

POTENTIAL EFFECTS OF THE CLIMATE CHANGE IN THE DISTRIBUTION OF HUMMINGBIRDS: A STUDY CASE WITH HUMMINGBIRDS FROM THE GENUS *AMAZILIA* AND *CYNANTHUS*

Carlos Lara¹, Teresa Patricia Feria-Arroyo^{2*}, Jon Dale³, Jesús Muñoz⁴, María del Coro Arizmendi⁵, Juan Francisco Ornelas⁶, Raúl Ortíz-Pulido⁷, Claudia Isabel Rodríguez-Flores⁸, Román Díaz-Valenzuela⁹, Vanessa Martínez-García¹⁰, Anaíd Díaz-Palacios¹¹, Ruth Partida¹², Paula L. Enríquez¹³, José Luis Rangel-Salazar¹⁴ & Jorge Schondube¹⁵

^{1,10} Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México.

² Department of Biology, University of Texas–Pan American, Texas, USA.

³ Texas Environmental Studies and Analysis, LLC, Kingsville, TX, USA

⁴ Real Jardín Botánico (CSI), Madrid, España & Universidad Tecnológica Indoamérica, Ambato, Ecuador.

^{5,8} Laboratorio de Ecología, UBIPRO, FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.

⁶ Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, AC, Veracruz, México.

^{7,9} Centro de Investigaciones Biológicas Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.

¹¹ University of Bristol, Bristol, UK.

^{12,13,14} El Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, México.

¹⁵ Laboratorio de Ecología Funcional CIEco, UNAM, Morelia, México.

*Email: tpferia@utpa.edu

Resumen. – Los efectos potenciales del calentamiento global en la biodiversidad incluyen cambios latitudinales, altitudinales, de expansión o de contracción en la distribución de las especies. Debido a la tendencia observada del incremento en el calentamiento global en los próximos años, es necesario realizar estudios que permitan evaluar los cambios potenciales en las áreas de distribución de diferentes especies y biotas. Los colibríes son un grupo especialmente vulnerable al cambio climático ya que muchas de sus especies se encuentran catalogadas bajo diversos grados de amenaza. Con el objetivo de entender los efectos del cambio climático en la distribución de algunas especies de colibríes, modelamos la distribución potencial actual y futura (año 2050) de *Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Cynanthus sordidus*, y *C. latirostris* mediante el uso de distintos modelos de cambio climático y con el escenario A1b (equilibrado). Adicionalmente, se determinó para cada especie de colibrí el porcentaje de área potencial predicha en el presente y futuro en las áreas naturales protegidas de México. Los modelos sugieren que las condiciones climáticas favorables para *A. violiceps* y *C. latirostris* se expandirán hacia el norte de su actual distribución, aunque sus áreas actuales en el sur de México no se verán afectadas. Sin embargo, las condiciones climáticas de las áreas de distribución actuales de *A. beryllina* y *C. sordidus* podrían verse afectadas particularmente en el sureste y la parte montañosa del centro de México, sin tener sitios con condiciones favorables para una posible expansión hacia el norte de su distribución. Aún cuando *A. beryllina* presentará una importante reducción en su área de distribución, *C. sordidus* podría ser la especie más afectada, ya que su área de distribución actual

corresponde a las áreas con bosque tropical caducifolio, uno de los bosques tropicales más amenazados del mundo. Finalmente sugerimos que un análisis más adecuado en el modelado de la distribución de los colibríes debe considerar a las especies de plantas con las que interactúan.

Palabras clave: *Amazilia*, *Cyananthus*, cambio climático, colibríes, distribución potencial, México, modelos de distribución de especies.

Abstract. – Potential effects of the climate change in the distribution of hummingbirds: a study case with hummingbirds from the genus *Amazilia* and *Cyananthus*. – The effects of the climate global change on biodiversity include changes in the latitudinal and altitudinal distribution of organisms, as well as contractions and expansions of present ranges. The expected acceleration of the change on next years recommends increasing research to predict potential changes in distribution either for organisms and biomes. The aim of this study is to foresee changes in distribution of four tropical hummingbirds (*Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Cyananthus sordidus*, and *C. latirostris*) for the year 2050 under the A1b scenario. Additionally, we calculate the present and future potential area intersecting protected natural areas in Mexico. The favorable climatic conditions for *A. violiceps* and *C. latirostris* show a possible tendency to expand towards the north of their distribution without affecting their original distribution in the south of Mexico. Nevertheless *A. beryllina* and *C. sordidus* could lose their local populations in the south and the mountainous part of central Mexico, without having possible sites of expansion towards the north. Even though *A. beryllina* will show an important reduction in its area of distribution, particularly in the mountainous zones, *C. sordidus* could be the most affected species of those analyzed since its original distribution exists within the tropical dry forest, one of the most threatened forests of the world. Short-term work should include distribution models of plant species that these hummingbirds visit.

Key words: *Amazilia*, *Cyananthus*, climate change, potential distribution, hummingbirds, México, species distribution models.

INTRODUCCIÓN

Los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad son inminentes (Berg *et al.* 2010). Ya se han documentado modificaciones en los periodos de migración, reproducción, alteración en las interacciones biológicas (p.e., polinizador-planta; cadenas tróficas) (Parmesan 2006, Memmot *et al.* 2007, Berg *et al.*, 2010), así como cambios en las distribuciones originales de las especies (Parmesan, 2006, Sinervo *et al.*, 2010, Peterson *et al.*, 2010). Estas modificaciones se han reportado para poblaciones o especies individuales, sin embargo las respuestas de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas ante estos cambios permanecen inciertas (Berg *et al.*, 2010). Se estima que el calentamiento global se acelerará en los próximos años, y con ello los efectos negativos en los diferentes grupos taxonómicos (IPCC 2007). Por ello, recientemente se ha dado un auge con respecto al uso de modelos de distribución de especies que permiten proyectar los efectos del cambio climático en la distribu-

ción de las especies en el mediano y largo plazo (McNyset 2005, Peterson *et al.* 2005, Lawler *et al.* 2006, Ward 2007), con la finalidad, entre otras cosas, de diseñar programas de conservación viables para las especies afectadas.

Sin lugar a duda, uno de los grupos que merece especial atención en cualquier estudio de conservación son los polinizadores, los cuales proveen un servicio esencial para los ecosistemas que resulta en el entrecruzamiento y reproducción sexual de más del 90% de las especies de plantas con flores en el planeta (Eardley *et al.* 2006). Este servicio asegura no sólo el mantenimiento de la diversidad biológica en los ecosistemas naturales, sino un beneficio directo a la sociedad humana al asegurar la producción agrícola de una gran cantidad de alimentos. A diferencia de otros organismos que prestan servicios esenciales a los ecosistemas tales como el control de plagas, los polinizadores están a menudo inmersos en interacciones altamente dependientes con las plantas (Pellmyr 2002). Por esta característica, cualquier factor ambiental que afecte a los po-

linizadores tendrá un efecto colateral en sus plantas y viceversa. Aunque la mayoría de las plantas son polinizadas por insectos (Proctor *et al.* 1996), aproximadamente 900 especies de aves tales como colibríes (familia Trochilidae), pájaros sol (Nectariniidae) y mieleros (Meliphagidae) polinizan plantas vasculares de alrededor de 500 géneros (Nabhan & Buchmann 1997, Sekercioglu 2006). Dentro del grupo de las aves polinizadoras, los colibríes representan al grupo más diverso y con mayor dependencia hacia el recurso néctar, lo cual repercute en interacciones altamente especializadas con sus plantas.

Los colibríes son aves exclusivas del continente Americano. Han sido descritas alrededor de 330 especies, principalmente en la región Neotropical (Stiles 1981, Bleiweiss *et al.* 1997, Schuchmann 1999). En México, se reconocen 57 especies de colibríes de las cuales 24 son endémicas (Schuchmann 1999, Torres-Chávez & Navarro 2000). Entender la ubicación, forma, tamaño y las asociaciones de las áreas geográficas de las especies de colibríes y las especies de plantas que polinizan ayudaría a entender procesos muy variados de diversas disciplinas de la biología, desde procesos de evolución de especies, de co-evolución polinizador-planta y también complejos patrones biogeográficos observados en Mesoamérica. Muchas especies de colibríes están restringidas a regiones geográficas precisas, lo que sugiere que podrían ser muy útiles como modelos en estudios bio- y filogeográficos (Torres-Chávez & Navarro 2000). Los colibríes, fundamentalmente debido a su belleza y la espectacularidad de su vuelo, han sido estudiados con relativa profundidad, por lo que sus áreas de distribución se conocen relativamente bien (McGuire *et al.* 2007). Todas estas características hacen de los colibríes un grupo interesante para estudiar el impacto potencial del cambio climático global. Si consideramos los datos disponibles, que indican que los cambios en el clima global continuarán e incluso se acelerarán en los

próximos 50-100 años (IPCC 2007), resulta imprescindible entender cómo los colibríes responderán a este cambio climático, con el fin de enfrentar los retos actuales y futuros de su conservación.

El objetivo de nuestro trabajo fue identificar los cambios en el área de distribución potencial de algunas especies de colibríes presentes en México, como consecuencia del cambio climático global. Para ello, elegimos como modelo a cuatro especies de colibríes que han sido ampliamente estudiados en cuanto a su distribución puntual (presencia: latitud/longitud) y que muestran un grado de endemidad variado, *Amazilia beryllina* (amplia distribución), *A. violiceps* (semi endémico), *Cyananthus sordidus* (endémico), y *C. latirostris* (semi endémico). Dichas estimaciones permiten determinar el grado de amenaza al que se verán sometidas estas especies, tanto por el incremento o disminución de su área de distribución potencial, como por la identificación de qué parte del área potencial futura esta incluida en la actual red de Áreas Naturales Protegidas (ANP'S) de México.

MÉTODOS

Especies de estudio. Para evaluar el efecto potencial del cambio climático en la distribución de los colibríes, se utilizaron dos especies del género *Cyananthus* (*C. latirostris* Swainson 1827 y *C. sordidus* Gould 1859), endémico de México y el extremo suroeste de los Estados Unidos; y dos especies del género *Amazilia* (*A. beryllina* Deppe 1830 y *A. violiceps* Gould 1859), de amplia distribución en Mesoamérica (AOU 1998). No obstante, los modelos se realizaron solo para la extensión de México dado que se cuenta con una base de datos que esta exhaustivamente revisada por los autores de este artículo solo para este país.

El colibrí de pico ancho (*C. latirostris*), es un colibrí de tamaño mediano (9-10 cm y peso entre 4 y 5 g), dimórfico y parcialmente migrato-

rio con movimientos durante el invierno desde las zonas más norteñas de su distribución hacia el sur. Es semiendémica, con poblaciones residentes durante la reproducción en el sur de Arizona y Nuevo México en Estados Unidos, y una distribución en México desde el suroeste de Chihuahua hasta el suroeste de Chiapas que incluye extensas áreas del occidente y centro del país. El colibrí oscuro (*C. sordidus*), es una especie de tamaño mediano (9-10 cm y peso aproximado de 5 g), cuyos sexos son parecidos en coloración. Es una especie endémica de México restringida además al bosque tropical caducifolio del suroeste del país (Howell & Webb 1995, Williamson 2001).

El colibrí berilo (*A. beryllina*) es un colibrí altamente territorial, de tamaño mediano (ambos sexos 9–10 cm y peso alrededor de 4.3 g), sexualmente monomórfico y migratorio altitudinal. Tiene una amplia distribución, que va desde el noroeste, occidente, centro y suroeste de México hasta Guatemala y Honduras. El colibrí corona violeta (*A. violiceps*) es un colibrí de tamaño mediano (9-10 cm, peso aproximado de 5 g), dimórfico y parcialmente migratorio latitudinal. Esta especie es semiendémica de México con poblaciones residentes durante la reproducción en el sur de Arizona y Nuevo México en Estados Unidos, con una distribución en México desde el sur y noroeste de la planicie del Pacífico hasta el suroeste del centro del país (Howell & Webb 1995, Williamson 2001).

Modelos de distribución y su instrumentación. Se elaboró una base de datos con todos los registros históricos disponibles de las cuatro especies de colibríes a partir de diversas fuentes de consulta como la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF por sus siglas en inglés, www.gbif.org); la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB <http://www.conabio.gob.mx>); el Atlas de las Aves de México (Navarro-Sigüenza *et al.* 2003); y datos no publicados de los autores. Los registros repetidos a través

de las diversas fuentes fueron eliminados. Se omitió toda aquella información dudosa y ambigua (i.e. que no contara con los datos precisos de localidad, o coordenadas geográficas dudosas y que no pudiesen ser verificadas). Todos los registros históricos sin coordenadas geográficas fueron georeferenciados de manera directa a través de la consulta de mapas topográficos de 1:50,000 (INEGI 1992).

Variables climáticas presentes y futuras. Para obtener los modelos de distribución potencial actual y futura se utilizaron 19 variables (Cuadro 1) obtenidas de WorldClim 1.4 (Hijmans *et al.* 2005). Estas 19 variables se utilizan ampliamente para modelar la distribución potencial de las especies dado que se consideran biológicamente significativas para caracterizar distribuciones de especies, ya que representan tendencias anuales, estacionalidad y factores limitantes o extremos (Hijmans *et al.* 2005).

Para modelar la distribución a futuro para el año 2050, se utilizó el escenario A1b que considera concentraciones medias de CO₂ atmosférico comparado con otros escenarios (por ejemplo A2: emisiones altas). El objetivo de este trabajo no es comparar los resultados de distribuciones potenciales contrastando diferentes escenarios de cambio climático (alto vs. moderado), por lo que se eligió el escenario A1b, el cual representa el punto medio de las condiciones futuras esperadas (IPCC 2007). Este escenario está caracterizado por considerar un desarrollo alternativo de tecnologías relacionadas con la energía -utilización de fuentes fósiles y no fósiles de un modo equilibrado (IPCC 2007). Para hacer las proyecciones a futuro se utilizaron los modelos de circulación general Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis (CCCMA), y el Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO).

Modelos de distribución de especies (MDE). De los diferentes métodos que existen para generar modelos de distribuciones

Cuadro 1. Variables bioclimáticas de Worldclim 1.3 usadas para modelar la distribución potencial de *Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Cynanthus sordidus*, y *C. latirostris*

Variables
Temperatura media anual
Rango medio diario (media mensual (t° máx.- t° min.))
Isotermalidad (B2/B7) (* 100)
Temperatura estacional (desviación estándar *100)
Temperatura máxima del mes más cálido
Temperatura mínima del mes más frío
Rango de temperatura anual (B5 - B6)
Temperatura media del mes más húmedo
Temperatura media del mes más seco
Temperatura media del trimestre más cálido
Temperatura media del trimestre más frío
Precipitación anual
Precipitación del mes más húmedo
Precipitación del mes más seco
Precipitación estacional (Coeficiente de variación)
Precipitación del trimestre más húmedo
Precipitación del trimestre más seco
Precipitación del trimestre más cálido
Precipitación del trimestre más frío

potenciales de especies (Guisan & Zimmermann 2000, Elith *et al.* 2006), usamos MaxEnt, ya que estudios recientes muestran que los resultados obtenidos mediante este método, en comparación con otros métodos, distingue de una mejor manera las áreas de distribución potencial adecuadas *vs.* no adecuadas (Elith *et al.* 2006, Hernández *et al.* 2006, Phillips 2008, Phillips & Dudík 2008). MaxEnt genera una distribución potencial del hábitat disponible en el área de estudio, que está en función de los datos ambientales y de la distribución geográfica conocida de la especie (únicamente datos de presencia: latitud/longitud). La mejor distribución potencial de una especie, de acuerdo con MaxEnt, es aquella más cercana a la uniforme, es decir, la más cercana a tener probabilidades iguales de presencia a lo largo

de toda el área de estudio, sujeta a la restricción de que la expectativa en la distribución modelada, para cada variable ambiental, debe concordar con su promedio empírico a lo largo de la distribución real conocida (Elith *et al.* 2010). El valor calculado por MaxEnt es de “similitud del hábitat” que se mide en una escala del 0 (similitud nula) al 1 (similitud alta). En este estudio se utilizó MaxEnt v. 3.2.19. (Phillips *et al.* 2006), con los parámetros predefinidos (umbral de convergencia = 0.00001, máximo número de iteraciones = 500, valor de regularización β = auto) siguiendo a Phillips *et al.* (2006). Los datos de distribución conocida se dividieron en 70% para obtener el modelo (datos de entrenamiento) y 30% para evaluarlo (datos de prueba). Con cada especie de colibrí se realizaron 20 replicas, y el mapa final es el

mapa promedio de las mismas, acotándonos a la distribución de las especies dentro de los límites políticos de México.

Evaluación de las predicciones. Se utilizó el área bajo la curva AUC (por sus siglas en inglés: *Area Under the Curve*) de los gráficos ROC, para evaluar únicamente las predicciones de las distribuciones en el presente obtenidas con MaxEnt. Este estadístico nos permite evaluar los casos correctamente clasificados para todos los umbrales de predicción (del 0 al 1). El valor de AUC está entre 0,5 y 1. Un valor de 0,5 equivale a una clasificación al azar, mientras que un valor de 1 indica un ajuste perfecto, es decir, que todos los casos han sido correctamente clasificados (Fielding & Bell 1997). El AUC se obtuvo en MaxEnt para los datos de entrenamiento y prueba. Debido a que contamos con 20 replicas, el AUC considerado fue el AUC promedio de los datos de prueba.

Estimación del área de distribución actual y futura. Dado que MaxEnt genera mapas en escalas del 0 al 1, los modelos de distribución potencial obtenidos para el presente y el futuro fueron reclasificados para obtener mapas binarios (presencia, 1/ausencia, 0), con el fin de estimar las áreas de distribución potencial predichas. Se utilizó la técnica de “*Maximum training sensitivity plus specificity*” la cual ha sido aplicada ampliamente (e.g., Liu

et al. 2005; Jiménez-Valverde *et al.* 2006; Hu y Jiang 2009) para definir el punto de corte en la obtención de mapas binarios. Los mapas binarios se proyectaron a coordenadas UTM 14 con una resolución espacial (tamaño de píxel) de 1000 x 1000 m. El área de distribución fue calculada considerando únicamente los píxeles con valores de presencia (1). Así mismo, se calculó el área de distribución potencial “ganada” o “perdida” para el futuro con respecto a la distribución potencial actual.

Áreas de distribución potencial y su estado de conservación. Para determinar si las especies se encuentran en algún área natural protegida se solaparon los mapas de las Áreas Naturales Protegidas (ANP) de México (Anónimo 1999), es decir aquellas áreas que cuentan con un decreto nacional para su protección con los mapas de distribución potencial binarios. Con este solapamiento se estimó para cada especie de colibrí el área de la distribución predicha y futura que engloban estas áreas protegidas.

RESULTADOS

Para las cuatro especies de colibríes seleccionadas para el estudio se dispuso de un total de 678 puntos de presencia. Todos los modelos para el presente alcanzaron valores de AUC de prueba mayores al 0.9 (Cuadro 2), lo que indica

Cuadro 2. Valores de AUC obtenidos durante el modelaje de las distribuciones presentes de las especies estudiadas utilizando MaxEnt. Se muestran los valores mínimos, promedios y máximos, estimados durante el análisis de los datos de entrenamiento y los datos de prueba.

Especie	AUC			AUC		
	Datos de entrenamiento			Datos de prueba		
	Mínimo	Promedio	Máximo	Mínimo	Promedio	Máximo
<i>Amazilia beryllina</i>	0.9602	0.9747	0.9695	0.9181	0.9357	0.9556
<i>Amazilia violiceps</i>	0.9334	0.9396	0.9456	0.8735	0.8994	0.9217
<i>Cyananthus latirostris</i>	0.8855	0.8904	0.8971	0.8195	0.8484	0.8681
<i>Cyananthus sordidus</i>	0.9835	0.9853	0.9870	0.9623	0.9749	0.9834

que tienen un desempeño bueno, por lo que se utilizaron para proyectar el área de distribución potencial usando el escenario de cambio climático A1b para el 2050.

Bajo los dos modelos de cambio climático, CCCMA y CSIRO, *Amazilia beryllina* presentará hacia el 2050 una disminución en su distribución. Por el contrario, los modelos de *A. violiceps*, *Cyananthus latirostris* y *C. sordidus*, predicen un incremento neto en sus áreas de distribución (Figura 1, Cuadro 3).

Los resultados de ganancia o pérdida de distribución potencial (Cuadro 4) obtenidos muestran que para *A. beryllina* la pérdida de área es mucho mayor que la ganancia, y esta es particularmente centrada a las zonas montañosas del México tales como el Eje Neovolcánico Transversal, la Depresión del Balsas, el Sistema Montañoso del norte de Oaxaca y la Depresión Central de Chiapas. Asimismo, se registraron zonas de pérdida de área en Sierra Madre del Sur (Fig. 2a,b). Para *A. violiceps* se estimó una mayor ganancia

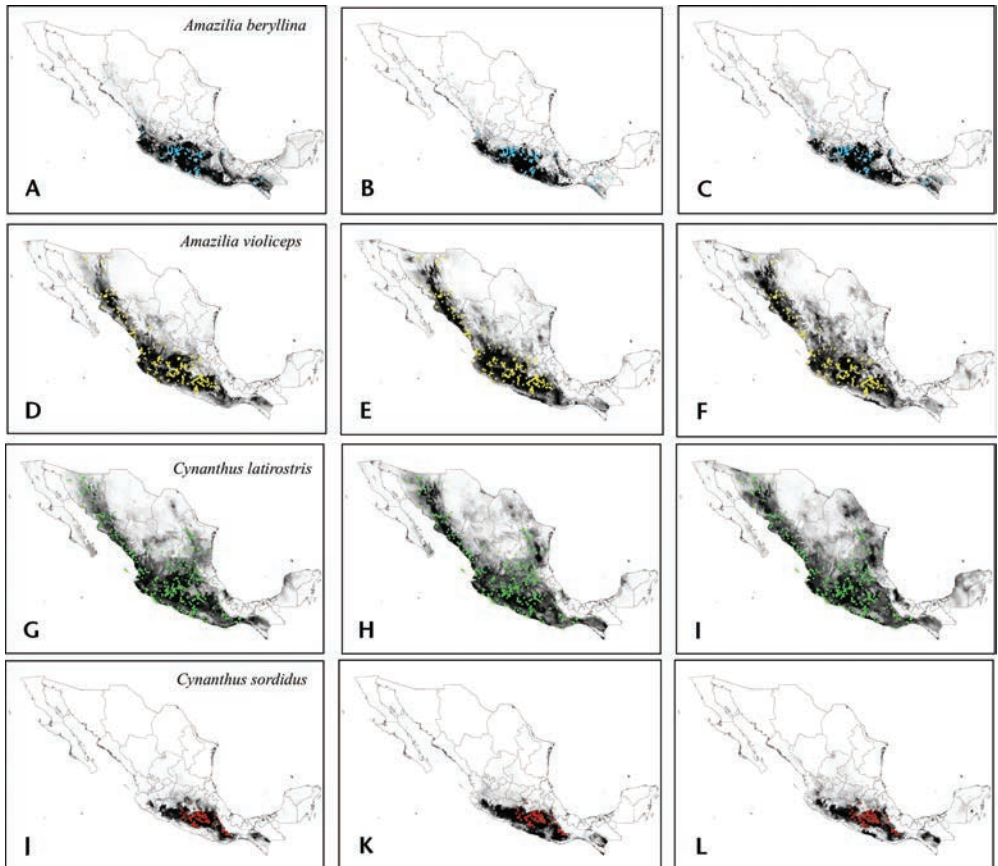


Fig.1. Distribución potencial de cuatro especies de colibríes en México: *Amazilia beryllina*, *A. violiceps*, *Cyananthus latirostris* y *Cyananthus sordidus*. Se indica por especie la distribución actual (A, D,G, J) y futura en el año 2050, usando el modelo CCCMA (B, E, H, K) y CSIRO (C, F, I, L). Los puntos en color indican la ubicación de registros históricos de la distribución geográfica de cada especie. El relleno más claro en todos los mapas indica similitud más baja entre los hábitats conocidos y potenciales, mientras el oscuro indica similitud más alta.

Cuadro 3. Distribución actual y futura (año 2050) de las especies de colibríes estudiadas (en km²). Se presentan los datos obtenidos bajo los modelos de cambio climático global Canadiense (CCCMA) y Australiano (CSIRO), así como los valores del cambio total actual a futuro (%).

Especie	Localidades únicas	Distribución actual	Distribución futura (2050)		Cambio total actual a futuro (%)	
			CCCMA	CSIRO	CCCMA	CSIRO
<i>Amazilia beryllina</i>	117	453434	259188	337930	-9.89	-5.88
<i>Amazilia violiceps</i>	122	527342	654600	761160	6.47	11.90
<i>Cyananthus latirostris</i>	353	758245	855748	1044210	4.96	14.55
<i>Cyananthus sordidus</i>	86	238539	292453	272608	2.74	1.73

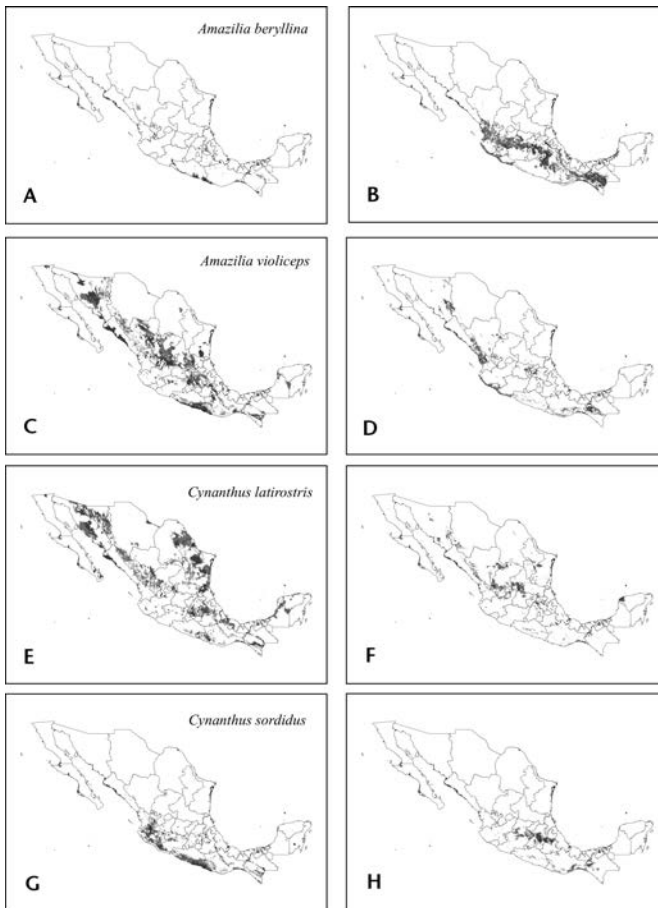


Fig. 2. Área de distribución potencial ganada (A, C, G, E) o perdida (B, D, F, H) en México en el año 2050 para las cuatro especies de colibríes, con respecto a la distribución potencial actual.

Cuadro 4. Ganancias y pérdidas (km²) de acuerdo a los modelos de cambio climático global CCCMA y CSIRO hacia el año 2050, en el área de distribución de las especies de colibríes estudiadas.

Especie	Distribución actual	Ganancia en su distribución futura		Pérdida en su distribución futura	
		CCCMA	CSIRO	CCCMA	CSIRO
<i>Amazilia beryllina</i>	453434	93119	64369	39205	30300
<i>Amazilia violiceps</i>	527342	169763	329496	72260	43531
<i>Cyananthus latirostris</i>	758245	185520	290369	58262	56551
<i>Cyananthus sordidus</i>	238539	14100	27198	208346	142702

cia de área en la parte norte de su distribución, pero con algunas reducciones en su distribución septentrional hacia la Planicie Costera Noroccidental y el Eje Neovolcánico Transversal (Fig. 2c,d). Por otro lado, para *C. latirostris* se observó también un incremento en su distribución norteña hacia la Planicie Costera Noroccidental, Sierra Madre Occidental y Planicie Costera Nororiental, con pequeñas pérdidas en el Eje Neovolcánico Transversal (Fig. 2e,f). Por último, la amenazada *C. sordidus* presenta una importante ganancia en el oeste de la Sierra Madre del Sur, pero tiene una considerable pérdida de su área de distribución en zonas de la Depresión del Balsas, el Eje Neovolcánico Transversal y la Depresión Central de Chiapas (Fig. 2g,h).

inalmente, un mínimo porcentaje del área de distribución actual de las cuatro especies coincide espacialmente con el área de algunas ANP'S del país. Esta tendencia no sufrirá cambio aparente en él para tres de las especies analizadas para el 2050 con el escenario de cambio climático usado. Sin embargo, para el caso de *A. beryllina* si se observa una reducción drástica en las áreas de solapamiento entre las ANP y la distribución potencial futura (Cuadro 5).

DISCUSIÓN

Las cuatro especies de colibríes estudiadas presentaran cambios en sus distribuciones potenci-

ales para el año 2050. Estos cambios podrían ser una expansión o contracción de sus distribuciones originales. Esto concuerda con resultados esperados para otros grupos taxonómicos sensibles a los cambios de condiciones climáticas tales como algunas especies de mariposas, aves, mamíferos, peces, reptiles, anfibios, plantas e invertebrados marinos (Thomas *et al.*, 2001, Parmesan & Yohe 2003, Root *et al.*, 2003, 2005, Sinervo *et al.*, 2010, Fera *et al.* 2011).

Amazilia violiceps, *Cyananthus latirostris* y *C. sordidus* tienden a expandir su distribución hacia el norte con una afectación mínima en su distribución actual. Sin embargo, *A. beryllina* podría perder entre el 6-11% de su distribución actual. Asimismo, es notorio que según los modelos obtenidos, *C. sordidus* y *A. beryllina* tal vez pierdan sus poblaciones locales en la parte montañosa del centro y occidente de México. Aparentemente estas dos especies no tendrían, bajo el escenario de cambio climático modelado global intermedio, posibles sitios de expansión hacia el norte del país. Es importante que al interpretar los modelos de distribución potencial se consideren aspectos relevantes a la biología de la especie como la capacidad de dispersión, interacciones bióticas, aspectos históricos (presencia de barreras), o antropogénicos, que no son tomados en cuenta al generar el modelo de distribución potencial (Soberón & Peterson 2005).

Cuadro 5. Porcentaje (%) de solapamiento de los mapas de las Áreas Naturales Protegidas (ANP) de México con los mapas de distribución potencial actual y futura de las especies de colibríes estudiadas.

Especie	Distribución actual	Distribución futura	
		CCCMA	CSIRO
<i>Amazilia beryllina</i>	3.97	2.29	3.17
<i>Amazilia violiceps</i>	2.98	2.83	3.31
<i>Cyananthus latirostris</i>	3.18	3.39	3.83
<i>Cyananthus sordidus</i>	3.98	5.04	4.74

Aun cuando los colibríes pueden ser considerados como organismos con buena capacidad de dispersión, por tanto capaces de desplazarse a zonas más favorables como respuesta a los cambios climáticos (Díaz-Valenzuela & Ortiz-Pulido en prensa), la realidad podría ser muy distinta. Como en cualquier otro grupo taxonómico, los ensambles de colibríes no se desarrollan y evolucionan en aislamiento, sino que están inmersos en redes de interacciones con un importante número de especies de plantas de las cuales obtienen su alimento (Daalsgard *et al.* 2011, Lara-Rodríguez *et al.* en prensa). Un análisis reciente de la estructura filogenética de ensambles de colibríes a lo largo de un gradiente ambiental en los Andes Ecuatorianos, indica que las interacciones bióticas pueden jugar un papel fundamental en estructurar los ensambles de las tierras bajas húmedas, mientras que filtros ecológicos parecen ser relativamente más importantes en las tierras altas frías (Graham *et al.* 2009). De esta manera, cuando las condiciones climáticas en las zonas de expansión son similares a las zonas nativas, la adaptación de las especies a las mismas estaría afectada por factores múltiples y complejos. Por ello, aún cuando nuestros resultados indican una expansión hacia el norte de las condiciones favorables para la distribución de *A. violiceps* y *C. latirostris*, la inexistencia en el norte de las comunidades de plantas

con los que interactúan podrían limitarla. Esto podría contradecir la idea clásica de que los efectos de las interacciones bióticas no son discernibles a escalas macroecológicas (Aráujo & Luoto 2007), por lo que parece indispensable incluir a las interacciones de los colibríes con las plantas en futuros modelos de cambio climático.

En cuanto a la potencial reducción de áreas de distribución, nuestros resultados sugieren una amenaza particularmente para *A. beryllina*, pero también para *C. sordidus*. Aún cuando la primera especie es usualmente común y aparentemente señalada como segura en su estatus de conservación en la Sierra Madre (Williamson 2001), los modelos obtenidos para 2050 indican una importante contracción de sus áreas de distribución, específicamente en las zonas montañosas del centro y sur de México. *A. beryllina* actualmente se reproduce y reside en ambientes tan diversos como el bosque de pino, bosque de pino-encino y bosques riparios, en altitudes que van de los 1200 a los 3000 msnm. Sin embargo, modelos considerando cambio climático, los revela como los más amenazados del país (Arriaga & Gómez 2004). En el caso de *C. sordidus* el riesgo es más apremiante si consideramos que es una especie endémica, muy restringida geográficamente y con categoría de amenazada (Diario Oficial de la Federación 2002). Aún cuando nuestros

modelos predicen una expansión en la Sierra Madre del Sur, sugieren también una considerable pérdida de área en zonas de la Depresión del Balsas, el Eje Neovolcánico Transversal y la Depresión Central de Chiapas. Como ocurre con *A. beryllina*, en estas zonas *C. sordidus* utiliza con frecuencia para reproducirse y residir en el bosque tropical caducifolio, uno de los bosques tropicales más amenazados del mundo (Ceballos et al. 2010), lo que le pone indirectamente en riesgo vista la amenaza que pende sobre dichos bosques.

El cambio de uso de suelo y vegetación es una de las principales causas de extinción de las poblaciones (Pimm & Raven 2000, Thomas *et al.* 2004), por lo que encontrar zonas de posible expansión para las especies de estudio es alentador. Sin embargo, en este trabajo no se consideró la tasa de deforestación anual de México, ni se realizaron modelos sobre la posible desaparición de las áreas protegidas para el 2050. Por ello, la incorporación de esta información, así como la inclusión de especies con las que los sujetos de estudio interactúan, como las plantas, en futuros análisis, permitirá una mejor aproximación a los posibles impactos del cambio climático en la distribución de las especies estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de todas las personas involucradas en el trabajo de campo y la conformación de las bases de datos. Asimismo, agradecemos los comentarios y sugerencias a una versión previa del manuscrito de Octavio Rojas-Soto y Gerardo Sanchez Rojas. CL agradece el apoyo y facilidades de la Estación Científica La Malinche, UAT-UNAM, para realizar trabajo de campo. JM agradece al Ministerio de Ciencia y Tecnología de España el financiamiento mediante el proyecto CGL2009-09530-BOS. El International Center for Tropical Ecology, Saint Louis Audubon Society, Webster Groves Nature Study Society,

Cleveland Metro Park Zoo, Idea Wild, Birder Exchange, and CONACyT brindaron apoyo económico a TPF para realizar trabajo de campo.

REFERENCIAS

- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Anónimo. 1999. Áreas naturales protegidas en México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Gobierno de México. México, D.F.
- Aráujo, M.B. & M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743–753.
- Arnell, N.W., Livermore, M.J.L., Kovats, S., Levy, P.E., Nicholls, R., Parry, M.L. & S. R. Gaffin. 2004. Climate and socio-economic scenarios for global-scale climate change impacts assessments: characterising the SRES storylines. *Global Environmental Change* 14: 3–20.
- Arriaga, L. & L. Gómez. 2004. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Cambio climático: una visión desde México. Martínez, J., Fernández, & P. Osnaya (Eds.). Instituto Nacional de Ecología. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Bleiweiss, R., Kirsh, J.A.W. & J.C. Mathews. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds. *Molecular Biology and Evolution* 14: 325–343.
- Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Creel J. B. & R. Dirzo. 2010. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, México.
- Dalsgaard, B., Magard, E., Fjeldsa, J., Martín González, A.M., Rahbek, C., Olesen, J.M., Ollerton, J., Alarcón, R., Cardoso Araujo, A., Cotton, P.A., Lara, C. Graco Machado, G, Sazima, I., Sazima, M., Timmermann, A., Watts, S., Sandel, B., Sutherland, W.J. & J.C. Svenning

2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* 6(10): e25891. doi:10.1371/journal.pone.0025891.
- Diario Oficial de la Federación. 2002. Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2001. 6 de marzo de 2002. México, D.F.
- Díaz-Valenzuela, R. & R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1243–1248.
- Eardley, C., Roth, D., Clarke, J., Buchmann, S. & B. Gemmil. 2006. Pollinators and pollination: a resource book for policy and practice. African Pollinator Initiative (API). South Africa.
- Elith, J., Graham, C., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B.A., Manin, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K.S., Scachetti-Preireira, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S. & N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & C. J. Yates. 2010. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43–57.
- Fielding, H.A. & J.F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & J.A. McGuire. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 106: 19673–19678.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF: www.gbif.org). Consultado el 12 de agosto de 2011.
- Hernandez, P.A., Graham, C. H., Master, L. L. & D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on the performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773–785.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hu, J., Hu, H., & Z. Jiang. 2010. The impacts of climate change on the wintering distribution of an endangered migratory bird. *Oecologia* 164: 555–65.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1992. *Cartas Topográficas 1:50000*. Aguascalientes, México.
- IPCC. 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change Climate change. En: H.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden & D. Xiaosu (Eds.). *Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the IPCC*. Cambridge University Press, New York.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K & A. Reisinger (Eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jiménez-Valverde, A. & J.M. Lobo. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* 31: 361–369.
- Lara-Rodríguez, N.Z., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Díaz, S.A., Valle, O.I., Fisher, A.D., Lara, C. & R. Ortiz-Pulido. En prensa. *Redes de interacción planta-colibrí del centro-este de México*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 00: 00–00.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P. & R.G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385–393.

- Lawler J. J., White, D., Neilson, R. P. & A. R. Blaustein. 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology* 12: 1568–1584.
- McGuire, J.A., Witt, C., Altshuler, D.L. & J.V. Remsen. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology* 56: 837–856.
- McNyset K. M. 2005. Use ecological niche modeling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 243–255.
- Nabhan, G.P. & S.L. Buchmann. 1997. Services provided by pollinators. En: Daily, G. (Ed). *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press. USA.
- Navarro-Sigüenza, A., Peterson, A. T. & A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: the atlas of the birds of Mexico. *Bulletin British Ornithologists' Club Supplement* 123A: 207–225.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637–669.
- Parmesan, C. & G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. En: Herrera, C. & O. Pellmyr (eds). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing. USA.
- Peterson A. T., Tian, H., Martínez-Meyer, E., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. & B. Huntley. 2005. Modeling distributional shifts of individual species and biomes. En: T. E. Lovejoy & L. Hannah (Eds.). *Climate change and biodiversity*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Peterson, A. T., Shaily, M. & Xingong, L. 2010. Recent advances in the climate change biology literature: describing the whole elephant. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. 1: 548–555.
- Phillips, S.J. 2008. Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: A response to Peterson et al. (2007). *Ecography* 31: 272–278.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & R. P. Schapire. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Phillips, S.J. & M. Dudik. 2008. Modelling of species with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Pimm, S.L. & P. Raven. 2000. Biodiversity: extinction by numbers. *Nature* 403: 843–845.
- Proctor, M., Yeo, P. & A. Lack. 1996. *The Natural history of pollination*. Timber Press.
- REMI, Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMI <http://www.conabio.gob.mx>) Consultado el 20 de septiembre de 2011.
- Root, T., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S., Rosenzweig, C. & J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Root, T., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S., Rosenzweig, C. & J. A. Pounds. 2005. *The Impact of Climatic Change on Wild Animals & Plants: A Meta-Analysis* USDA. Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191.
- Sinervo, B., Mendez de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Mendez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Victoriano Sepulveda, P., Duarte Rocha, C.F., Ibarguengoitya, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J. & J.W. Siter Jr. 2010. Erosion of lizards diversity by climate change and the altered thermal niches. *Science* 328: 894–899.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). En: del Hoyo, J., Elliott, A. & J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the world*. Volume 5: Barn-owls to hummingbirds. Lynx Edicions, Barcelona, España.

- Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 464–471.
- Soberón, J. & A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323–351.
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T. & J.H. Lawton. 2004. Comparative losses of British butterflies, birds & plants & the global extinction crisis. *Science* 303: 1879–1881.
- Torres-Chávez, M.G. & A. Navarro. 2000. Los colibríes de México, brillo de la biodiversidad. *Biodiversitas* 28: 2–6.
- Thomas, C. D., Bodsworth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., Musche, M. & L. Conradt. 2001. Ecological & evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 441: 577–581.
- Ward D. F. 2007. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions* 9: 723–735.
- Williamson, S.L. 2001. A field guide of hummingbirds of North America. The Peterson field guide series. Houghton Mifflin. USA.