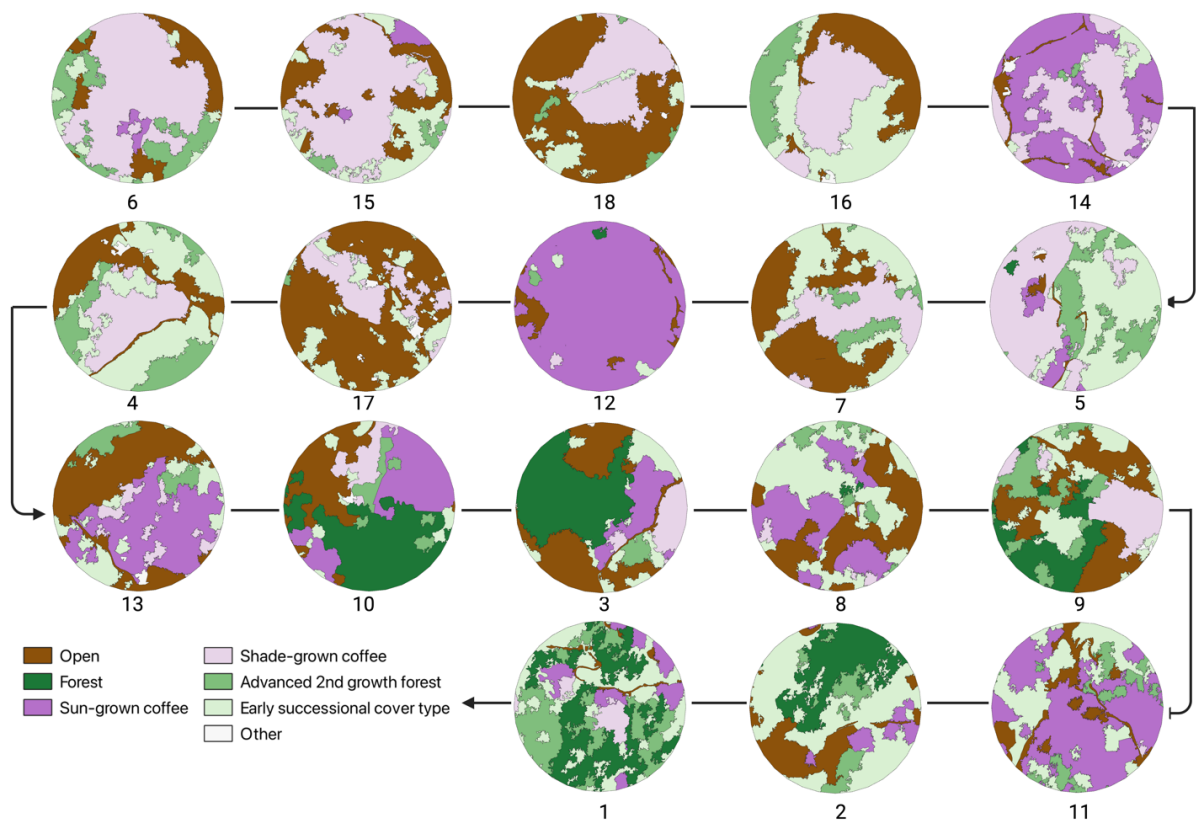


Figura 2 Clasificación de paisajes para los 18 sitios de estudio en un paisaje productivo en Yoro, Honduras. Cada círculo representa un paisaje local de radio de 250 m (19.6 ha) y los paisajes están ordenados en base a densidad de borde y cobertura boscosa ascendente. El número del sitio corresponde al que se muestra en la gráfica del PCA (Recursos en línea 3). Los sitios 14 al 18 se encuentran centrados alrededor de fincas de café bajo sombra, los sitios 2 y 5 alrededor de fincas bajo sol y los sitios 1,3,4,6 al 13 alrededor de fincas DAI. Other = Otro, Open = Pastizal/cultivo, Sun = Café bajo sol, Shade = Café bajo sombra, Early successional = Sucesión temprana, Adv. 2nd Growth = Bosque secundario avanzado, Forest = Bosque. Imagen creada con BioRender.com

Análisis estadísticos

Para determinar qué influye sobre el desempeño de las aves migratorias canoras en un paisaje productivo en Yoro, se evaluó la influencia del sistema de manejo de finca (sol, sombra, DAI) (contexto del sitio) y los dos componentes principales del paisaje (PC1 - que describe un gradiente de hábitats abiertos a café bajo sombra y PC2 - que describe un gradiente de bosque con alta densidad de borde a café bajo sombra) sobre la edad, el sexo, la condición corporal y la supervivencia aparente. Los modelos de contexto del sitio y del paisaje para cada variable respuesta se ejecutaron por separado porque las variables de contexto del sitio y del paisaje estaban altamente correlacionadas. Un modelo lineal mostró que el cafetal bajo sol tuvo una colinearidad significativa y positiva con el PC1- aumento de hábitats abiertos (β Café bajo sol en relación al DAI = 1.27, Err.Est. = 0.49, t-valor = 2.61, P-valor = 0.02). Mientras que el sistema de fincas de café bajo sombra tuvo una colinearidad significativa y negativa con PC2- bosque/densidad de borde (β Café bajo sombra en relación con DAI = -

0.75, Err.Est. = 0.34, t-valor = -2.24, P-valor = 0.04). Dos sitios DAI no se incluyeron en los modelos de contexto del sitio porque fueron muestreados en una temporada, solo en la porción de bosque de la finca DAI y no en la porción de bosque y de café, que mejor representa estas fincas compuestas. Estos sitios se incluyeron en los modelos de contexto de paisaje.

En nuestra área de estudio la elevación puede influir sobre el sistema de manejo de las fincas ya que los productores en elevaciones menores pueden mantener sombra como resguardo ante condiciones climáticas más secas. Para determinar si es informativa la inclusión de la variable de elevación como un predictor en los modelos, exploramos su relación con el sistema de manejo de fincas y con los dos componentes principales del paisaje.

Determinamos que los cafetales bajo sombra ocurren con mayor frecuencia en elevaciones menores (β Café bajo sombra en relación con DAI = -205.89, Err. Est = 76.81, t-valor = -2.68, P-valor = 0.02). También determinamos que no hubo una influencia estadísticamente significativa de los componentes PC1- aumento de hábitats abiertos o PC2 - aumento de bosque/densidad de borde sobre la distribución de fincas por elevación. Ajustamos dos modelos lineales preliminares sobre la condición corporal para determinar si podíamos usar la elevación como un predictor adicional a las demás variables. En un modelo ajustamos elevación y sistema de manejo de finca sobre condición corporal. En otro modelo, ajustamos elevación y los componentes principales sobre condición corporal. Determinamos que se pudo ajustar los modelos con elevación como un predictor adicional sin introducir problemas de multicolinealidad ya que los valores VIF (Factores de Inflación de Varianza) fueron menores a cinco (Zuur et al. 2007). Finalmente, no observamos autocorrelación espacial del PC1- aumento de hábitats abiertos (I de Moran = -0.12, P-valor = 0.24) y PC2- aumento de bosque/densidad de borde (I de Moran = 0.04, P-valor = 0.10) con las ubicaciones de los sitios.

Modelos de edad y sexo

Se construyeron modelos lineales generalizados (GLM) para modelar la clase de edad de *C. pusilla* e *H. mustelina* (adulto versus inmaduro) y la clase de sexo (macho versus hembra) en función del sistema de manejo de la finca (café bajo sol, café bajo sombra o DAI), elevación y la temporada (1 o 2), además de modelar la respuesta de edad y sexo al contexto del paisaje i.e. PC1 = aumento de hábitats abiertos, PC2 = aumento de bosque/densidad de borde), elevación y temporada. Se ajustaron modelos con distribución Bernoulli ya que la respuesta fue la probabilidad de capturar un individuo perteneciente a un grupo de edad o sexo (Zuur et al. 2007).

Modelos de condición corporal

Para evaluar la influencia del contexto del sitio y del paisaje sobre la condición corporal, ajustamos modelos GLM con respuestas de distribución normal. Se usó el índice de masa escalado al tamaño de cuerda alar como medida de la condición corporal (Peig y Green 2009). Como las aves en fincas DAI se capturaron tanto en las parcelas de cultivo como de

bosque, primero evaluamos si la condición corporal entre estos individuos fue significativamente distinta. Ajustamos dos modelos con la variable predictora de cobertura vegetal en la ubicación de la red (donde se capturó al individuo) sobre condición corporal. El primer modelo representó la variabilidad de cultivo en fincas DAI donde los niveles de cobertura vegetal en la red incluyeron los niveles de DAI-cultivo de café bajo sombra, DAI-cultivo de café bajo sol y DAI-bosque. El segundo modelo consistió de una variable de cobertura vegetal en red con los niveles de DAI-bosque y DAI-café, este último agrupó los dos sistemas de manejo de cultivo presentes en DAI. No encontramos evidencia que indicara que el sitio de captura del individuo en una finca DAI influyera sobre la condición corporal (ver Apéndice 4 para los resultados del modelo). Se continuó el modelado de condición corporal sin considerar los predictores de cobertura vegetal a nivel de red y así agrupar a todos los individuos capturados en DAI bajo una sola categoría.

En estudios anteriores, se ha demostrado el valor de incluir predictores que consideren los cambios de condición corporal en base a la hora de captura o día de la temporada (Colorado y Rodewald 2017, González et al. 2020,2021). En base a estos estudios, ajustamos dos modelos simples: uno donde la condición corporal se modeló en respuesta a la función cuadrática de fecha ordinal y otro donde la condición corporal se modeló en respuesta a la función lineal de hora de captura. De encontrarse un efecto claro de fecha ordinal y/o de la hora de captura, se incluirían estas variables como efectos aditivos a los modelos de sitio y de paisaje.

Procedimientos GLM

Los modelos lineales generalizados (GLM) se ajustaron en el marco bayesiano utilizando el paquete 'brms' en el entorno R (Bürkner 2017, 2018; R Core Team 2018). Las especificaciones generales del modelo incluyeron el uso de previas informativas débiles, genéricas para el intercepto y los coeficientes de la pendiente y previas por defecto para otros parámetros (por ejemplo, la varianza), tres cadenas Hamiltonianas de Montecarlo (HMC), 10,000 iteraciones y 2,000 iteraciones descartadas ("calentamiento"). Se revisaron las predicciones posteriores para observar que fuesen adecuadas y comparables a los datos. La convergencia de un modelo se evaluó mediante la inspección visual de las cadenas HMC posteriores y el estadístico Gelman-Rubin conocido como R-hat (Brooks and Gelman 1998). Para realizar inferencias de los modelos, se evaluó el resumen posterior de los coeficientes y si se determinó un efecto claro cuando el intervalo creíble de confianza al 95% de este coeficiente no incluyó el valor cero.

Modelos de supervivencia aparente en el período no-reproductivo

La supervivencia aparente de *Cardellina pusilla* en la segunda temporada se evaluó con los modelos Cormack-Jolly Seber (CJS) (Cormack 1964; Lebreton et al. 1992). No fue posible estimar la supervivencia aparente de *Hylocichla mustelina* porque solo se obtuvieron tres re-avistamientos individuales a lo largo del periodo de estudio. Los registros de re-avistamiento se organizaron en un historial de encuentros de 18 ocasiones; cada ocasión era de una semana. Para los modelos de contexto del sitio se construyeron modelos de efectos fijos

agrupados donde el sistema de manejo de la finca de café fue la categoría de agrupación. Se usó la categoría de agrupación para evaluar su influencia en la probabilidad de re-avistamiento y la supervivencia aparente. Agregamos la variable de elevación como predictor de la supervivencia aparente y la variable de número de semana para evaluar si al transcurrir la temporada la probabilidad de re-avistamiento cambió. Para los modelos basados en el paisaje, se adoptó la formulación del modelo CJS conocida como espacio-estado para estimar la probabilidad de re-avistamiento, así como la probabilidad de supervivencia aparente para cada individuo en un intervalo de tiempo semanal (Gimenez et al. 2007). La probabilidad de reavistamiento incluyó el predictor de PC2 (aumento de bosque/densidad de borde) y el número de semanas, y la supervivencia aparente durante el invierno se modeló en función de las variables de paisaje de PC1 (aumento de los hábitats abiertos), PC2 (aumento de bosque/densidad de borde) y elevación. Los modelos CJS se prepararon con el lenguaje '*jags*', el paquete '*rjags*' y '*jagsUI*', en el entorno R (Plummer 2003; Kéry and Schaub 2012; Kellner 2018; R Core Team 2018). Las especificaciones del modelo incluyeron 20,000 iteraciones, 5,000 de calentamiento descartadas y 3 cadenas de Montecarlo de Markov. Se utilizaron previas no informativas para todos los parámetros. Realizamos comprobaciones de convergencia y de efectos claros como se describe en los Procedimientos GLM.

RESULTADOS

Cardellina pusilla

Capturamos 111 individuos de *C. pusilla* en 17 de 18 sitios, 79 en fincas DAI, 27 en fincas bajo sombra y 5 en fincas bajo sol. De los individuos capturados en fincas DAI para los cuales se obtuvo información de cobertura a nivel de red (N = 69 individuos), 27 se capturaron en la parcela de bosque y 42 en la parcela del cultivo. Los *C. pusilla* fueron mayoritariamente inmaduros (N = 62 de 88 individuos para los que se determinó la edad) y machos (N = 82 de 99 para los que se determinó el sexo). Los modelos cuentan con tamaños de muestras variables debido a que algunas variables no se lograron coleccionar por individuo. Por ejemplo para algunos individuos se determinó la edad pero no el sexo.

El sistema de manejo de la finca no tuvo un efecto sobre la proporción de edades (β Café bajo sombra relativo a DAI = 0.18, DE = 0.56, CrI 95% = -0.92 – 1.29; β Café bajo sol relativo a DAI = 0.73, DE = 0.80, CrI 95% = -0.80 – 2.37). El contexto del paisaje tampoco tuvo un efecto sobre la edad (β PC1-Incremento de hábitat abierto = -0.23, DE = 0.38, CrI 95% = -0.97 – 0.51; β PC2-Incremento de bosque/densidad de borde = -0.10, DE = 0.33, CrI 95% = -0.76 – 0.54). El sistema de manejo de la finca no tuvo un efecto sobre la proporción de sexos (β Café bajo sombra relativo al DAI = -0.2, DE = 0.54, CrI 95% = -1.26 – 0.88; β Café bajo sol relativo al DAI = 0.51, DE = 0.84, CrI 95% = -1.09 – 2.18). Tampoco el contexto del paisaje influyó sobre la proporción de sexos (β PC1-Incremento de hábitat abierto = 0.07, DE = 0.42, CrI 95% = -0.74 – 0.88; β PC2-Incremento de bosque/densidad de borde = 0.06, DE = 0.34, CrI 95% = -0.59 – 0.74). La temporada y la elevación no influyeron en las proporciones de edad o sexo (véase el Apéndice 4 para todas las estimaciones de coeficientes en todos los modelos).

Los valores del índice de condición corporal para *C. pusilla* incrementaron con la fecha ordinal de manera lineal ($\beta = 0.17$, $DE = 0.07$, $CrI\ 95\% = 0.03 - 0.30$; Cuadro 2). Este resultado se obtuvo para el modelo que solamente incluyó la fecha ordinal y por ello se agregó esta variable como predictor en los modelos de sitio y de contexto de paisaje. Pero el efecto no fue claro en los modelos de sitio y de contexto de paisaje, aunque el 97% y 93% de la distribución posterior de las muestras fue mayor a cero, dando soporte a la evidencia de un efecto lineal de la fecha sobre la condición corporal (Fig. 3a-b, Fig. 4a, Cuadro 3). La condición corporal fue mayor en el café bajo sombra que en el DAI (β Café bajo sombra relativo al DAI = 0.47, $DE = 0.18$, $CrI\ 95\% = 0.10 - 0.83$; β Café bajo sol relativo al DAI = -0.04, $DE = 0.33$, $CrI\ 95\% = -0.68 - 0.62$; Cuadro 3; Fig. 4b). En el café bajo sombra, la condición corporal promedio fue 0.47 gramos mayor que en fincas DAI, correspondiendo al 6.74% del promedio total de condición corporal en DAI (6.87 gramos). En el modelo del contexto paisajístico el único efecto claro indicó que la condición corporal de *C. pusilla* disminuyó con el PC2- aumento de bosque/densidad de borde ($\beta = -0.31$, $DE = 0.10$, $CrI\ 95\% = -0.50 - -0.11$; Cuadro 3; Fig. 4c). La elevación y la temporada no influyeron sobre la condición corporal en ambos modelos de sitio y paisaje.

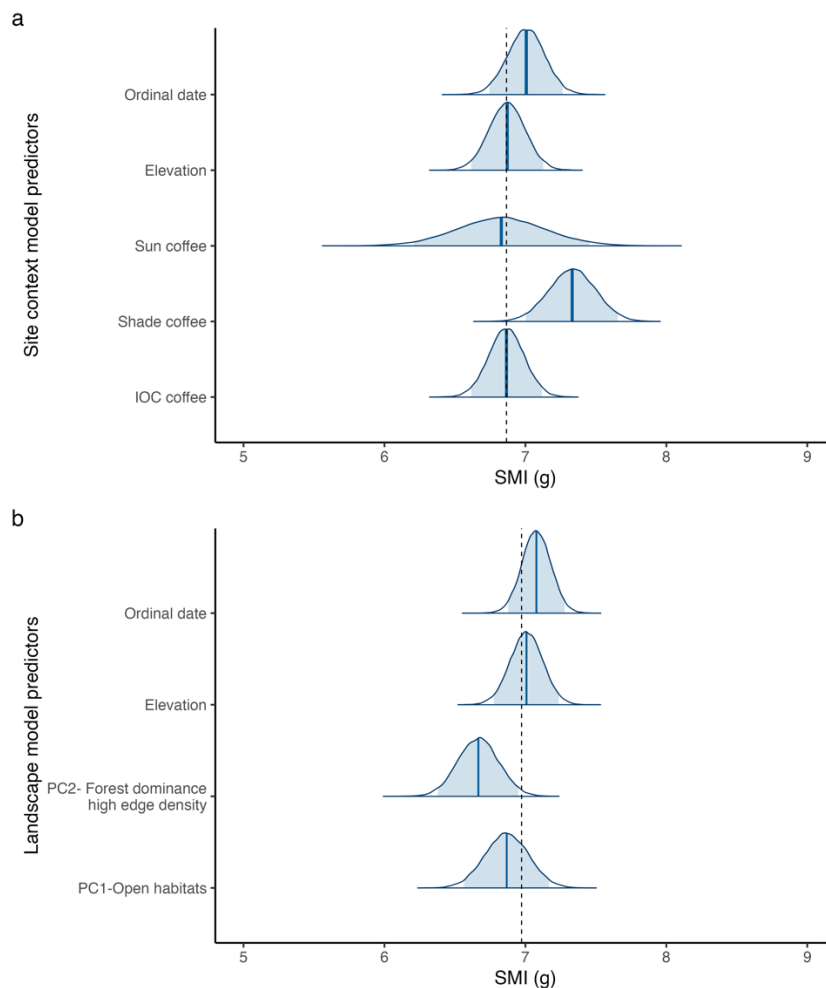


Figura 3. Distribuciones posteriores de la condición corporal (SMI- índice de masa escalado) derivadas de las muestras de las cadenas Hamiltonianas de Montecarlo (HMC) para a) El modelo del contexto de sitio y b) El modelo del contexto de paisaje. Las líneas verticales representan la media estimada para la condición corporal (el intercepto del modelo), el área sombreada azul representa los intervalos creíbles de confianza al 95%

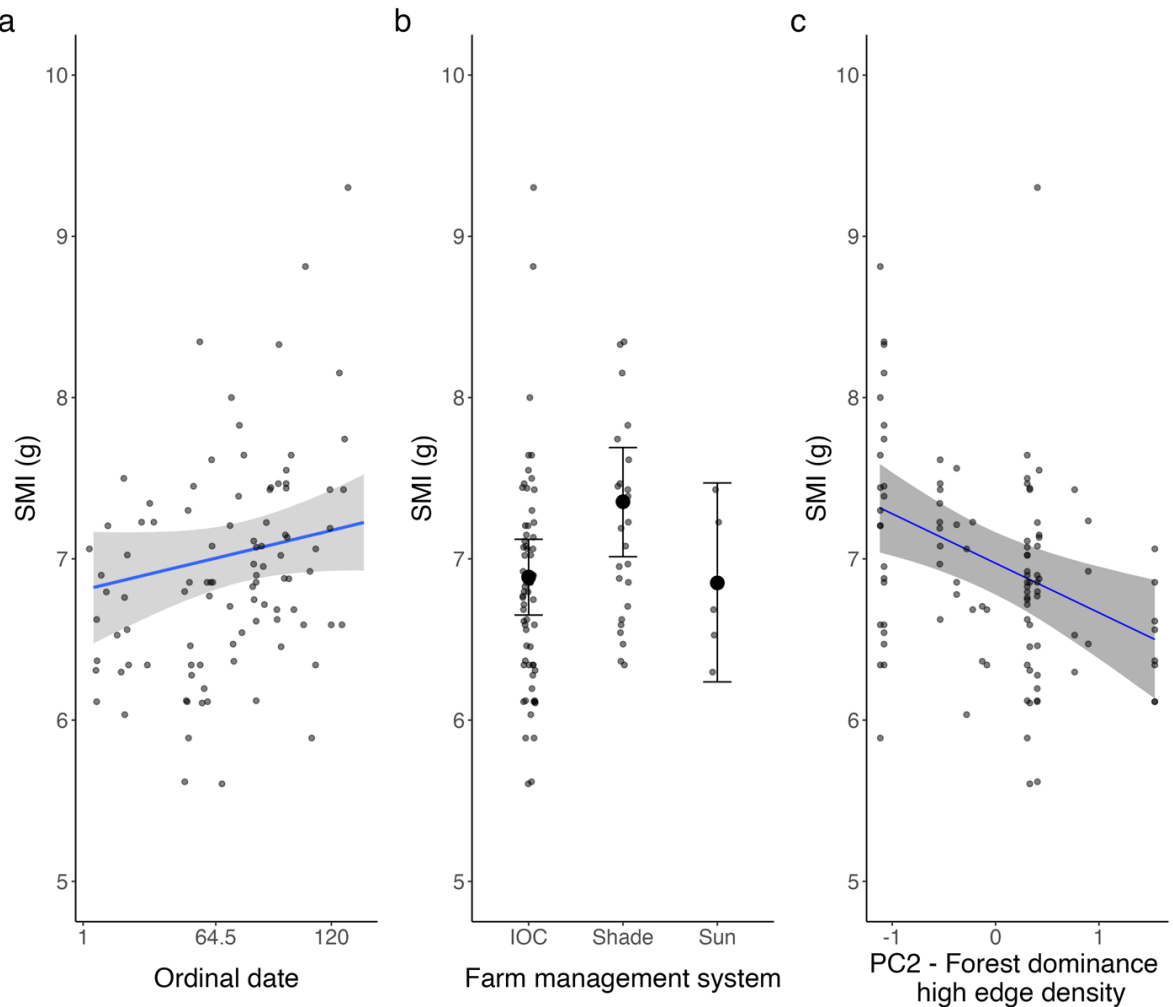


Figura 4. Efectos marginales de los modelos de condición corporal para *Cardellina pusilla* en Yoro, Honduras. a) Influencia de la fecha ordinal sobre la condición corporal, b) Influencia del sistema de manejo de finca sobre condición corporal, c) PC2- incremento de bosque/densidad de borde sobre la condición corporal.

La supervivencia aparente semanal invernal de *C. pusilla* en las fincas DAI tuvo una media (0.973, DE = 0.013, CrI 95% = 0.943 – 0.993), mientras que los valores en las fincas bajo sombra mostraron un rango más amplio que abarcó las estimaciones también encontradas en DAI con una media (0.944, DE = 0.04, CrI 95% = 0.832 – 0.994; Fig. 5a). La probabilidad media semanal de re-avistamiento en DAI fue de 0.563 (DE = 0.125, CrI 95% = 0.310 – 0.794) y en sombra de 0.697 (DE = 0.127, CrI 95% = 0.419 – 0.902). Ni el número de semana ni la elevación tuvieron efectos claros en este modelo de sitio (Appendix 4). El

modelo de contexto paisajístico indicó que la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo aumentó y la probabilidad de re-avistamiento disminuyó con el aumento de PC2- aumento de bosque/densidad de borde (Cuadro 4; Fig. 5b,c). El número de semana y la elevación tampoco tuvieron efectos claros en este modelo. La supervivencia aparente semanal media estimada con el modelo de contexto paisajístico fue de 0.989 (DE = 0.011, CrI 95% = 0.958 – 0.999) y la probabilidad media semanal de re-avistamiento fue de 0.684 (DE = 0.12, CrI 95% = 0.432 – 0.875).

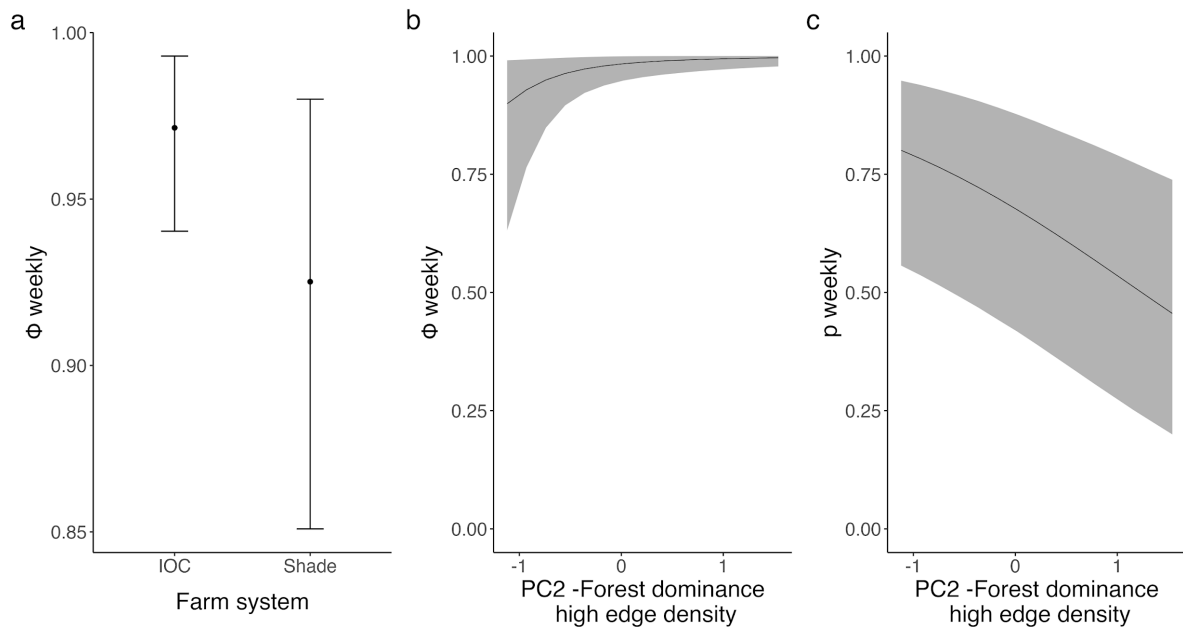


Figura 5. Supervivencia aparente y probabilidad de re-avistamiento de *Cardellina pusilla* en un paisaje productivo en Yoro, Honduras durante noviembre a marzo 2019 – 2020. a) Tipo de sistema y supervivencia aparente, b) PC2- incremento de bosque/densidad de borde y supervivencia aparente, c) PC2- incremento de bosque/densidad de borde y probabilidad de re-avistamiento.

Hylocichla mustelina

Capturamos 78 individuos en 13 de 18 sitios, en las dos temporadas, con 48 individuos capturados en fincas DAI y 30 en café bajo sombra, y ninguno en café bajo sol. En su mayoría, los individuos fueron inmaduros en todas las temporadas (N = 43 inmaduros de 57 individuos cuya edad pudo determinarse) y en su mayoría machos (N = 54 machos de 71 individuos para cuales se determinó el sexo). De los 48 individuos capturados en fincas DAI, 36 se capturaron en la parcela de bosque y 12 en la parcela del cultivo de café. La edad no fue influenciada por el sistema de manejo de la finca (β Café bajo sombra relativo al DAI = 0.55, DE = 0.63, CrI 95% = -0.67 – 1.82) o el contexto del paisaje (β PC1-Incremento de hábitat abierto = 0.67, DE = 0.55, CrI 95% = -0.39 – 1.77; β PC2-Incremento de bosque y densidad de bordes = -0.33, DE = 0.44, CrI 95% = -1.20 – 0.51). El sexo tampoco se vio influido por el sistema de manejo (β Café de sombra relativo al DAI = 0.27, DE = 0.61, CrI 95% = -0.93 – 1.49) ni por el contexto paisajístico (β PC1-Incremento del hábitat abierto = -0.14, DE = 0.52,

CrI 95% = -1.18 – 0.88; β PC2-Incremento de bosque/densidad de borde = -0.20, DE = 0.44, CrI 95% = -1.07 – 0.66). Según los modelos de contexto de sitio y paisaje, se capturaron menos machos en la temporada 2 (β modelo de contexto de sitio = -1.82, DE = 0.64, CrI 95% = -3.12 – -0.61; β modelo de contexto de paisaje = -1.84, DE = 0.63 DE, CrI 95% = -3.12 – -0.65). Mientras que el modelo de contexto del paisaje indicó más inmaduros capturados en la temporada 2 (1.27, DE = 0.57, CrI 95% = 0.23 – 2.47). La elevación no tuvo un efecto claro sobre la proporción de edad o sexo (Apéndice 4).

No encontramos una influencia del sistema de manejo de la finca en la condición corporal (β Café bajo sombra relativo al DAI = -0.002, DE = 0.99 DE, CrI 95% = -1.94 – 1.95). Tampoco se encontró influencia del contexto del paisaje en la condición corporal (β PC1-Incremento de hábitat abierto = 0.00, DE = 0.99, CrI 95% = -1.94 – 1.97 CrI 95%; β PC2-Incremento de bosque/densidad de borde = 0.8, DE = 0.66, CrI 95% = -0.49 – 2.08). La fecha ordinal, la hora de captura, temporada y elevación no influyeron sobre la condición corporal (Apéndice 4). No logramos cuantificar la probabilidad de reavistamiento ni de supervivencia aparente porque únicamente obtuvimos tres re-avistamientos de 49 individuos marcados y estudiados por 18 semanas.

DISCUSIÓN

El contexto del paisaje influyó en el desempeño no-reproductivo de una de las especies de aves canoras migratorias Neártico-Neotropicales estudiadas. En el caso de *C. pusilla*, se obtuvieron resultados opuestos: la condición corporal fue inferior, pero la supervivencia aparente durante el invierno fue superior en los paisajes boscosos complejos en comparación con los paisajes dominados por el café bajo sombra. En el caso *H. mustelina* no encontramos pruebas de la influencia del paisaje o del contexto del sitio en la condición corporal y no pudimos evaluar la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo. La elevación no tuvo una influencia detectable sobre las medidas estudiadas, ni tampoco la edad y sexo estuvieron influidos por el sistema de manejo de fincas o el contexto del paisaje. Debemos mencionar que la mayoría de los individuos fueron machos inmaduros. Consideramos que una captura elevada de machos para ambas especies no fue el resultado del uso de playback porque, durante la temporada 1, cuando ejecutamos el muestreo de redes pasivo (Apéndice 1), los machos aun fueron los más capturados. Un estudio llevado a cabo en Belice, sobre *H. mustelina* tampoco encontró una diferencia estadísticamente significativa entre sexos capturados con o sin playback (Chin et al. 2014).

La falta de soporte estadístico para los efectos del sitio o paisaje sobre *H. mustelina* podría deberse a varias causas. No logramos cuantificar la sobrevivencia aparente porque la metodología basada en reavistamientos no generó suficientes registros. El hecho de que no se volviera a avistar a estos individuos podría deberse en parte a su escasa territorialidad, a sus grandes áreas de distribución o a su estrategia de uso errante del espacio. La alta variabilidad en condición corporal en los sitios pudo haber contribuido con la determinación de un efecto claro por parte de los modelos de sitio y paisaje. Sin embargo, en nuestra área de estudio, una investigación que utilizó radio telemetría encontró que el uso de café muy sombreado, la

vegetación secundaria y el borde del bosque de café influyó negativamente en las tasas de supervivencia y positivamente en la transitoriedad de *H. mustelina* (Bailey y King 2019). Además, el mismo estudio correlacionó la condición corporal con las tasas de supervivencias y estas no estuvieron significativamente relacionadas (Bailey y King 2019). Aunque faltaron modelos en donde la condición corporal se evaluara en respuesta a variables de hábitat, se identificó que los individuos con mayor condición corporal tuvieron áreas de uso más pequeñas y eran más sedentarios (Bailey and King 2019). Nuestra carencia de datos sobre los movimientos de los individuos de *H. mustelina* son una desventaja de nuestro estudio que no nos permitió comparar entre ambas especies migratorias. Continuamos la discusión con el enfoque hacia *C. pusilla*.

Nuestros hallazgos sobre la condición corporal de *C. pusilla*, contrastan con otros estudios no-reproductivos que sugieren que los bosques pueden influir positivamente en la condición corporal. Un estudio en México encontró que la condición corporal de *C. pusilla* fue menos variable en los bosques nubosos conservados, durante tres años, en comparación con la de los bosques moderada o altamente perturbados (Ruiz-Sánchez et al. 2017). Otro estudio informó que en el rango no-reproductivo y durante cinco temporadas, la condición corporal de *C. pusilla* disminuyó cuando la estructura del dosel y la productividad primaria disminuyeron desde principios hasta finales de la época no-reproductiva. La disminución de la estructura del dosel y la productividad primaria reflejan el cambio de estación en el que los últimos meses del período no-reproductivo (febrero-marzo) se solapan con el inicio de la estación seca, lo que puede resultar en menores recursos para la especie (Saracco et al. 2008). Así, para *C. pusilla* los bosques pueden proporcionar una condición corporal consistente a lo largo de los años, pero la estacionalidad puede reducir la calidad de estos bosques (Ruiz-Sánchez et al. 2017, Saracco et al. 2008). Resaltamos que en los estudios de Saracco et al. (2008) y Ruiz-Sánchez et al. (2017) no se comparó entre bosque y otros tipos de cobertura vegetal. Sin embargo otro estudio sobre la especie *Cardellina canadensis*, que pasa el invierno en los Andes colombianos, encontró que estos tuvieron una condición corporal comparable entre las fincas de café bajo sombra y el bosque, excepto por un año en el que el bosque sostuvo individuos con mayor condición corporal (González et al. 2020). Nuestros hallazgos son contrastantes ya que sugieren que la condición corporal es mayor en las fincas de café bajo sombra y en paisajes donde la dominancia de café bajo sombra es mayor.

También encontramos que la condición corporal de *C. pusilla* aumentó con la fecha ordinal, con un efecto claro en los modelos que únicamente incorporaron la variable de fecha ordinal (Cuadro 2) y con efectos claros marginales en los modelos del contexto de sitio y paisaje (Cuadro 3). Este hallazgo es consistente con otros estudios en paisajes cafetaleros para algunas especies de aves canoras (Colorado y Rodewald 2017; González et al. 2020). Sin embargo, la conexión entre la condición corporal y la fecha ordinal necesita mayor exploración en nuestra área de estudio. En nuestra área de estudio las precipitaciones disminuyen durante el periodo no-reproductivo. Para la temporada 2018 – 2019 en noviembre, la media de precipitación fue 59.51 (7.1 mm DE) y en marzo 15.69 (1.24 mm DE); en la temporada 2019 – 2020 la precipitación media en noviembre fue 73.52 (7.39 mm DE) y en marzo 40.05 (4.18 mm DE) (Funk et al. 2014). En otras investigaciones sobre

ecología invernal, se sustenta que el recurso alimenticio de insectos y artrópodos disminuyen con las condiciones secas de un hábitat o que aumentan con las lluvias (Strong and Sherry 2000, Studds and Marra 2007). En estos estudios, la condición corporal siguió el patrón del recurso alimenticio. Desconocemos el efecto de la precipitación sobre los recursos alimenticios en Yoro pero si la precipitación se correlaciona con los recursos alimenticios como en los estudios mencionados, entonces estamos observando un patrón opuesto en los cafetales bajo sombra en el cual al disminuir la precipitación, aumenta la condición corporal. Los estimados de abundancia o densidad entre los sistemas de manejo de finca pudo haber contribuido a nuestra comprensión de los mecanismos que influyen en la variación de condición corporal. Por ejemplo, en un escenario en donde la distribución ideal-despótica está presente, el hábitat con alto número de individuos sostiene a unos individuos con mayor condición que otros, mientras que un hábitat con menor abundancia sostiene individuos con condición más similar entre si (Rodenhouse et al. 1997). No estimamos abundancia o densidad debido a nuestra capacidad logística y el enfoque en coleccionar información sobre condición corporal y supervivencia aparente pero capturamos más individuos de *C. pusilla* en fincas DAI que en café bajo sombra y las fincas de café bajo sombra tuvieron un tamaño de propiedad menor promedio (media = 2.99 ha) que las fincas DAI (media = 21.33 ha). Las fincas de café bajo sombra también tuvieron menos cobertura de bosque en el paisaje circundante. Investigaciones a futuro pueden evaluar si los individuos en Yoro siguen la distribución ideal-despótica ya que este mecanismo sugeriría que las aves en café bajo sombra experimentan un incremento en condición corporal debido a una baja competencia.

Se observó que la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo fue mayor y la probabilidad de re-avistamiento menor en paisajes forestales complejos. Es probable que la complejidad estructural del bosque y la mayor altura del dosel influyeran negativamente en la probabilidad de re-avistamiento, ya que los individuos de *C. pusilla* fueron observados con frecuencia en la parte superior del dosel. Aparte de nuestro estudio, sólo encontramos otro que evaluó los factores de supervivencia aparente durante el período no-reproductivo de *C. pusilla* (Saracco et al. 2008). Los investigadores descubrieron que en el rango no-reproductivo y durante un periodo de cinco temporadas, la supervivencia aparente de *C. pusilla* fue mayor donde hubo una mayor productividad primaria, lo que apoya nuestros hallazgos de que los bosques influyen positivamente en la supervivencia aparente. Para otras aves canoras que invernan en paisajes cafetaleros, como *Setophaga ruticilla* en Jamaica, la supervivencia aparente durante el invierno fue comparable entre las fincas cafetaleras bajo sombra y los hábitats naturales como el bosque de mangle negro (Johnson et al. 2006).

La combinación de los hallazgos sobre la condición corporal y la supervivencia aparente para *C. pusilla* conduce a algunas interpretaciones sobre por qué estas medidas tienen respuestas opuestas al contexto del paisaje. Una interpretación es que las plantaciones de café bajo sombra y el bosque son hábitats complementarios en un paisaje productivo donde las plantaciones de café bajo sombra proporcionan alimento mientras que los bosques proporcionan hábitat de descanso y protección contra la depredación (Jirinec et al. 2011; McElaney 2019; Narango et al. 2019). Esto es sustentado por los hallazgos a nivel de sitio donde la condición corporal fue mayor en las fincas de café bajo sombra en comparación con

DAI. Por otro lado, podríamos interpretar que este patrón indica una trampa ecológica (Schlaepfer et al. 2002; Robertson y Hutto 2006) si las aves son atraídas a paisajes de café bajo sombra ricos en alimentos donde la supervivencia aparente es menor debido a un mayor riesgo de depredación. Muchos de los árboles utilizados en las fincas de café bajo sombra de Yoro, pertenecen a la familia Fabaceae (por ejemplo, *Inga* sp.) que se sabe que son los sitios preferidos de forrajeo para las aves canoras insectívoras migratorias en las fincas de café (Bakermans et al. 2012; Narango et al. 2019). Al mismo tiempo, las fincas de café bajo sombra de Yoro poseen cualidades estructurales de vegetación que pueden aumentar el riesgo de depredación al promover el uso de estas áreas por rapaces diurnas como el Picapiedras Común (*Glaucidium brasilianum*) (Bailey y King 2019, observación personal). Estas nociones de compensación entre medidas de desempeño como la condición corporal y la evitación de la depredación se discuten en un estudio sobre *H. mustelina* en Belice, donde los individuos con mayor condición corporal se encontraron en hábitats pobres en alimentos (McKinnon et al. 2015). En este escenario, la compensación es que los individuos con mejor condición se asientan en zonas más pobres en recursos alimenticios si ello significa evitar la depredación (Brown y Kotler 2004). Otra interpretación surge de la observación de que una menor supervivencia aparente podría indicar una mayor emigración en lugar de una menor supervivencia real, ya que la emigración y la mortalidad no se pueden distinguir con el marco de los modelos CJS (Schaub y Royle 2014). Bajo esta interpretación, el hábitat del café bajo sombra tiene recursos que sostienen y aumentan la condición corporal de *C. pusilla*, pero la supervivencia aparente es menor en los paisajes dominados por el café bajo sombra debido a la alta emigración. En este escenario, los paisajes boscosos tienen menor emigración porque poseen recursos alimenticios constantes que permiten a los individuos permanecer allí. El vínculo entre la persistencia en el sitio de invernada y la alta disponibilidad de alimento se ha demostrado en otros trabajos sobre el Chipe Charquero (*Parkesia noveboracensis*) en Puerto Rico (Smith et al. 2011). La consistencia de la disponibilidad de recursos del bosque en comparación con el café bajo sombra también podría explicar por qué los individuos no necesitan acumular más peso, ya que sólo los individuos en condiciones alimentarias desfavorables pueden necesitar ser más pesados como una protección contra la escasez de alimentos (Lima 1986). Si la emigración del café bajo sombra es mayor, podría ser local, es decir, los individuos podrían no estar disponibles para el re-avistamiento debido al movimiento entre la actividad diurna y los lugares de descanso (McElaney 2019). También podría ser regional, si los individuos en paisajes de café bajo sombra son más propensos a adoptar una estrategia de uso del espacio transitoria o errante (Brown y Sherry 2008; Bailey y King 2019) o podría implicar movimientos intra-tropicales de larga distancia (Knight et al. 2019). Sin embargo, no encontramos un efecto del número de semana en nuestros modelos de supervivencia aparente, lo que sugiere que la probabilidad de re-avistamiento de los individuos se mantuvo relativamente constante en relación con la progresión de la temporada no-reproductiva.

Aunque encontramos que la supervivencia invernal fue menor en paisajes dominados por café bajo sombra, otros estudios han encontrado que las estimaciones de supervivencia anual pueden indicar que el café y el bosque son comparables para el desempeño de las especies (González et al. 2020; González et al. 2021). El papel de la densidad de borde como parte de

la medida compuesta del paisaje no nos queda claro. Puede ser el resultado de una cualidad inherente de los remanentes forestales de Yoro o podría indicar una interacción inexplorada entre la configuración y la composición del paisaje, como encontró un estudio con la abundancia de artrópodos en paisajes productivos en Europa (Martin et al. 2019). Estábamos interesados en evaluar la influencia del borde en el desempeño ya que un estudio previo en nuestra área de estudio encontró que los *H. mustelina* que utilizaban el borde entre el bosque y el café tuvieron tasas de supervivencia más bajas (Bailey y King 2019). Sin embargo, debido a que los paisajes dominados por el bosque también tuvieron una alta densidad de borde (Fig. 2), ambos se incluyeron en la misma variable predictora del componente principal y no pudimos evaluar los efectos de la calidad del borde por separado.

En nuestro estudio las propiedades privadas muestreadas se encuentran en una región montana que requiere de un alto esfuerzo logístico. Encontramos retos para obtener un tamaño de muestra balanceado entre los distintos tipos de sistema de manejo de fincas. Aun así consideramos que si bien tuvimos menos sitios en cafetales bajo sombra que en sitios DAI, las distribuciones posteriores de los modelos brindan evidencia a los resultados de condición corporal de *C. pusilla* en Yoro (Fig. 3a-b). También, en nuestros modelos al incorporar el contexto de paisaje se demostró que los atributos que rodean las fincas contribuyen variabilidad a cada sitio. Nuestro método analítico ayuda a complementar los resultados ya que al usar variables continuas en los modelos de paisaje cada sitio cuenta con una característica más allá de su sistema de manejo.

A pesar de nuestras limitantes, hemos contribuido a un creciente campo de investigación sobre el papel de los paisajes productivos en la ecología de las aves canoras migratorias durante el periodo no-reproductivo. La calidad de los hábitats agrícolas en el desempeño de las aves canoras migratorias se ha enfocado en el café bajo sombra (como se revisa en Albert et al. 2020). Determinar cómo influye el café bajo sombra en el desempeño no es sencillo. De hecho, los hallazgos son mixtos con la condición corporal y la supervivencia aparente siendo comparables entre el café bajo sombra y el bosque, o aumentando, o disminuyendo con la cobertura de la finca de café bajo sombra (Bakermans et al. 2009, Chandler y King 2011, Colorado y Rodewald 2017, Bailey y King 2019, González et al. 2020, 2021). Sabemos lo suficiente a partir de estos estudios mencionados para reconocer que el café bajo sombra es un hábitat viable, pero que el bosque sigue teniendo un valor intrínseco (González et al. 2021). Sin embargo, todavía necesitamos saber cómo estos hábitats sustentan a más especies, en diferentes regiones y a largo plazo para dar cuenta de la ecología inherente de las especies, la variación geográfica y las prácticas humanas que dan forma a los paisajes, y la variabilidad anual, respectivamente (Faaborg et al. 2010). Además, los estudios en paisajes productivos son muy relevantes para la conservación.

La conservación del hábitat en los paisajes productivos puede seguir una de dos estrategias (Green et al. 2005): una que integre los sistemas de producción con árboles nativos (*land-sharing*, café bajo sombra) u otra que conserve las parcelas de bosque dentro del paisaje (*land-sparing*, por ejemplo, DAI). Ambas estrategias son viables para el sustento de las personas, así como para mantener la biodiversidad; y se han realizado investigaciones aviares

en ambos casos (Kremen y Merenlender 2018; Valente et al. 2022). En nuestro sistema de estudio, las fincas de café bajo sombra pueden no ser de calidad óptima para la supervivencia aparente durante el invierno, ya que observamos que la mayoría de las fincas fueron monocultivos de sombra, sensu Moguel y Toledo (1999). Sin embargo, existen prácticas de manejo de fincas de café bajo sombra propuestas para mejorar este sistema de producción para las aves y la biodiversidad (según revisión de González-Prieto 2018). En nuestra área de estudio, hay 19 fincas que implementan la estrategia DAI, que abarcan ca. 70 hectáreas de café y 150 hectáreas de bosque o hábitat de sucesión temprana, para la conservación dentro de estas fincas de DAI. Aún no se han desarrollado prácticas de manejo para las fincas DAI que promuevan la supervivencia aparente de las aves canoras migratorias y otra biodiversidad, pero se han recomendado algunas mejores prácticas para apoyar la riqueza de especies dependientes del bosque (Ritterson et al. 2021b). Para la conservación de la riqueza y diversidad de especies de aves canoras migratorias, los investigadores sostienen que es ventajoso equilibrar tanto la agroforestería como conservar bosques adyacentes a los cultivos (Valente et al. 2022). Añadimos que estos dos marcos y el contexto paisajístico pueden ayudarnos a comprender lo que se necesita en el manejo a escala de paisaje para mantener las medidas de desempeño.

Hemos evaluado la influencia del paisaje en las medidas de desempeño poblacional e individual. Investigaciones anteriores recomendaron el uso de más de una medida para evaluar la calidad del hábitat, con la condición corporal, la supervivencia y la densidad como medidas que pueden ser informativas (Johnson et al. 2006, González et al. 2021). Reforzamos estas recomendaciones, especialmente desde que descubrimos cómo la supervivencia aparente en el período no-reproductivo y la condición corporal tuvieron respuestas diferentes. También recomendamos que los estudios consideren el contexto del paisaje, caracterizando primero el paisaje de interés para derivar medidas informativas como predictores. En el paisaje productivo de Yoro, la conservación de los bosques para el desempeño de las aves migratorias debería ser una prioridad, ya que influyen positivamente en la supervivencia aparente durante el período no-reproductivo. Además, las fincas de café bajo sombra pueden proporcionar un hábitat valioso también para la condición corporal, mostrando un potencial de manejo para conservar las aves canoras migratorias.

Cuadro 2. Resumen de estadísticas obtenidas de la distribución posterior para los parámetros de modelos que evaluaron la influencia de hora de captura y fecha ordinal sobre condición corporal en *Cardellina pusilla* y *Hylocichla mustelina* en Yoro, Honduras durante 2018 – 2019/2019 – 2020. Se presentan la media posterior, desviación estándar (DE) e intervalos creíbles de confianza al 95% (ICC).

Especie	Modelo	Parámetro	Media (DE)	ICC Menor	ICC Mayor
<i>Cardellina pusilla</i>	Condición corporal~ Fecha ordinal + Fecha ordinal ²	Intercepto	6.86 (0.10)	6.67	7.06
		Fecha ordinal	0.17 (0.07)	0.03	0.30
		Fecha ordinal ²	0.06 (0.07)	-0.07	0.19
	Condición corporal~ Hora de captura	Intercepto	6.95 (0.07)	6.81	7.09
		Hora de captura	0.12 (0.07)	-0.02	0.25
<i>Hylocichla mustelina</i>	Condición corporal ~ Fecha ordinal + Fecha ordinal ²	Intercepto	48.62 (0.59)	47.47	49.77
		Fecha ordinal	0.81 (0.48)	-0.14	1.75
		Fecha ordinal ²	0.93 (0.45)	0.05	1.83
	Condición corporal~ Hora de captura	Intercepto	49.13 (0.41)	48.33	49.94
		Hora de captura	0.36 (0.45)	-0.53	1.23

Cuadro 3. Resumen de estadísticas obtenidas de la distribución posterior para los parámetros de modelos que evaluaron la influencia del contexto del sitio y paisaje sobre la condición corporal de *Cardellina pusilla* durante el período no-reproductivo en Yoro, Honduras 2018 – 2019/2019 – 2020. Se presentan la media posterior, desviación estándar (DE) e intervalos creíbles de confianza al 95% (ICC).

Modelo	Parámetro	Media (DE)	ICC Menor	ICC Mayor
Contexto del sitio sobre condición corporal (N = 97)				
Condición corporal ~ Sistema de manejo + Elevación + Temporada + Fecha ordinal	Intercepto	6.87 (0.13)	6.62	7.12
	Café bajo sombra	0.47 (0.18)	0.10	0.83
	Café bajo sol	-0.04 (0.33)	-0.68	0.62
	Elevación	0.01 (0.09)	-0.17	0.18
	Temporada dos	-0.18 (0.15)	-0.49	0.11
	Fecha ordinal	0.14 (0.08)	-0.01	0.29
Contexto de paisaje sobre condición corporal (N = 104)				
Condición corporal~ PC1- aumento de hábitats abiertos + PC2- aumento de bosque/densidad de borde + Elevación + Temporada + Fecha ordinal	Intercepto	6.97 (0.10)	6.78	7.16
	PC1- aumento de hábitats abiertos	-0.11 (0.12)	-0.33	0.13
	PC2 - aumento de bosque/densidad de borde	-0.31 (0.10)	-0.50	-0.11
	Elevación	0.03 (0.09)	-0.14	0.21
	Temporada dos	-0.21 (0.15)	-0.51	0.09
	Fecha ordinal	0.11 (0.07)	-0.03	0.24

Cuadro 4. Coeficientes del modelo de contexto de paisaje para la supervivencia aparente (ϕ) y probabilidad de re-avistamiento (p) de *Cardellina pusilla* (N = 48) durante 2019 – 2020 en Yoro, Honduras. Media posterior (DE) e intervalos creíbles de confianza (ICC) al 95%. Efectos claros se señalan en negritas.

Contexto	Modelo	Parámetros	Media (DE)	ICC Menor	ICC Mayor
Paisaje	logit(ϕ) ~ PC1- aumento de hábitats abiertos + PC2- aumento de bosque/densidad de borde + Elevación	Media ϕ	0.989 (0.011)	0.959	0.999
		PC1-aumento de hábitats abiertos ϕ	0.37 (1.28)	-2.25	2.80
		PC2- aumento de bosque/densidad de borde ϕ	2.20 (1.72)	0.04	6.65
		Elevación	-0.13 (1.30)	-2.91	2.23
	logit(p) ~ PC2 - aumento de bosque/densidad de borde + Número de semana	Media p	0.685 (0.12)	0.43	0.88
		PC2- aumento bosque/densidad de borde p	-0.66 (0.22)	-1.10	-0.22
		Número de semana	0.005 (0.05)	-0.10	0.10

LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45:262–271.
<https://doi.org/10.1111/j.17447429.2012.00908.x>
- Albert, S., J. D. Wolfe, J. Kellerman, T. Sherry, B. J. M. Stutchbury, N. J. Bayly, and A. Ruiz-Sánchez. 2020. Habitat ecology of Nearctic-Neotropical migratory landbirds on the nonbreeding grounds. *Ornithological Applications* 122: 1–18. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa055>
- Ammon, E. M., and W. M. Gilbert. 2020. Wilson’s Warbler (*Cardellina pusilla*), version 1.0. In P. G. Rodewald, Editor. *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
<https://doi.org/10.2173/bow.wlswar.01>
- Arce, V. J., R. Raudales, R. Trubey, D. I. King, R. B. Chandler, and C. C. Chandler. 2009. Measuring and managing the environmental cost of coffee production in Latin America. *Conservation and Society* 7:141–144.
<https://doi.org/10.4103/0972-4923.58645>
- Bailey, B. A., and D. I. King. 2019. Habitat selection and habitat quality for wintering wood thrushes in a coffee growing region in Honduras. *Global Ecology and Conservation* 20:e00728–e00728.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00728>
- Bakermans, M. H., A. D. Rodewald, A. C. Vitz, and C. Rengifo. 2012. Migratory bird use of shade coffee: The role of structural and floristic features. *Agroforestry Systems* 85:85–94.
<https://doi.org/10.1007/s10457-011-9389-0>
- Bakermans, M. H., A. C. Vitz, A. D. Rodewald, and C. G. Rengifo. 2009. Migratory songbird use of shade coffee in the Venezuelan Andes with implications for conservation of cerulean warbler. *Biological Conservation* 142:2476–2483. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.018>
- Bennett, R. E., W. Leuenberger, B. B. Bosarreyes Leja, A. Sagone Cáceres, K. Johnson, and J. Larkin. 2018. Conservation of Neotropical migratory birds in tropical hardwood and oil palm plantations. *PLoS ONE* 13:1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210293>
- Bennett, R. E., A. D. Rodewald, and K. V. Rosenberg. 2019. Overlooked sexual segregation of habitats exposes female migratory landbirds to threats. *Biological Conservation* 240:108266.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108266>
- Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7:434–455.
<https://doi.org/10.1080/10618600.1998.10474787>
- Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999–1014. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x>

- Brown, D. R., and T. W. Sherry. 2008. Alternative strategies of space use and response to resource change in a wintering migrant songbird. *Behavioral Ecology* 19:1314–1325. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn073>
- Buelow, C. A., R. Baker, A. E. Reside, and M. Sheaves. 2017. Spatial dynamics of coastal forest bird assemblages: The influence of landscape context, forest type, and structural connectivity. *Landscape Ecology* 32:547–561. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0461-z>
- Bulluck, L., E. Ames, N. Bayly, J. Reese, C. Viverette, J. Wright, A. Caguazango, and C. Tonra. 2019. Habitat-dependent occupancy and movement in a migrant songbird highlights the importance of mangroves and forested lagoons in Panama and Colombia. *Ecology and Evolution* 9:11064–11077. <https://doi.org/10.1002/ece3.5610>
- Bürkner, P. C. 2017. brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software* 80:1–28. <https://www.jstatsoft.org/article/view/v080i01>
- Bürkner, P. C. 2018. Advanced bayesian multilevel modeling with the R package brms. *The R Journal* 10:395–411. <https://doi.org/doi:10.32614/RJ-2018-017>
- Calvert, A. M., J. Woodcock, and J. D. McCracken. 2010. Contrasting seasonal survivorship of two migratory songbirds wintering in threatened mangrove forests. *Avian Conservation and Ecology* 5:2. <https://doi.org/10.5751/ACE-00377-050102>
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M., de Freitas, and L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>
- Catry, P., R. A. Phillips, and J. P. Croxall. 2005. Sexual segregation in birds: Patterns, processes and implications for conservation. In K. Ruckstuhl and P. Neuhaus, editors. *Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, NY, USA, pp. 351–378.
- Chandler, R. B., and D. I. King. 2011. Habitat quality and habitat selection of golden-winged warblers in Costa Rica: an application of hierarchical models for open populations. *Journal of Applied Ecology* 48: 1038–1047. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02001.x>
- Chandler, R. B., D. I. King, R. Raudales, R. Trubey, C. Chandler, and V. J. Arce Chávez. 2013. A small-scale land-sparing approach to conserving biological diversity in tropical agricultural landscapes. *Conservation Biology* 27:785–795. <https://doi.org/10.1111/cobi.12046>
- Chin, S., E. A. McKinnon, K. C. Fraser, J. Rotenberg, and B. J. M. Stutchbury. 2014. No sex bias in Wood Thrushes (*Hylocichla mustelina*) captured by using audio playback during the non-breeding season. *The Wilson Journal of Ornithology* 126:599–605. <https://doi.org/10.1676/13-187.1>

- Colorado, G. J., and A. D. Rodewald. 2017. Patterns of change in body condition in wintering Neotropical-Nearctic migratory birds in shaded plantations in the Andes. *Agroforestry Systems* 91:1129–1137. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9989-9>
- Cooper, N. W., M. A. Thomas, and P. P. Marra. 2021. Vertical sexual habitat segregation in a wintering migratory songbird. *Ornithology* 138:1–11. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukaa080>
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438. <https://doi.org/10.2307/2334149>
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150:3–17. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00793.x>
- DeSante, D. F., J. F. Saracco, C. Romo de Vivar Alvarez, and S. Morales. 2009. MoSI (Monitoreo de sobrevivencia invernala) manual. California, USA
- Echeverri A., L. O. Frishkoff, J. P. Gomez, J. R. Zook, P. Juárez, R. Naidoo, K. M. A. Chan, and D. S. Karp. 2019. Precipitation and tree cover gradients structure avian alpha diversity in North-western Costa Rica. *Diversity and Distributions* 25:1222–1233. <https://doi.org/10.1111/ddi.12932>
- Evans, M., E. Gow, R. R. Roth, M. S. Johnson, and T. J. Underwood. 2020. Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), version 1.0. In A. F. Poole, editor. *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.woothr.01>
- Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, K. M. Dugger, S. A. Gauthreaux Jr., P. Heglund, K. A. Hobson, A. E. Jahn, D. G. Johnson, et al. 2010. Conserving migratory land birds in the New World: Do we know enough? *Ecological Applications* 20:398–418. <https://doi.org/10.1890/09-0397.1>
- Froehlich, D. 2007. Ageing North American landbirds by molt limits and plumage criteria: A photographic companion to the identification guide to North American Birds, Part I. Slate Creek Press. Bolinas, CA, USA. https://www.birdpop.org/docs/pubs/Froehlich_2009_Ageing_North_American_Landbirds_by_Molt_Limits_Photo_Guide.pdf
- Funk, C. C., P. J. Peterson, M. F. Landsfeld, D. H. Pedreros, J. P. Verdin, J. D. Rowland, B. E. Romero, G. J. Husak, J. C. Michaelsen, and A. P. Verdin. 2014. A quasi-global precipitation time series for drought monitoring. U. S. Geological Survey Data Series 832. <http://dx.doi.org/10.3133.ds832>
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206:431–438. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.03.040>

González, A. M., N. J. Bayly, S. Wilson, and K. A. Hobson. 2021. Shade coffee or native forest? Indicators of winter habitat quality for a long-distance migratory bird in the Colombian Andes. *Ecological Indicators* 131:108115. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108115>

González, A. M., S. Wilson, N. J. Bayly, and K. A. Hobson. 2020. Contrasting the suitability of shade coffee agriculture and native forest as overwinter habitat for Canada Warbler (*Cardellina canadensis*) in the Colombian Andes. *The Condor* 122:1–12. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa011>

González-Prieto, A. 2018. Conservation of Nearctic Neotropical migrants: the coffee connection. *Avian Conservation and Ecology* 13:19. <https://doi.org/10.5751/ACE-01223-130119>

Green, R. E., S. J. Cornell, J. P. W. Scharlemann, and A. Balmford. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307:550–555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>

Hesselbarth, M. H. K., M. Sciaini, K. A. With, K. Wiegand, and J. Nowosad. 2019. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42:1648–1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>

Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24:417–441. <https://doi.org/10.1037/h0071325>

Jirinec, V., B. R. Campos, and M. D. Johnson. 2011. Roosting behaviour of a migratory songbird on Jamaican coffee farms: landscape composition may affect delivery of an ecosystem service. *Bird Conservation International* 21:353–361. <https://doi.org/10.1017/S0959270910000614>

Johnson, M. D. 2007. Measuring habitat quality: A review. *The Condor* 109:489–504. <https://doi.org/10.1650/8347.1>

Johnson, M. D., T. W. Sherry, R. T. Holmes, and P. P. Marra. 2006. Assessing habitat quality for a migratory songbird wintering in natural and agricultural habitats. *Conservation Biology* 20:1433–1444. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00490.x>

Kellner, K. 2018. jagsUI: A wrapper around “rjags” to streamline “JAGS” analyses. <https://cran.r-project.org/web/packages/jagsUI/jagsUI.pdf>

Kéry, M., and M. Schaub. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS, First. Elsevier Inc.

Knight, S. M., E. A. Gow, D. W. Bradley, R. G. Clark, M. Bélisle, L. L. Berzins, T. Blake, E. S. Bridge, L. Burke, R. D. Dawson, et al. 2019. Nonbreeding season movements of a migratory songbird are related to declines in resource availability. *The Auk* 136:1–13. <https://doi.org/10.1093/auk/ukz028>

Komar, O. 2006. Ecology and conservation of birds in coffee plantations: A critical review. *Bird Conservation International* 16:1–1. <https://doi.org/10.1017/S0959270906000074>

Kremen, C., and A. M. Merenlender. 2018. Landscapes that work for biodiversity and people. *Science* 362:eaau6020. <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>

Kresnik, R. J., and B. J. M. Stutchbury. 2014. Space-use strategies of wintering Ovenbirds in Belize: Causes and consequences. *Journal of Field Ornithology* 85:274–288. <https://doi.org/10.1111/jof.12067>

Labocha, M. K., and J. P. Hayes. 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology* 153:1–22. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0706-1>

La Sorte, F. A., D. Fink, P. J. Blancher, A. D. Rodewald, V. Ruiz-Gutierrez, K. V. Rosenberg, W. M. Hochachka, P. H. Verburg, and S. Kelling. 2017. Global change and the distributional dynamics of migratory bird populations wintering in Central America. *Global Change Biology* 1–13. <https://doi.org/10.1111/gcb.13794>

Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>

Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: Determinants of body mass in birds. *Ecology* 67:377–385. <https://doi.org/10.2307/1938580>

Lynch, J. F., E. S. Morton, and M. E. Van der Voort. 1985. Habitat segregation between the sexes of wintering Hooded Warblers (*Wilsonia citrina*). *The Auk* 102:714–721. <https://doi.org/10.1093/auk/102.4.714>

Marra, P. P., E. B. Cohen, S. R. Loss, J. E. Rutter, and C. M. Tonra. 2015. A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology Letters* 11:20150552. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0552>

Martin, E. A., M. Dainese, Y. Clough, A. Báldi, R. Bommarco, V. Gagic, M. P. D. Garratt, A. Holzschuh, D. Kleijn, A. Kóvacs-Hostyánszki, et al. 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters* 22:1083–1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>

McElaney, S. 2019. Contrasting non-breeding ecology of Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) in Andean forest and shade-grown coffee plantations. Master of Science thesis, The University of Western Ontario, Ontario, Canada.

McKinnon, E. A., J. A. Rotenberg, and B. J. M. Stutchbury. 2015. Seasonal change in tropical habitat quality and body condition for a declining migratory songbird. *Oecologia* 179:363–375. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3343-1>

Moguel, P., and V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11–21. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97153.x>

Morton, E. S., J. F. Lynch, K. Young, P. Mehlhop. 1987. Do male Hooded Warblers exclude females from nonbreeding territories in Tropical forest? *The Auk* 104: 133–135.
<https://www.jstor.org/stable/4087245>

Murillo, D., D. Alvarado, F. Rodríguez Vásquez, C. Taylor, and D. King. 2023. Dosel abierto integrado (DAI) en cultivos de café *Coffea arabica* como herramienta de conservación de aves migratorias Neártico-Neotropicales y aves residentes en Yoro, Honduras. *Ornitología Neotropical* 34: 98–106. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v34i2.1067>

Narango, D. L., D. W. Tallamy, K. J. Snyder, and R. A. Rice. 2019. Canopy tree preference by insectivorous birds in shade-coffee farms: Implications for migratory bird conservation. *Biotropica* 51:387–398. <https://doi.org/10.1111/btp.12642>

Oksanen, J., G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. O’Hara, P. Solymos, M. Stevens, E. Szoecs, et al. 2018. *vegan: Community Ecology Package*

Pacheco-Muñoz, R., A. Ceja-Madrigal, E. Pérez-Negrón, A. K. Ortiz-Asbun, and J. E. Schondube. 2022. Wintering town: Individual quality of migratory warblers using green urban areas in a Neotropical city. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:1002.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.779507>

Partners in Flight. 2021. Avian Conservation Assessment Database.
<https://pif.birdconservancy.org/avian-conservation-assessment-database/>

Pebesma, E. 2018. Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *The R Journal* 10:439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>

Peig, J., and A. J. Green. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>

Pendrill, F., U. M. Persson, J. Godar, and T. Kastner. 2019. Deforestation displaced: Trade in forest-risk commodities and the prospects for a global forest transition. *Environmental Research Letters* 14:055003–055003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab0d41>

Perez Cabral, J., D. Faria, and J. C. Morante-Filho. 2021. Landscape composition is more important than local characteristics for bird assemblages in cocoa agroforest systems. *Forest Ecology and Management* 481:118704–118704. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118704>

Plummer, M. 2003. A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing (2003)*. Vienna, Austria. pp 1–10.

Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, California, USA

R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of Principal Component Analysis in applied research. *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A* 26:329–358.
<https://www.jstor.org/stable/25049339>

Rappole, J. H., and M. V. McDonald. 1994. Cause and effect in population declines of migratory birds. *The Auk* 111:652–660. <https://www.jstor.org/stable/4088468>

Rappole, J. H., M. A. Ramos, and K. Winker. 1989. Wintering Wood Thrush movements and mortality in southern Veracruz. *The Auk* 106:402–410. <https://www.jstor.org/stable/4087859>

Ritterson, J. D., D. I. King, and R. B. Chandler. 2021a. Habitat-specific survival of golden-winged warblers *Vermivora chrysoptera* during the non-breeding season in an agricultural landscape. *Journal of Avian Biology* 1–9. <https://doi.org/10.1111/jav.02442>

Ritterson, J. D., D. I. King, R. Raudales, R. Trubey, and R. B. Chandler. 2021b. Generating best management practices for avian conservation with a land-sparing agricultural system. *Agroforestry Systems* 7:. <https://doi.org/10.1007/s10457-020-00582-7>

Robertson, B. A., and R. L. Hutto. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87:1075–1085. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1075:AFFUET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:AFFUET]2.0.CO;2)

Rockwell, S. M., J. M. Wunderle Jr., T. S. Sillett, C. I. Bocetti, D. N. Ewert, D. Currie, J. D. White, and P. P. Marra. 2017. Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia* 183:715–726. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3788-x>

Rodenhouse, N. L., T. W. Sherry, and R. T. Holmes. 1997. Site-dependent regulation of population size: A new synthesis. *Ecology* 78: 2025–2042. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2025:SDROPS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2025:SDROPS]2.0.CO;2)

Rosenberg, K. V., A. M. Dokter, P. J. Blancher, J. R. Sauer, A. C. Smith, P. A. Smith, J. C. Stanton, A. Panjabi, L. Helft, M. Parr, and P. P. Marra. 2019. Decline of the North American avifauna. *Science* 366:120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>

Ruiz-Gutierrez, V., W. L. Kendall, J. F. Saracco, and G. C. White. 2016. Overwintering strategies of migratory birds: a novel approach for estimating seasonal movement patterns of residents and transients. *Journal of Applied Ecology* 53:1035–1045. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12655>

Ruiz-Sánchez, A., K. Renton, R. Rueda-Hernández. 2017. Winter habitat disturbance influences density and territory size of a Neotropical migratory warbler. *Journal of Ornithology* 158:63–73. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1368-9>

Sánchez-Clavijo, L. M., N. J. Bayly, P. F. Quintana-Ascencio. 2019. Habitat selection in transformed landscapes and the role of forest remnants and shade coffee in the conservation of resident birds. *Journal of Animal Ecology* 89:553–564. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13108>

Saracco, J. F., D. F. DeSante, P. Pyle, S. Morales, J. L. Alcántara, and C. Romo de Vivar Alvarez. 2008. Assessing winter habitat quality for migratory landbirds: A report on five winters (2002-03 through 2006-07) of the Monitoreo de Sobrevivencia Invernal (MoSI) program. https://www.birdpop.org/docs/pubs/Saracco_et_al_2008_Assessing_Winter_Habitat_Quality_for_Migratory_Landbirds.pdf

Schaub, M., and J. A. Royle. 2014. Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1316–1326. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12134>

Schlaepfer, M. A., M. C. Runge, and P. W. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* 17:474–480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)

Sherry, T. W., M. D. Johnson, K. A. Williams, J. D. Kaban, C. K. McAvoy, A. M. Hallauer, S. Rainey, and S. Xu. 2016. Dietary opportunism, resource partitioning, and consumption of coffee berry borers by five species of migratory wood warblers (Parulidae) wintering in Jamaican shade coffee plantations. *Journal of Field Ornithology* 87:273–292. <https://doi.org/10.1111/jofo.12160>

Smith, J. A., L. R. Reitsma, and P. P. Marra. 2010. Moisture as a determinant of habitat quality for a nonbreeding Neotropical migratory songbird. *Ecology* 91:2874–2882. <https://doi.org/10.1890/09-2212.1>

Smith, J. A., L. R. Reitsma, and P. P. Marra. 2011. Influence of moisture and food supply on the movement dynamics of a nonbreeding migratory bird (*Parkesia noveboracensis*) in a seasonal landscape. *The Auk* 128: 43–52. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10240>

Strong, A. M., and T. W. Sherry. 2000. Habitat-specific effects of food abundance on the condition of ovenbirds wintering in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 69:883–895. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00447.x>

Studds, C. E., and P. P. Marra. 2007. Linking fluctuations in rainfall to nonbreeding season performance in a long-distance migratory bird, *Setophaga ruticilla*. *Climate Research* 35: 115–122. <https://doi.org/10.3354/cr00718>

Taylor, C. M., and B. J. M. Stutchbury. 2016. Effects of breeding versus winter habitat loss and fragmentation on the population dynamics of a migratory songbird. *Ecological Applications* 26:424–437. <https://doi.org/10.1890/14-1410>

Townsend, J. M., C. C. Rimmer, K. P. McFarland, J. E. Goetz. 2012. Site-specific variation in food resources, sex ratios, and body condition of an overwintering migrant songbird. *The Auk* 129:683–690. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.12043>

Valente, J. J., R. E. Bennett, C. Gómez, N. J. Bayly, R. A. Rice, P. P. Marra, T. B. Ryder, and T. S. Sillett. 2022. Land-sparing and land-sharing provide complementary benefits for conserving avian biodiversity in coffee-growing landscapes. *Biological Conservation* 270:109568.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109568>

Wunderle, J. M., and W. J. Arendt. 2017. The plight of migrant birds wintering in the Caribbean: Rainfall effects in the annual cycle. *Forests* 8:115. <https://doi.org/10.3390/f8040115>

Wunderle, J. M., P. K. Lebow, J. D. White, D. Currie, and D. N. Ewert. 2014. Sex and age differences in site fidelity, food resource tracking, and body condition of wintering Kirtland's Warblers (*Setophaga kirtlandii*) in The Bahamas. *Ornithological Monographs* 80:1–62.
<https://doi.org/10.1642/aoum.80-1>

Zuur, A.F., E. N. Ieno, and G. M. Smith. 2007. *Analysing ecological data*. Springer Science. New York, USA.