



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DEL COLIBRÍ DE XANTUS
(*Basilinna xantusii*) ENDÉMICO DE BAJA CALIFORNIA SUR,
MÉXICO.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas)

P r e s e n t a

Constanza Danaee Jiménez Guevara

La Paz, Baja California Sur, febrero de 2021.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 18:00 horas del día 6 del Mes de Febrero del 2021, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Distribución potencial del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusi*) endémico de Baja California Sur, México"

Presentada por el alumno:

Constanza Danaee Jiménez Guevara

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología de Zonas Áridas**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

B = 1



Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Director de Tesis

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez
Co-Tutor de Tesis



Dra. Yarelys Ferrer Sánchez
Co-Tutora de Tesis



Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

La Paz, Baja California Sur, a 16 de febrero de 2021.

Los miembros del comité de tesis del (1a) estudiante CONSTANZA DANAEE JIMÉNEZ GUEVARA del Programa de Maestría en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el VoBo dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
iThenticate
- Filtros utilizados:
Excluir bibliografía
Excluir coincidencias pequeñas
(9 palabras)
Excluir resumen
- Porcentajes de similitud:
7%
Se muestra captura de pantalla

Manuscrito final
Por: Constanza Danaee Jiménez Guevara
A partir de: 10 feb. 2021 23:59:19
25,597 words - 129 matches - 97 sources

Índice de similitud
7%

Modo: Informe de resumen

fuentes:

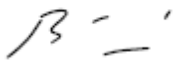
97 words / < 1% coincidencia - Internet de 22-jul.-2019 12:00a. m.
bdigital.unal.edu.co

89 words / < 1% coincidencia - Crossref
[Lei, Ya-Kai, Wei Wang, Yi-Ping Liu, Dan He, and Yong Li. "Adaptive genetic variation in the smoke tree \(Cotinus coggygria Scop.\) is driven by precipitation". Biochemical Systematics and Ecology, 2015.](#)

87 words / < 1% coincidencia - Internet
theses.bham.ac.uk

74 words / < 1% coincidencia - Internet
sedici.unlp.edu.ar

Firmas del comité



Dr. Ricardo Rodríguez Estrella Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez Dra. Yarelys Ferrer Sánchez



Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Director de Tesis

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz

Co-Tutor de Tesis

Dra. Yarelys Ferrer Sánchez

Universidad Técnica Estatal de Quevedo, Quevedo, Ecuador

Co-Tutora de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Dra. Yarelys Ferrer Sánchez

Jurado de Examen

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Dra. Yarelys Ferrer Sánchez

Suplente

Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

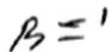
Resumen

El colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) es una especie nectarívora endémica de la Península de Baja California, cuyo peso en promedio es 3.5 g. Se considera una especie común dentro de su restringido rango de distribución, sobre todo en BCS. Se le encuentra principalmente en oasis, aunque también ocupa sitios templados y con agua. El objetivo del trabajo es obtener la distribución potencial del colibrí de Xantus, con el fin de detectar las variables que influyen en su distribución. Se obtuvieron registros georreferenciados del colibrí principalmente de bases públicas de datos y se asoció su presencia a datos de temperatura, precipitación, altitud y cobertura vegetal. Se determinaron las variables climáticas, topográficas y de hábitat, de mayor importancia que influyen en su distribución con un modelo probabilístico de distribución de especies. Se utilizó el algoritmo MaxEnt para determinar su distribución geográfica potencial. Los modelos resultantes se evaluaron con base a la significancia estadística, error de omisión y máxima verosimilitud. El mejor modelo de distribución potencial fue aquel que utilizó las variables de altitud (0 – 1912 msnm), estacionalidad en la precipitación (68.57 – 166.47 coeficiente de variación) y precipitación del trimestre más frío (8.4747 – 60.0895 mm). La distribución potencial del colibrí de Xantus está asociada a la presencia de oasis permanentes y arroyos intermitentes, lo que determina la presencia de las plantas de las cuales se alimenta, así como de la precipitación, la cual parece estar relacionada con su temporada de reproducción. La variable altitud mostró un patrón de distribución asociado a hábitats méxicos, tales como los que se presentan en las zonas de serranías en BCS.

Palabras clave: *Basilinna xantusii*, distribución potencial, variables climáticas, altitud, modelo de distribución de especies, Maxent

ORCID: 0000-0003-0321-2271

Vo.Bo.



Dr. Ricardo Rodríguez Estrella

Director de Tesis

Summary

The Xantus' hummingbird (*Basilinna xantusii*) is a nectarivorous endemic species from the Baja California peninsula, with an average weight of 3.5 g. It is a relatively common species inside its restricted geographical range, particularly in BCS. This hummingbird is found mainly in oases, although it also occupies temperate areas with permanent or semi-permanent water. The aim of this work is to determine the environmental variables influencing the distribution of the Xantus' hummingbird in order to predict its potential distribution. Georeferenced occurrence data were obtained at public online databases and were associated with temperature, precipitation, altitude, and plant cover. The most important variables for the hummingbird's distribution were determined fitting climatic, topographic, and habitat variables to a model. We used the MaxEnt algorithm to define the potential distribution model. The evaluation of the best models was based on the statistical significance, omission error and maximum likelihood. The best model was the one that used altitude (0 – 1,912 masl), precipitation seasonality (68.57 – 166.47 coefficient of variation) and precipitation of coldest quarter (8.4747 – 60.0895 mm) variables. The potential distribution of Xantus' hummingbird is defined by the presence of permanent oasis and intermittent arroyos, which determines the presence of plants from which the hummingbird feeds on. The precipitation variable seems to be associated with the breeding season of the hummingbird. The altitude variable displayed a distributional pattern associated with mesic habitats, such as those present in the mountain ranges of BCS.

Keywords: *Basilinna xantusii*, potential distribution, climatic variables, species distribution model, Maxent

ORCID: 0000-0003-0321-2271

Vo.Bo.

R = 1

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella

Director de Tesis

Dedicatoria

A mi esposo Ithar Hazue García López,
por su apoyo, motivación y compañía en cada etapa

A mis padres,
Silvia Alejandra Guevara Flores y José Antonio Jiménez Smith,
por su sacrificio y confianza, sin ustedes no lo habría logrado

Agradecimientos

Al centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. por permitirme realizar mis estudios de Posgrado, y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado a través de la beca de maestría No. 922275.

Esta tesis se inserta dentro del proyecto “Análisis de riesgo y escenarios de invasión por plantas, anfibios y aves exóticas invasoras en la península de Baja California ante el cambio climático”, con clave FSSEMARNAT01-C-2018-1-A3-S-80702.

A mi director de tesis, Dr. Ricardo Rodríguez Estrella, por haberme aceptado como su tesista y confiado en mi capacidad para realizar este proyecto. Por su entrega, dedicación y compromiso que sin duda me alentaron a ser un mejor profesional.

A mis tutores, Dr. Francisco Ornelas y Dra. Yarelys Sánchez, por su tiempo dedicado, apoyo, consejos y sugerencias para la realización de esta tesis.

A mis compañeros del laboratorio de Análisis Espacial, Ecología y Conservación, por acompañarme y apoyarme en las salidas de campo.

Al personal del posgrado de CIBNOR, Dra. Gracia Gómez, Lic. Leticia G. Rubio, Lic. Osvelia Ibarra, Ing. Horacio Sandoval y Tania Núñez, por su disposición y apoyo en la gestión de tramites, y por su amabilidad ante cualquier duda.

A mis amigos de la maestría, por brindarme su amistad, apoyo y consejos, pero sobre todo por brindarme incontables horas de risa y diversión.

Agradecimientos especiales a mis padres, Silvia Alejandra Guevara Flores y José Antonio Jiménez Smith, por su amor incondicional, por enseñarme el valor de la vida, por alentarme a perseverar y a cumplir mis metas; gracias por darme alas para volar y la fortaleza para saber aterrizar, sin ustedes esta meta cumplida no hubiera sido posible.

A mi esposo, Hazue García, por seguirme hasta el fin del mundo para cumplir mis sueños, por alentarme a seguir, por motivarme a ser mejor cada día, por regalarme tanto amor y tantas sonrisas. Gracias por formar nuevos sueños conmigo.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	xi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	6
2.1 Colibrí de Xantus	8
2.1.1 Descripción	8
2.1.2 Reproducción	10
2.1.3 Historia evolutiva	11
2.2 Modelación	13
2.3 Distribución geográfica	16
2.4 Escala espacial	17
2.5 Fitogeografía de la península de Baja California	18
2.6 Los oasis de Baja California Sur y su vegetación asociada	20
2.7 Especies de plantas relacionadas con el colibrí de Xantus	22
2.7.1 <i>Arbutus peninsularis</i>	23
2.7.2 <i>Eucnide cordata</i>	24
2.7.3 <i>Nicotiana glauca</i>	24
3. JUSTIFICACIÓN	27
4. HIPÓTESIS	28
5. OBJETIVOS	29
5.1 Objetivo general	29
5.2 Objetivos particulares	29
6. MATERIAL Y MÉTODOS	30
6.1 Área de estudio	30
6.2 Registros de ocurrencia del colibrí de Xantus	30
6.3 Variables predictoras	32

6.3.1 Variables climáticas	32
6.3.2 Variable topográfica	33
6.3.3 Variable de hábitat	33
6.4 Correlación y colinealidad	34
6.5 Análisis de componentes principales	35
6.6 Modelación de la distribución potencial del colibrí de Xantus	40
A. Maxent	41
B. Componentes de error.....	41
6.6.1 Modelos candidato.....	42
6.6.2. Evaluación de los modelos	43
1) Selección de modelos estadísticamente significativos	44
2) Selección de modelos con el mejor desempeño	45
3) Evaluación de bondad de ajuste del modelo.....	45
6.6.3 Elaboración del modelo final.....	45
6.7 Modelo de distribución de las especies de plantas asociadas al colibrí de Xantus	46
6.7.1 Datos de ocurrencia	46
6.7.2. Variables predictoras.....	46
7. RESULTADOS.....	49
7.1 Resultados de la modelación de la distribución potencial del colibrí de Xantus.....	49
7.1.1 Modelo con variables climáticas	49
7.1.2 Modelo con variables climáticas y la variable topográfica	52
7.1.3 Modelo con variables climáticas, variable de altitud y variable NDVI.....	55
7.2 Resultados de la modelación de las especies de plantas asociadas al colibrí de Xantus	58
7.2.1 <i>Arbutus peninsularis</i>	58
7.2.2 <i>Eucnide cordata</i>	60
7.2.3 <i>Nicotiana glauca</i>	64
7.3. Mapas de superposición entre el colibrí y las especies de plantas asociadas.....	65
7.3.1 <i>Basilinna xantusii</i> y <i>Arbutus peninsularis</i>	65
7.3.2. <i>Basilinna xantusii</i> y <i>Eucnide cordata</i>	66
7.3.3. <i>Basilinna xantusii</i> y <i>Nicotiana glauca</i>	67
7.3.4. <i>Basilinna xantusii</i> y las tres especies de plantas que más forrajea.....	68
8. DISCUSIÓN	70
9. CONCLUSIONES.....	78

10. LITERATURA CITADA..... 80

Lista de figuras

Figura 1. Ejemplar macho de colibrí de Xantus (<i>Basilinna xantusii</i>), fotografiado en los oasis La Purísima, BCS ¹ .	9
Figura 2. Ejemplar hembra de colibrí de Xantus (<i>Basilinna xantusii</i>), fotografiado en los oasis La Purísima, BCS ² .	9
Figura 3. Cuatro poblaciones filogeográficas de <i>Basilinna xantusii</i> y eventos vicariantes que las generaron ³ . GC = formación del Golfo de Baja California; RC = región del Cabo separada por el Istmo de La Paz; MT = canal marino medio transpeninsular. Líneas punteadas (1-3), indican posibles quiebres filogeográficos entre poblaciones.	12
Figura 4. Diagrama BAM ⁴ . B simboliza la región donde existe la combinación correcta de interacciones ecológicas de las especies (i.e. variables bionómicas); A simboliza la región geográfica que presenta la agrupación apropiada de variables escenopoéticas (i.e. nicho fundamental existente); M simboliza el área accesible a la especie, sin barreras para la dispersión; Gp simboliza el área potencial de distribución de la especie, ya que presenta las condiciones necesarias para que sobreviva; Gi ($A \cap B$) simboliza el área potencial (i.e. nicho efectivo) al que no ha podido acceder la especie; Go ($A \cap B \cap M$) simboliza el área de distribución geográfica de la especie (i.e. nicho realizado). presencias = ; ausencias =	15
Figura 5. Regiones fitogeográficas presentes en Baja California Sur ⁵ .	20
Figura 6. Ubicación geográfica de 67 oasis presentes en BCS ⁶ . WGS_1984_UTM_Zona_12N.	31
Figura 7. Ubicación geográfica de los registros depurados del colibrí de Xantus (<i>Basilinna xantusii</i>) en BCS ⁷ . WGS_1984_UTM_Zona_12N.	31
Figura 8. Gráfico de los registros del colibrí de Xantus en distintos cuerpos de agua ⁸ .	32
Figura 9. Mapa de altitud ¹⁰ . Contexto ecológico de la distribución potencial del colibrí de Xantus (<i>Basilinna xantusii</i>) en BCS, México. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	34
Figura 10. Mapa de índice de diferencia normalizada (NDVI) ¹¹ . Contexto ecológico de la distribución potencial del colibrí de Xantus (<i>Basilinna xantusii</i>) en BCS, México. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	34
Figura 11. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas.	38
Figura 12. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas y altitud.	39
Figura 13. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas, altitud y NDVI.	40
Figura 14. Distribución de todos los modelos candidato del colibrí de Xantus con variables climáticas, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base en los criterios de evaluación.	50
Figura 15. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales.	51
Figura 16. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales.	51

Figura 17. Mapa binario de maxSSS del modelo del colibrí de Xantus con componentes principales de variables climáticas. WGS_1984_UTM_Zona_12N.....	51
Figura 18. Distribución de todos los modelos candidato para variables climáticas y variable topográfica, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base en los criterios de evaluación.	53
Figura 19. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales y variable de altitud.....	54
Figura 20. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales y variable de altitud.	54
Figura 21. Mapa binario de maxSSS del modelo del colibrí de Xantus con componentes principales de variables climáticas y variable de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.....	54
Figura 22. Distribución de todos los modelos para variables climáticas y variable de altitud, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados en términos de los criterios de evaluación.	56
Figura 23. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales, variable de altitud y variable NDVI.	57
Figura 24. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales, variable de altitud y variable NDVI.	57
Figura 26. Distribución de todos los modelos de <i>Arbutus peninsularis</i> , modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.	58
Figura 27. Media puntual del modelo de distribución potencial de <i>Arbutus peninsularis</i> con variables ambientales y de altitud.	59
Figura 28. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial de <i>Arbutus peninsularis</i> con variables ambientales y de altitud.	59
Figura 29. Mapa binario de maxSSS del modelo de distribución potencial de <i>Arbutus peninsularis</i> con variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	60
Figura 30. Distribución de todos los modelos de <i>Eucnide cordata</i> , modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.	61
Figura 31. Media puntual del modelo de distribución potencial de <i>Eucnide cordata</i> con variables ambientales y de altitud.	62
Figura 32. Desviación estándar del modelo de distribución potencial de <i>Eucnide cordata</i> con variables ambientales y de altitud.	62
Figura 33. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de <i>Eucnide cordata</i> con el Set 7 de variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	62
Figura 34. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de <i>E. cordata</i> con el Set 2 de variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	62
Figura 35. Distribución de todos los modelos de <i>Nicotiana glauca</i> , modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.	64

Figura 36. Media puntual del modelo de distribución potencial de <i>Nicotiana glauca</i> con variables ambientales y de altitud.	65
Figura 37. Desviación estándar del modelo de distribución potencial de <i>Nicotiana glauca</i> con variables ambientales y de altitud.	65
Figura 38. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de <i>Nicotiana glauca</i> con variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.	65
Figura 39. Hábitat de superposición entre <i>B. xantusii</i> y <i>A. peninsularis</i> . WGS_1984_UTM_Zona_12N	66
Figura 40. Hábitat de superposición entre <i>B. xantusii</i> y <i>E. cordata</i> . WGS_1984_UTM_Zona_12N.....	67
Figura 41. Hábitat de superposición entre <i>B. xantusii</i> y <i>N. glauca</i> . WGS_1984_UTM_Zona_12N.	68
Figura 42. Hábitat de superposición entre <i>B. xantusii</i> , <i>A. peninsularis</i> , <i>E. cordata</i> y <i>N. glauca</i> . WGS_1984_UTM_Zona_12N	69
Figura. 43. Mapa de la distribución potencial del colibrí de Xantus generado en esta tesis.....	73
Figura 44. Mapa de la distribución del colibrí de Xantus propuesta por Howell y Howell (2000) ¹²	73

Lista de tablas

Tabla 1. Superficies climáticas propuestas por Cuervo-Robayo <i>et al.</i> (2014) ⁹	33
Tabla 2. Variables con VIF <10 que se utilizaron para la modelación.	35
Tabla 3. Resultados del PCA para el conjunto de variables climáticas.....	36
Tabla 4. Resultados del PCA para el conjunto de variables climáticas y la variable altitud.....	36
Tabla 5. Resultados del PCA para el conjunto de variables climáticas, variable altitud y variable NDVI.	36
Tabla 6. Valores de componentes principales de las variables climáticas.	37
Tabla 7. Valores de componentes principales de las variables climáticas y altitud.....	38
Tabla 8. Valores de componentes principales de las variables climáticas, altitud y NDVI.....	39
Tabla 9. Matriz de confusión	42
Tabla 10. Parámetros empleados en los modelos candidato del colibrí de Xantus.....	43
Tabla 11. Variables con VIF <10 que se utilizaron para la modelación de <i>Arbutus peninsularis</i> , <i>Eucnide cordata</i> y <i>Nicotiana glauca</i>	47
Tabla 12. Parámetros empleados en los modelos candidato de <i>Arbutus peninsularis</i> , <i>Eucnide cordata</i> y <i>Nicotiana glauca</i>	47
Tabla 13. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas.	49
Tabla 14. Estadísticos de desempeño del mejor modelo seleccionado basado en los criterios de evaluación.	50
Tabla 15. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas y variable topográfica.	52
Tabla 16. Estadísticos de desempeño del mejor modelo seleccionado basado en los criterios de evaluación.	52
Tabla 17. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas, variable topográfica y variable de hábitat.	55
Tabla 18. Desempeño estadístico del mejor modelo seleccionado con base a los criterios predefinidos.	56
Tabla 19. Estadísticos de desempeño de los primeros cinco mejores modelos de <i>Arbutus peninsularis</i> basados en los criterios predefinidos de evaluación.	58
Tabla 20. Estadísticos de desempeño de los mejores modelos de <i>Eucnide cordata</i> basados en los criterios predefinidos de evaluación.	60
Tabla 21. Estadísticos de desempeño de los mejores modelos de <i>Nicotiana glauca</i> basados en los criterios predefinidos de evaluación.	64

1. INTRODUCCIÓN

La ubicación espacial de una población está descrita por su distribución, que engloba el rango geográfico que ha sido accesible y donde se encuentran las poblaciones de una especie. La distribución de una especie se basa en la presencia y ausencia de los individuos, la cual es representada en el paisaje o área de estudio que delimita a la población, y está influenciada por la presencia de condiciones ambientales adecuadas, barreras geográficas, capacidad de colonización y dispersión de la especie, así como por interacciones ecológicas a todas las escalas [2,3].

Como resultado de la heterogeneidad ambiental, las poblaciones se dividen en subpoblaciones. Es común que los trabajos poblacionales se enfoquen únicamente a una subpoblación o población local, en lugar de trabajar con la población total. Por lo tanto, al referirse a la población y su área de distribución a estudiar, es necesario definir explícitamente sus límites, es decir su alcance espacial [2].

Uno de los objetivos principales en los estudios ecológicos es describir la forma de los patrones , tratando de detectar patrones escala-dependientes, de tal manera que se evalúen los cambios en la variabilidad ambiental a lo largo de gradientes espaciales [4]. En una población, los individuos no se distribuyen equitativamente dentro de su rango geográfico, ocuparán las zonas que satisfagan sus requerimientos específicos. Esto se debe a que un organismo puede responder de forma diferente a distintos factores ambientales y únicamente podrá habitar un sitio, si las condiciones que presenta están dentro de su rango de tolerancia. Como resultado de esto, la distribución se puede describir a distintas escalas espaciales [2].

La ocurrencia de los organismos en paisajes heterogéneos va a depender de la disponibilidad de hábitats que sean óptimos para su reproducción, crecimiento y supervivencia, así como de los arreglos espaciales que estos hábitats presenten. Así mismo, los patrones de ocupación y abundancia dependerán de la capacidad de desplazamiento y selección de hábitat de los organismos [5,6]. Por otra parte, aquellos hábitats sub-óptimos serán los lugares donde la especie puede sobrevivir temporalmente o tendrá un menor éxito en la supervivencia o en el éxito reproductivo, y ello estará limitado por la presencia de interacciones bióticas como la competencia y depredación[7].

Es común que se evalúe la calidad e idoneidad del hábitat para determinar preferencias de hábitat; Garshelis (2000) determina la idoneidad del hábitat, como su capacidad para sostener vida y soportar el crecimiento poblacional. Por lo tanto, las evaluaciones de la calidad del hábitat y su importancia están basadas en la suposición de que la preferencia, y por consiguiente la selección del hábitat, están vinculadas a la adecuación y pueden ser obtenidas de patrones del uso observado [8]. Kearney (2006), define el hábitat como la descripción de un sitio físico a una escala geográfica y temporal particular, en el cual un individuo vive real o potencialmente [9].

Se han creado oportunidades de estudio acerca de la distribución espacial de las abundancias de especies, a través de la combinación del estudio de la magnitud y patrones de la variación espacial intraespecífica, en la densidad de poblaciones locales de aves, junto con la disponibilidad de grandes bases de datos que se van conformando a medida que se genera mayor información sobre la ocurrencia de las especies; lo anterior, junto a la mejora de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), de geoestadísticas y otras herramientas de análisis espacial como la modelación probabilística o estadística, han permitido abordar desde preguntas ecológicas básicas, a las aplicadas a escalas regionales, continentales e incluso globales [10]. De esta manera, los datos acerca de la distribución de las especies permiten emplear modelos de nicho ecológico, para predecir la distribución basada en sus requerimientos ecológicos extrapolando la información de puntos conocidos a áreas desconocidas [11].

Como respuestas a las grandes problemáticas ambientales actuales, los modelos de distribución han sido aplicados a una amplia selección de problemas biológicos. Se han utilizado en gran medida para evaluar los impactos potenciales del cambio climático en la distribución de las especies, para determinar desplazamientos de especies amenazadas o evaluar sitios de posible extinción de poblaciones. Estos estudios dependen de modelos robustos que relacionen registros de las especies y variables predictoras [1].

A pesar de que un modelo de nicho describe el espacio ecológico, es comúnmente proyectado en un espacio geográfico, abarcando un área predicha para la presencia de la especie. La distribución potencial es el área donde se satisfacen las condiciones del nicho fundamental de las especies, mientras que las áreas geográficas que la especie realmente ocupa constituyen su distribución o nicho

realizado. El nicho realizado puede ser de menor tamaño que el nicho fundamental (con respecto a las variables ambientales modeladas), en dicho caso la distribución predicha será menor que la distribución potencial completa [16]. Por lo que las variables ambientales tienen una influencia importante en la distribución de las especies.

El modelaje de la distribución se ha perfeccionado en los últimos 10 años, gracias al incremento en el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), los cuales pueden extrapolar los resultados de la idoneidad del hábitat al espacio geográfico. El poder de los SIG radica en su habilidad para manejar y procesar grandes cantidades de datos espaciales, haciendo posible el análisis de relaciones espaciales. El enfoque de la modelación de la distribución de especies en SIG es simple, la base de datos contiene un gran número de conjuntos de datos (capas), donde cada una describe la distribución de una variable ambiental medible y mapeable. Los requerimientos de las especies se encuentran definidos de acuerdo con estas capas disponibles y la combinación de capas, junto con la subsecuente identificación de las áreas que presenten los requerimientos de cada especie, identifica su distribución, ya sea actual si hay presencias registradas, o potencial si la especie nunca ha sido observada en el área [8].

El alcance de una población está definido por su distribución espacial y tiene un efecto sobre la densidad como medida absoluta. Sin embargo, los individuos no ocupan todo el espacio disponible, debido a que ciertas áreas no son adecuadas y como resultado la densidad puede variar de un sitio a otro. Como resultado de ello, los individuos pueden estar distribuidos al azar, uniformemente o en grupos. La distribución más común es la agregada, la cual se da como resultado de varios factores que hacen que el hábitat sea apropiado [2].

La relación de las especies con su ambiente se ve reflejada en la distribución de sus abundancias en el tiempo y el espacio [10]. La variación espacial en las abundancias de las especies es comúnmente un atributo de la variación espacial en los factores ambientales que la afectan. Sin embargo, la variación espacial de las abundancias también puede ser causada por otros factores, como lo abarcan los conceptos de la dinámica de meta poblaciones, que enfatiza el rol de la migración y extinción en la determinación de la abundancia local de las especies; o la ecología de paisaje que ha remarcado la importancia del arreglo espacial del hábitat apto y no apto para las abundancias locales [17].

De acuerdo con las necesidades fisiológicas de cada especie, existen interacciones entre los gradientes ambientales y parámetros demográficos de la población. Debido a esto es necesario comprender la influencia de las variables ambientales en la presencia de las especies, para así poder tener una mejor predicción de su distribución. Cambios ambientales pueden provocar modificaciones sobre el área de distribución de las especies en función de sus límites de tolerancia. Uno de los parámetros demográficos a considerar, es la migración, ya que las poblaciones se ven motivadas por cambios temporales de alguna variable ambiental o por la búsqueda de pareja en temporada reproductiva, al intercambiar individuos provenientes de distintas poblaciones. De esta forma se involucra el concepto de la selección del hábitat al asegurar para la población, sitios con disponibilidad de recursos [18].

En el ámbito de la conservación, el conocimiento de los patrones de distribución de las especies es indispensable para el manejo de especies en peligro, raras o amenazadas, así como para la planeación de áreas naturales de importancia y/o protegidas. Sin embargo, en ocasiones las localidades con presencia de los individuos son desconocidas. Es por ello por lo que la modelación de las distribuciones busca generar declaraciones probabilísticas acerca de la distribución de las especies [19].

En este trabajo se busca analizar la idoneidad del hábitat para determinar la presencia o distribución del colibrí de Xantus (o Zafiro Bajacaliforniano) (*Basilinna xantusii*) en Baja California Sur. El colibrí de Xantus es una especie nectarívora endémica de la porción sur de la Península de Baja California. Se considera una especie que puede ser común dentro de algunas regiones de su restringido rango de distribución. Se le encuentra principalmente en oasis, aunque también ocupa sitios templados y con agua [20]. Su distribución discontinua dentro del desierto se estima abarca 42,000 km² [21].

La especie fue colectada por primera vez en 1859 por el naturalista húngaro John Xántus de Versey, y descrito en 1860 por George Lawrence, quien lo nombró en honor a Xántus [21]. Desde entonces se conoce muy poco sobre la biología, ecología y patrones de distribución del colibrí de Xantus. Lo que se sabe es que se encuentra restringido al centro y sur de la Península de Baja California, cuya distribución es discontinua [22]. A pesar de que se conocen algunos detalles sobre su distribución, no se han determinado las variables que condicionan tanto su distribución como su abundancia. Esta

tesis contribuirá a determinar factores bióticos y abióticos que sean importantes en la distribución de la especie.

Como se indicó, el colibrí de Xantus está particularmente asociado a los oasis de la península de Baja California. Los oasis son refugios de importancia biológica, ya que representan relictos de hábitats, donde se ha concentrado una gran diversidad de flora y fauna con afinidad contrastante con el medio circundante [23]. Son cuerpos de agua insertos en medios desérticos, asociados con vegetación característica; entre las especies vegetales importantes se encuentran la palma (*Washingtonia robusta*), el carrizo (*Phragmites communis*) y el tule (*Typha dominguensis*) [24,25]. En Baja California Sur (BCS) se encuentran al menos 81 oasis, los cuales presentan agua dulce, superficial lótica o léntica. En la mayoría de ellos, el agua se encuentra de forma intermitente; sin embargo, en algunos se puede encontrar de forma permanente [23]. Así mismo, BCS cuenta con una gran cantidad de arroyos, los cuales se caracterizan por transportar agua de forma permanente o solo durante una breve época del año tras las lluvias (conocidos como arroyos temporales o intermitentes); algunos de estos arroyos alimentan de agua y forman los oasis [23,26,27]. Los oasis de BCS funcionan como sitios de atracción de avifauna, ya que presentan un hábitat con disponibilidad de agua en un medio desértico. Dicha disponibilidad de agua determina el tipo de vegetación presente y los recursos disponibles [28].

En esta tesis se busca determinar la influencia de las condiciones ambientales, posición geográfica y cobertura vegetal, en la distribución del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) en Baja California Sur. Asimismo, se busca establecer si hay algún patrón entre la distribución de las especies de plantas más usadas por esta ave en BCS para la obtención de néctar floral y la distribución del colibrí, con el fin de discutir sobre sus potenciales interacciones a nivel del estado.

2. ANTECEDENTES

Los colibríes pertenecen a la familia Trochilidae, una de las familias de aves más diversas del mundo [29–31]. Forman un grupo monofilético con aproximadamente 330 a 334 especies distribuidas solo en el continente americano [32].

La distribución de este grupo se muestra como un problema complejo para delimitarlo, ya que muchas especies se encuentran restringidas a pequeñas zonas, produciéndose así una amplia diversidad y alto grado de endemismo [29]. Sus patrones de abundancia parecen estar sujetos a la fenología de las plantas; por ello, se les ha usado como modelos e indicadores de procesos tanto ecológicos como geológicos [31].

Los colibríes presentan patrones de distribución de la diversidad muy marcados, ya que a pesar de que se distribuyen por todo el continente americano, la mayor diversidad se encuentra en la región tropical. En México existen un total de 57 especies, de las cuales alrededor de 24 son endémicas del país y 19 se encuentran compartidas con Estados Unidos de Norteamérica y Canadá [29,33].

Los patrones de abundancia de los colibríes están generalmente influenciados por la floración de las plantas a las que se encuentran asociados, por lo que los estudios de esta familia se han enfocado principalmente a su relación con la flora. Partida-Lara *et al.* (2012) describen la abundancia de colibríes y el uso de flores, observando que la abundancia de los colibríes está determinada por las interacciones con el recurso florístico y la distribución en su hábitat [34].

Así mismo las variables ambientales que inciden en los patrones de distribución de este grupo son principalmente la temperatura y la precipitación. Igualmente, las variables topográficas como la altitud, pendiente, latitud y longitud influyen en su distribución, particularmente debido a que estas moldean la presencia de agua y por lo tanto de la vegetación que los colibríes requieren para su alimentación [31].

Por otra parte, se han realizado muy pocos estudios ecológicos de la distribución del grupo. Lara *et al.* (2012) analizaron los efectos potenciales del cambio climático en la distribución de dos géneros de colibríes, al realizar una modelación de la variación en la distribución en escenarios del presente y del futuro, con el uso de modelos de cambio climático. Llegando a la conclusión de que los escenarios son

distintos para cada especie y sugiriendo que un modelo más adecuado debería llevar datos de interacciones entre especies de colibrí y las plantas con las que se relacionan [119].

Zamudio-Beltrán *et al.* (2020) realizaron un estudio sobre la variación genética intraespecífica de *Basilinna leucotis* a través de su rango geográfico, incluyendo proyecciones al pasado del cambio climático para analizar los efectos en la historia demográfica de las poblaciones de la especie, y reconstrucciones de sus rangos geográficos bajo condiciones climáticas pasadas, utilizando un modelo de nicho ecológico. Sus resultados muestran una estructura filogeográfica limitada, debido a la fragmentación de las condiciones idóneas para la especie, mientras que la expansiones demográficas y espaciales, así como el tamaño de las poblaciones se debieron a los ciclos interglaciales. El modelo de nicho ecológico muestra una distribución contraída en el Istmo de Tehuantepec, el cual actúa como barrera [35].

Tinoco *et al.* (2009), realizan un modelo de distribución potencial de una especie de colibrí endémico de Ecuador, con el uso del método de máxima entropía Maxent, útil por la escasa información sobre presencias; con ello obtuvieron resultados sobre la distribución de la especie y como ésta es capaz de soportar cierto grado de influencia antrópica en sus hábitats, únicamente cuando existe cobertura vegetal que le proporcione refugio. Así mismo, observaron que la especie busca sus recursos importantes de néctar, en tres especies de plantas principalmente [36].

Un trabajo, sobre la distribución geográfica y hábitat de la familia Trochilidae en el estado de Guerrero, México, de Sierra-Morales *et al.* (2016), denota que la distribución potencial de la mayoría de los colibríes ocurrió en zonas perturbadas debido al cambio de uso de suelo, concluyendo que la familia de los colibríes ha recibido poca atención desde la perspectiva de la conservación [31].

Existe la hipótesis de que aquellas flores que han co-evolucionado con colibríes como polinizadores, pueden producir néctar con concentraciones adecuadas de azúcar dependiendo de la temperatura del ambiente. La tasa de consumo del néctar por los colibríes depende de su viscosidad, y ésta incrementa conforme disminuye la temperatura, por lo que se predice que la concentración del néctar en flores polinizadas por colibríes disminuye al aumentar la altitud, para compensar la mayor viscosidad a menores temperaturas. Debido a que la altitud se encuentra negativamente correlacionada con la temperatura, se puede correlacionar la concentración de néctar con la altitud.

Bajo estas premisas Ornelas *et al.* (2007) realizaron un estudio donde correlacionaron las características del néctar, considerando la altitud y otros factores. Durante este estudio se encontró una relación negativa entre la producción y concentración de azúcar y la altitud, sugiriendo que la concentración del néctar en flores polinizadas por colibríes disminuye para compensar por la alta viscosidad a bajas temperaturas. Sin embargo, no es claro si esto es debido a que a mayores altitudes la producción de azúcar puede ser más costosa, o a que las especies de plantas presentan recursos más limitados a mayores altitudes. A pesar de ello, se cree que esta correlación se debe a que las especies de plantas a mayores altitudes son polinizadas por colibríes pequeños, de pico corto, que demandan menos energía [37].

Un estudio realizado por Sonne *et al.* (2016), analiza el rol de factores ecológicos e históricos del ambiente, como determinante en la especialización ecológica y el tamaño del rango de la distribución de las especies, particularmente en redes de interacción colibrí-planta. Estas redes tienen una mayor especialización en áreas con mayor precipitación y temperatura, lo cual incrementa la productividad; así como en áreas con menor estacionalidad y condiciones climáticas estables [38].

2.1 Colibrí de Xantus

2.1.1 Descripción

El colibrí de Xantus es un colibrí de tamaño mediano, tanto macho como hembra presentan un peso promedio de 3.5 g; largo promedio de 84 mm y medidas promedio de cuerda alar de 51 mm; cola de 29 mm; nostrilo de 15 mm; pico-culmen de 18 mm; y ancho de 5 mm [39]. El macho presenta un pico de coloración rojiza, y negra hacia la punta; la corona es de azul oscuro, presenta una línea de color blanco por detrás del oído, que se alarga hacia el cuello y se encuentra rodeada por plumas negras; el dorso es de color verde y la cola es cuadrada de color canela; la garganta es de color verde lustroso y la zona ventral de color canela (Fig. 1). La hembra tiene únicamente la zona de la mandíbula de color rojo; la corona es de color verde; la garganta y el resto de la zona ventral son de color canela, al igual que la cola; y las plumas centrales son de color verde (Fig. 2). Los juveniles se parecen a la hembra con la excepción de algunos tintes verdes en la garganta [33].



Figura 1. Ejemplar macho de colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*), fotografiado en los oasis La Purísima, BCS¹.



Figura 2. Ejemplar hembra de colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*), fotografiado en los oasis La Purísima, BCS².

^{1,2} Fuente: Fotografías Constanza Danaee Jiménez Guevara, tomadas en febrero 2020.

Se cree que el adulto únicamente tiene un ciclo completo de muda de plumaje y una muda completa el primer año de vida, que abarca el cambio de plumaje de juvenil al definitivo. En general los adultos con plumaje nuevo se encuentran a finales de junio o julio, hasta diciembre; y en plumaje gastado, de marzo a mayo; sin embargo, esta temporalidad puede variar dependiendo de las diferencias locales e interanuales de la temporada de reproducción [21].

González-Rubio *et al.* (2017) indican que el colibrí de Xantus presenta un alto grado de especialización en características morfológicas relacionadas con la habilidad de vuelo, adaptaciones a la alimentación, comportamiento y dimorfismo sexual. Así mismo, analizaron las variaciones en el dimorfismo morfológico en las poblaciones genéticas del colibrí de Xantus, observando diferencias en el tamaño corporal, de pico y cola; obteniendo resultados que indicaron que tanto el sexo como las poblaciones en sí, tienen una influencia independiente en las diferencias morfológicas del colibrí [39].

El colibrí de Xantus usa un amplio rango de hábitats, desde vegetación de costa al nivel de mar, oasis con vegetación mésica, bosques tropicales deciduos (300-800 msnm), y bosques de pino-encino (1400 msnm en la Sierra de la Laguna) [20]. Particularmente se conoce que tiene una relación mutualista con la especie de madroño *Arbutus peninsularis* en la Sierra de la Laguna [40]. Se han reportado sitios de anidación en los siguientes árboles: aguacate (*Persea americana*), olivo (*Olea europaea*), limón y naranja (*Citrus spp.*), sauce de agua (*Salix sp.*), álamo (*Populus spp.*), higo (*Ficus spp.*), palma datilera (*Phoenix dactylifera*), así como en pequeños encinos [21].

2.1.2 Reproducción

En el caso del colibrí de Xantus existen dos temporadas reproductivas en el año. Sin embargo, esta clase de información es escasa. Lamb (1925) fue el primero en observar la reproducción del colibrí de Xantus y describir características de ésta, así como de su comportamiento. Observó que los huevos de color blanco diferían de tamaño y forma en diferentes sitios de BCS, al igual que el tamaño de los nidos. Así mismo, sugirió que en el sur de su distribución se reproduce de mediados de julio a mediados de septiembre; mientras que, en las partes norteñas de su distribución, sugiere que presenta un periodo de anidación de inicios de febrero hasta abril. Actualmente se ha propuesto que se reproduce desde la Sierra de la Laguna (23°34' N) hasta la Sierra de San Francisco (27°35' N) [21].

A pesar de que se cuenta con poca información sobre la reproducción del colibrí de Xantus, se sabe que la temporada de crianza en general, ocurre principalmente de julio a abril; no se cuenta con información acerca de la formación de parejas ni sobre la duración del periodo de construcción del nido [21].

Se conoce muy poco sobre la biología y ecología del colibrí de Xantus y únicamente se ha documentado reproducción en diferentes meses a distintas latitudes. Los nidos se han observado y monitoreado y a pesar de que se ha generado información sobre ello, no existen descripciones publicadas del ciclo de anidamiento y juveniles [21,40].

2.1.3 Historia evolutiva

Con la construcción de modelos predictivos de la distribución de las especies, es necesario cumplir ciertas condiciones, una de ellas es que las especies deben tener acceso a la región y la capacidad de dispersarse. Esto incluye la historia evolutiva de las especies y, por lo tanto, involucra factores que limitan su distribución del lugar del que se originaron [41].

El colibrí de Xantus presenta una estructuración genética espacial, debido a que la historia geológica de la península de Baja California, la cual está caracterizada por cuatro eventos vicariantes: 1) la formación del Golfo de California, 2) la incursión marina a través del Istmo de La Paz, 3) la transgresión del Golfo de California y 4) la presencia de un canal medio peninsular que separó la región norte y central de la Península.

Debido al patrón filogeográfico explicado por eventos vicariantes y fluctuaciones climáticas, junto con características locales de la heterogeneidad ambiental de la península, se generaron cuatro poblaciones genéticas de *B. xantusii*, que se encuentran en un escenario de expansión reciente. El primer evento vicariante, la separación de la península del continente durante el Plioceno, separó a *B. xantusii* de su especie hermana *Basilinna leucotis*, la cual presenta una distribución continental; posteriormente ocurrió el segundo evento vicariante, la separación de grupos de haplotipos durante el Plioceno tardío y Pleistoceno temprano, el cual separó la población del sur, aislando centro y norte con la separación del Cabo; finalmente el 90% de la divergencia comenzó en los últimos 100,000 años en respuesta a las fluctuaciones climáticas (Fig. 3) [22].

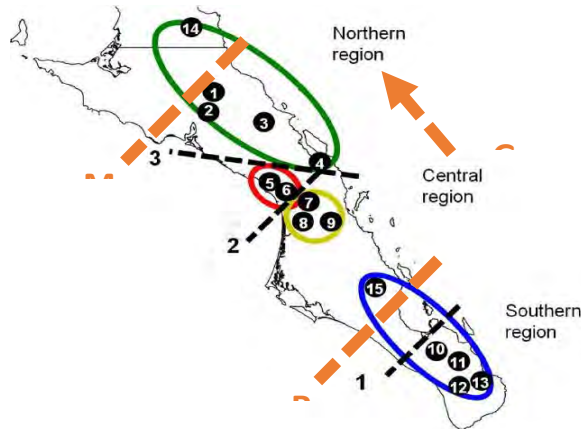


Figura 3. Cuatro poblaciones filogeográficas de *Basilinna xantusii* y eventos vicariantes que las generaron³. GC = formación del Golfo de Baja California; RC = región del Cabo separada por el Istmo de La Paz; MT = canal marino medio transpeninsular. Líneas punteadas (1-3), indican posibles quiebres filogeográficos entre poblaciones.

No existe variación morfológica de las hembras entre las poblaciones genéticas, pero sí de los machos. La región norte y sur fueron propuestas como zonas de refugios para el colibrí, principalmente dos regiones con altos valores de diversidad genética y presencia de haplotipos ancestrales, Sierra de La Laguna (sur) y San Nicolás (norte). Actualmente se sabe que las poblaciones norteñas mantienen cierto grado de homogeneidad, mientras que las poblaciones sureñas y centrales presentan mezcla entre sí [22].

Los patrones de distribución actuales del colibrí de Xantus, han estado influenciados por los procesos ambientales recientes, debido a la variación intraespecífica con alta diversidad genética regional que presenta la especie. Debido a ello ha desarrollado diferentes habilidades en el uso de los recursos florales y ha incrementado la competencia intraespecífica en ausencia de competencia interespecífica, lo que les permite a ambos sexos utilizar distintos nichos ecológicos [22].

González-Rubio *et al.* (2017) demuestran que existen relaciones entre las variables altitudinales y localización de los oasis de BCS, con las poblaciones genéticas, lo que explica las diferencias morfológicas de los individuos; con ello concluyen que la heterogeneidad ambiental y la distribución de los oasis promueve la diferenciación de las poblaciones de la especie, dichos rasgos morfológicos se creen están en función de las diferencias ecológicas entre oasis y el comportamiento social [39].

³ Fuente: Modificado de González-Rubio (2016).

2.2 Modelación

Las dinámicas poblacionales de los colibríes están poco estudiadas, posiblemente debido a que los colibríes suelen ser solitarios durante la mayor parte del año, por lo que se requieren métodos de muestro intensivos. La mayoría de los estudios con este grupo se han centrado en aspectos de interacciones planta-animal y en filogenias [42].

El proceso de modelación de la distribución de especies se divide, principalmente, en dos fases. La primera evalúa los rangos de variables ambientales preferidas por la especie, y el segundo identifica las localidades en donde estos rangos preferidos están presentes. La primer fase es comúnmente llamada índice de idoneidad del hábitat (HSI) [12], y la segunda fase es llamada procesos de evaluación del hábitat (HEP) [13].

A la técnica de modelado de la idoneidad del hábitat también se le llama modelos basados en nicho, los cuales utilizan información de registros de las especies y factores ambientales para generar funciones estadísticas, que permitan predecir la distribución potencial del hábitat idóneo para la especie [14]. Los hábitats, en ocasiones, son descritos basados en un conjunto de variables que expresan distintas características del ambiente, como el clima, uso de suelo, tipo de suelo, alimento y estructura de hábitat. Cuantificar el nicho realizado de una especie, hace posible analizar la idoneidad del hábitat en una unidad geográfica para la cual ciertas características del nicho ambiental son conocidas [15].

Al construir modelos que expliquen y predigan la distribución de los organismos, es necesario tener claro las tres condiciones que se deben cumplir para que las especies ocupen un sitio y mantengan sus poblaciones: 1) las especies deben alcanzar el sitio, es decir deben tener acceso a la región y la capacidad para dispersarse; 2) las condiciones abióticas deben ser idóneas para la especie; 3) el ambiente biótico debe ser idóneo.

La primera condición, acerca de la capacidad de dispersión, incluye la historia biogeográfica de las especies y por lo tanto todos aquellos factores que limitan su distribución del lugar del que se originaron, como lo son las barreras para la migración y vectores bióticos y abióticos de dispersión. La segunda condición trata sobre la idoneidad del hábitat abiótico para las especies, la cual implica que

la combinación de variables ambientales abióticas en el sitio está incluida en las condiciones ambientales que las especies necesitan para crecer y mantener viables sus poblaciones; esta condición constituye la base de la modelación de idoneidad de hábitat. La tercera condición trata de las interacciones bióticas con otros organismos, las cuales están dictadas por el ambiente a través de su influencia en todos los organismos de la comunidad. De estas condiciones nacen los conceptos de nicho [15].

Existen distintos conceptos de nicho y principalmente dos son aproximaciones opuestas. El concepto de nicho fue formalizado por Hutchinson (1957), basado en observaciones previas de Grinnell (1917). Hutchinson lo definió como un hipervolumen n-dimensional en un espacio definido, utilizando variables ambientales hipotetizadas, que tuvieran influencia directa en la fisiología de las especies y dentro de la cual, el crecimiento poblacional fuera positivo. Por el contrario, existe otra aproximación al concepto de nicho, propuesta por Elton (1927) quien menciona está determinado por el rol funcional que las especies juegan dentro de la cadena alimenticia y el impacto que tienen en el ambiente [15,43,44].

El nicho fundamental de una especie considera que las especies pueden ocupar todos los sitios donde las condiciones abióticas les permiten mantener poblaciones viables. Sin embargo, las especies no siempre tienen respuestas uniformes a lo largo de gradientes ambientales, y por lo tanto la adecuación de sus individuos y su potencial para competir también varía en esos gradientes. Cuando una especie es sistemáticamente excluida de partes del ambiente ambiental, su respuesta dentro de esos gradientes solo da una vista parcial de su respuesta fisiológica total, entonces la respuesta de las especies dentro de dichos gradientes depende de la configuración biótica particular en el área de estudio. A esto se le llama respuesta realizada o efectiva y por lo tanto constituye al nicho efectivo de la especie, el cual se define como un subconjunto del nicho fundamental restringido por competencia con otras especies [45].

Posterior a la definición de Hutchinson (1957) del nicho ecológico, se proponen otros conceptos basados en diversas concepciones.

Soberón y Nakamura (2009) hacen una distinción entre dos tipos de nichos: los llamados nicho Eltoniano y nicho Grinnelliano. El nicho Eltoniano, el cual es de grano fino, se basa en variables

relacionadas a las interacciones ecológicas y al consumo de recursos. Mientras que el nicho Grinnelliano está caracterizado por aquellas variables no interactuantes y no consumibles, llamada variables escenopoéticas [46].

Utilizando un esquema heurístico para analizar las interacciones entre los movimientos, variables abióticas y ambientes escenopoéticos, se ha denotado el nicho en tres panoramas: (a) ambiental, región donde ocurren las condiciones escenopoéticas de acuerdo con el nicho Grinnelliano; (b) biótica, región donde las condiciones bióticas permitirían la existencia de poblaciones viables, determinadas por factores del nicho Eltoniano, y la región disponible (M) para la colonización o dispersión de las especies en un intervalo de tiempo, dentro del espacio geográfico (G), teniendo en consideración la definición de Hutchinson sobre el nicho fundamental [46].

Así se obtiene el llamado diagrama “BAM” (Fig. 4) el cual es una representación abstracta del espacio geográfico, donde la intersección de A, B y M representa el área ocupada (G_o) por la especie, es decir, la distribución actual; mientras que la distribución potencial (G_i) es el área que puede llegar a ser ocupada, ya que presenta la intersección de A y B, es decir, las condiciones adecuadas para que la especie sobreviva, sin embargo no ha podido acceder [46–48].

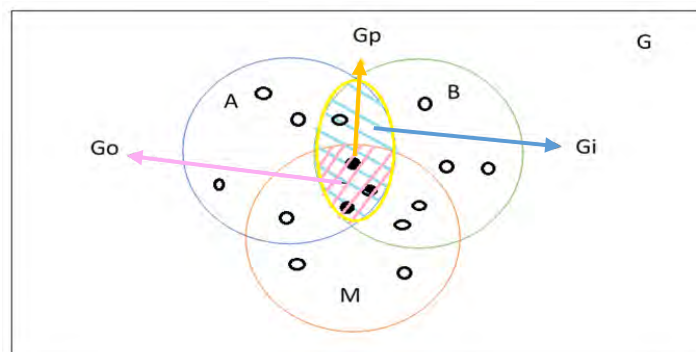


Figura 4. Diagrama BAM⁴. B simboliza la región donde existe la combinación correcta de interacciones ecológicas de las especies (i.e. variables bionómicas); A simboliza la región geográfica que presenta la agrupación apropiada de variables escenopoéticas (i.e. nicho fundamental existente); M simboliza el área accesible a la especie, sin barreras para la dispersión; Gp simboliza el área potencial de distribución de la especie, ya que presenta las condiciones necesarias para que sobreviva; Gi ($A \cap B$) simboliza el área potencial (i.e. nicho efectivo) al que no ha podido acceder la especie; Go ($A \cap B \cap M$) simboliza el área de distribución geográfica de la especie (i.e. nicho realizado). presencias = ●; ausencias = ○

⁴ Fuente: Elaboración propia a partir de literatura consultada.

Bajo los supuestos del diagrama BAM, la distribución potencial se puede considerar como aquel espacio geográfico que tiene la capacidad de ser ocupado, al presentar condiciones bióticas y abióticas idóneas, siempre y cuando ocurran cambios en la capacidad de dispersión de la especie, la cual restringe su distribución actual [49].

Mitchell (2005) cuestionó el uso del término hábitat en el contexto de comprender la distribución y abundancia de las especies. Argumentó que el concepto común de hábitat debería extenderse, de su estatus actual de una descripción del ambiente abiótico, a un concepto mecanicista que incluya las interacciones bióticas [50]. Sin embargo, Kearney (2006) sugiere que este concepto mecanicista, donde los factores diferenciales en el hábitat de un organismo interactúan con el mismo, afectando su crecimiento, supervivencia y reproducción, debería reservarse para el concepto de nicho [9].

La modelación de nichos ecológicos es un campo de la biología de la conservación y la ecología del paisaje, que pretende predecir la distribución geográfica de las especies; sin embargo, desarrollar dichos modelos basados en datos puntuales ha sido un desafío, debido a que los datos rara vez están acompañados de información sobre abundancias de las especies [51]. Así mismo, en ocasiones se cuenta con datos de las especies, acerca de su presencia y ausencia; sin embargo, es común que solo existan datos de la presencia [16].

De forma complementaria, los análisis de superposición de hábitat se han enfocado en analizar distintos tipos de relaciones simpátricas entre especies, particularmente aquellas relaciones entre especies que coexisten dentro del mismo hábitat. Su objetivo es mostrar el patrón de distribución de estas especies [52]. Estos análisis se realizan en el ambiente de un SIG para obtener las áreas más probables de co-ocurrencia entre las especies, los cuales se consideran debido a ciertas condiciones específicas y la heterogeneidad de hábitat. Estos mapas indican las zonas de coincidencia espacial con hábitats idóneos o hábitat no idóneos, para las especies que se estudian [53].

2.3 Distribución geográfica

La distribución geográfica de las especies describe su ubicación espacial y depende de diversos factores, tanto de componentes históricos como ecológicos, que incluyen aspectos de presencia y ausencia de individuos, presencia de poblaciones reproductivas y probabilidad de detección; todas

consideradas en resoluciones temporales y espaciales. Por lo que la distribución se define como subconjuntos del espacio geográfico en donde la presencia de individuos o poblaciones de especies puede ser detectada, y está influenciada por la existencia de condiciones ambientales adecuadas para la especie [2,54,55].

2.4 Escala espacial

El trabajo de un método de modelación es predecir la idoneidad del ambiente para las especies, en función de las variables ambientales dadas. Dentro del conjunto de variables se encuentran inferencias ecológicas implícitas, por lo que se debe tener en consideración escalas temporales adecuadas; es decir, si se quiere modelar la distribución actual de una especie, no se deben usar datos de muchas décadas atrás. En el mismo sentido, es importante considerar que la escala espacial en la que se realizará la modelación debe ser relevante para la distribución; por lo que la selección de la extensión espacial debe ser apropiada, así como la resolución de los datos (grano) [56].

Es necesario contar con un entendimiento del concepto de escala, ya que las relaciones que las especies tengan con su ambiente cambiarán de acuerdo con la escala. Debido a ello y con base al enfoque de esta tesis, el concepto de escala se define como la resolución que se debe utilizar para estudiar el proceso ecológico de interés. De la misma forma, es necesario comprender su definición. Un paisaje se puede definir como una región donde se combinan factores tanto bióticos como abióticos, los cuales se integran en una escala geográfica extensa. Esta escala permite tener un panorama más amplio de la heterogeneidad de las unidades del paisaje, es decir las unidades de hábitats que presenten atributos particulares, tanto en el tiempo como en el espacio [57].

Los rangos de distribución son definidos como conjuntos de celdas en una matriz subdividiendo el espacio geográfico de interés. Los requerimientos de relaciones bióticas y movimientos de las especies definen un gran número de tipos de distribuciones. Por lo que se definen dos espacios, el geográfico y el ambiental. Una vez colectado los registros de ocurrencia y variables ambientales, se utilizan los algoritmos de modelación para caracterizar el nicho ecológico de las especies en función de las variables ambientales [55].

2.5 Fitogeografía de la península de Baja California

Las regionalizaciones biológicas que se han realizado en la península denotan una polaridad ecológica, donde se observa un gradiente norte-sur resultante del clima templado proveniente del noroeste, y del clima tropical proveniente del sur, con una vasta extensión árida al centro. Así mismo, denotan un gradiente este-oeste resultante de las cadenas montañosas distribuidas a lo largo de la península, así como de la influencia de la masa marina cálida del Golfo de California y la masa oceánica fría del Pacífico. Por lo que en general, todas las regionalizaciones coinciden en tres grandes regiones: 1) templada-mediterránea al noroeste; 2) tropical al sur; 3) región árida de transición [58].

La península de Baja California presenta un conjunto definido de regiones fitogeográficas, resultado de su topografía y su amplio rango de condiciones climáticas. Delineadas en un inicio por Shreve (1951) y complementadas por Wiggins (1980), reflejan las interacciones del clima y la topografía, por lo que son buenos indicadores de provincias bióticas naturales. Las regiones fitogeográficas se separan bajo el supuesto de que las plantas presentes en ellas comparten la misma historia ecológica y ambiental [59–61].

Basado en las regionalizaciones propuestas por Wiggins y Shreve, Grismer y Mellink (2005) presentan 8 regiones fitogeográficas para la península de Baja California, de las cuales 5 se encuentran presentes en Baja California Sur (Fig. 5).

Al noroeste se encuentra la región del Vizcaíno, desierto costero que presenta una alta diversidad florística debido al clima, insularidad y su situación como frontera entre unidades biogeográficas. Esto permite sustentar comunidades vegetales exclusivas. Su aridez se compensa por la corriente fría de California, que provoca nieblas frecuentes haciendo que la vegetación dominante sea de plantas arrosetadas, particularmente del género *Agave* [59,62].

La Costa Central del Golfo, situada a lo largo de las costas del Golfo de California. Presenta influencia de las lluvias de verano y clima cálido proveniente del Golfo de California, lo que provoca que las comunidades de manglar alcancen su límite septentrional en Norteamérica. La temperatura es mayor en esta región, debido a que, casi durante todo el año, recibe vientos cargados de humedad que

soplan desde el oeste. En esta región se encuentra la Sierra San Francisco, cuya zona más alta, también presenta bosques de encinos [59,62,63].

La región Magdalena, limita al norte con la región del Vizcaíno y al sur con la región Árido tropical, al este con la Costa Central del Golfo y al oeste con el océano Pacífico. Se encuentra a lo largo de Sierra de la Giganta, con zonas de máxima altitud de 1700 msnm y la gran planicie de Magdalena en su base, donde se encuentran vertientes de agua que sustentan numerosos cultivos [59,62].

La región Árido tropical se encuentra limitando al norte con la región Magdalena y al este con la Costa Central del Golfo. Es la región que recibe mayor precipitación, principalmente de la temporada de huracanes en verano. En las zonas bajas presenta un clima semiárido y vegetación espinosa; en temporada de lluvias se presenta la selva baja caducifolia. Esta selva seca se encuentra entre los 200 y 800 msnm en laderas orientadas hacia los vientos húmedos del mar y dentro de la península, únicamente se presenta en esta región [59,62,63].

La Sierra de la Laguna, se encuentra inmersa en la región Árido tropical, por encima de la selva baja caducifolia, con altitudes mayores a los 2000 msnm y precipitaciones que superan los 600 mm. En las partes altas se encuentran valles cubiertos por pastos, rodeados de bosques de encino y pino-encino. Se presentan formaciones mésicas secas de bosques de encinos (*Quercus*) en zonas donde comienza la descarga de nubes. A mayores altitudes, en la zona boreal, se encuentran bosques mixtos de encinos y pinos. En las laderas de la montaña (400 a 1000 msnm) se encuentra la selva baja caducifolia, que constituye la zona tropical de la península. Las zonas bajas presentan planicies aluviales con colinas y la vegetación dominante es el matorral sarcocaulé. En los fondos de cañadas se encuentra la vegetación riparia [59,62,64].

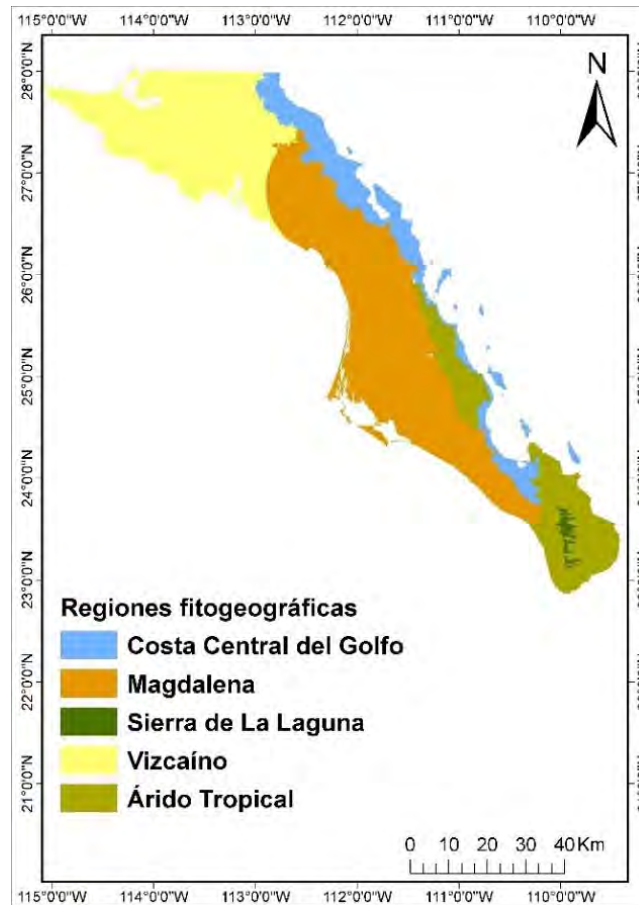


Figura 5. Regiones fitogeográficas presentes en Baja California Sur⁵.

2.6 Los oasis de Baja California Sur y su vegetación asociada

La composición vegetal y la estructura del hábitat son de gran importancia para comprender los patrones de riqueza, abundancia y distribución de las especies de aves. Se ha sugerido que la densidad y riqueza de aves puede estar relacionada con la densidad de vegetación, lo que reflejaría la abundancia de recursos [65].

Los oasis son ambientes más templados, con presencia de agua, que resultan menos agresivos o limitativos para la flora y fauna de medios áridos, por lo que fungen como refugio y son sitios de atracción para distintas especies de aves, quienes los llegan a ocupar en distintas etapas de su ciclo de vida [25].

⁵ Fuente: Elaboración propia con información de Grismer y Mellink (2005) y Peinado (1994)

En la península de Baja California, existen alrededor de 184 oasis, de los cuales 93% (171 oasis) se encuentran en Baja California Sur; aproximadamente el 48% (88 oasis) de ellos corresponden a oasis con cuerpos de agua superficial y el resto a sitios donde la vegetación es significativamente más densa, debido a la presencia de mantos freáticos de poca profundidad. Dentro de los más reconocidos se encuentran los oasis de San Ignacio, La Purísima, Mulegé, Cadejé, Los Comondú, San Javier, San Pedro de la Presa, El Pilar, Todos Santos, Santiago, y San José del Cabo [23,25]. De estos oasis, los de mayor extensión son San Ignacio (2.7 km²), Mulegé (1.03 km²), La Purísima (2.5 km²) y San José del Cabo (1.4 km²). Existen alrededor de 54 oasis cuyas dimensiones van desde los 50 hasta los 600 m². Estos oasis se encuentran principalmente en las vertientes de Sierra de la Giganta y se caracterizan por la presencia de agua intermitente y vegetación asociada. Otro tipo de oasis, alrededor de 14, son los que se sostienen por mantos freáticos, ya que en el pasado fueron manantiales, sin embargo, han perdido esta condición debido a la sobreexplotación de su agua superficial [25].

La vegetación particular de los oasis de Baja California sur, es relictual de tipo méxico. Las temperaturas son menores y la humedad relativa es mayor, por lo que se distingue de las condiciones del medio desértico circundante [25]. La estructura vegetal es crucial para la riqueza de especies de aves. Los oasis de BCS presentan, de forma ideal, matorral circundante, seguido de palmar y humedal arbustivo, intermitentemente expuesto, y más cercano al espejo de agua el humedal emergente caracterizado por plantas hidrófitas [66]. Se caracterizan por pertenecer a dos tipos distintivos de vegetación, vegetación acuática y vegetación riparia. La vegetación acuática incluye tres asociaciones florísticas: Tular-Carrizal, Palmar y Sauzal-Huatamotal, donde las especies dominantes son hidrofílicas. Por otra parte, la vegetación riparia incluye dos asociaciones florísticas, Mezquital y Bosques de Robles, donde las especies dominantes son árboles freatofíticos [67]. Las asociaciones más atractivas para las aves son el Palmar y Tular-Carrizal, los cuales reciben mayor abundancia de aves que acuden a estos parches, ya que presentan mayor calidad y cantidad de alimento [65].

Existe una relación positiva entre el tamaño del oasis y la riqueza de especies vegetales presentes, en donde oasis más grandes presentan más especies de plantas tanto nativas como invasoras. Por otra parte, existe una relación no significativa entre la riqueza de especies de plantas y la ubicación geográfica de los oasis [67]. Los oasis más grandes, con mayor cantidad de recursos, producen también un efecto de atracción para las aves, por lo que aquellos oasis con mayor tamaño, reciben

mayor abundancia de aves [65]. De todos los oasis de BCS, el que han considerado como el “oasis” más grande es Sierra La Laguna, por ser donde se presenta la mayor precipitación pluvial. Con un promedio anual de 650 a 700 mm en las partes más altas, contribuye con la recarga de los mantos acuíferos de toda la Región del Cabo. Sierra la Laguna representa la única región que presenta selva baja caducifolia de toda la península, así como la única región con bosque pino-encino del estado [68]. No obstante, no puede considerarse a Sierra la Laguna un oasis típico. Es una zona montañosa con un ambiente templado, más frío en sus partes más altas, y que contiene en algunas de sus zonas varios oasis de los considerados típicos por el tipo de vegetación característica (p.ej. Santiago, San Bartolo).

Debido a su estructura vegetal, los oasis presentan un efecto de borde, ya que existen diferencias en el número y tipo de especies presentes entre el borde y el matorral xerófilo que rodea el oasis. El efecto de borde provoca que, principalmente en invierno, una proporción importante de especies presentan abundancias mayores hacia la vegetación asociada al cuerpo de agua. Particularmente el colibrí de Xantus se encuentra asociado al borde de la vegetación [28]. Por otra parte, existe un patrón distinto del uso de las asociaciones vegetales tanto en el sur como en el norte, por parte de las aves. Esta diferencia se debe al clima y al carácter tropical del matorral sarcocaule en los oasis del sur, en relación con los oasis del norte donde la vegetación y el clima son más contrastantes entre las asociaciones. De esta forma, existe una mayor similitud de las comunidades de aves en los oasis del sur y una baja similitud en los oasis de norte [28].

2.7 Especies de plantas relacionadas con el colibrí de Xantus

El colibrí de Xantus se encuentra asociado a la vegetación presente en los oasis, debido a la calidad y cantidad de recursos presentes en ellos. Se ha observado que en general se asocia particularmente a tres especies vegetales que se encuentran en dichos oasis: *Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*.

2.7.1 *Arbutus peninsularis*

Arbutus peninsularis (Rose & Goldman) es una especie de madroño de origen Neotropical; endémico de Sierra La Laguna en la Región del Cabo; mide de 3 a 40 m de alto y pertenece a la familia Ericaceae.

La taxonomía de *A. peninsularis* aún no está resuelta, pues se sigue considerando como *A. xalapensis*, cuyas poblaciones se encuentra ampliamente distribuidas en el continente, las cuales se encuentran conectadas entre sí, incluso con otras especies del género *Arbutus*. Sin embargo, estudios genéticos y filogeográficos tratan a *A. peninsularis* como una especie distinta [69,70]. La revisión florística más reciente de la península enlista a *A. peninsularis* como una especie endémica de Sierra la Laguna, y teniendo en consideración su distribución geográfica restringida, en esta tesis se consideró como una especie distinta a *A. xalapensis* [71].

A. peninsularis presenta flores terminales en panículos, con corolas de color rosa claro, ensanchadas hacia la base y con lóbulos más cortos que el tubo. La fertilización del madroño ocurre en los últimos meses de invierno, y el único visitante diurno que recibe es el colibrí de Xantus. No presenta algún otro polinizador, ya que los murciélagos presentes en Sierra La Laguna (*Leptonycteris sanborni* y *Choeronycteris mexicana*) se alimentan de plantas tropicales que crecen a menores altitudes y no ocurren en el bosque de pino-encino. Es por ello por lo que *Arbutus peninsularis* requiere del colibrí de Xantus para completar su ciclo de vida. Así mismo, durante los meses de invierno, las inflorescencias del madroño son casi el único recurso de néctar disponible para el colibrí. Debido a esto, este árbol es vital para el ciclo de vida del colibrí [40].

En las zonas más altas de Sierra La Laguna, se encuentra una masa forestal que ocupa alrededor de 500 km², donde la precipitación ocurre en los meses de agosto a octubre y alcanza un promedio de 700 mm al año. Debido a su historia de aislamiento, es una zona con gran cantidad de endemismos. En altitudes medias, entre 1,000 y 1,500 msnm, se encuentran los bosques de encino, mientras que en las partes más elevadas, frías y húmedas, entre 1,500 a 2,000 msnm, se encuentra el bosque pino-encino, donde el madroño *Arbutus peninsularis* es dominante [58,64,72–74].

2.7.2 *Eucnide cordata*

El género *Eucnide* perteneciente a la familia Loasaceae, son plantas herbáceas, perenes de corta vida, con 8 especies que se distribuyen desde el suroeste de Estados Unidos, México y Guatemala. Existen dos tipos de inflorescencia en el género, uno de flores solitarias en el eje de las hojas, y el segundo con inflorescencias terminales con distintos grados de desarrollo. *Eucnide cordata* (Kellogg ex Curran) pertenece a este último grupo, presenta la inflorescencia terminal completamente desarrollada, y muchas inflorescencias comúnmente levantadas sobre las hojas en un pequeño pedúnculo, con pétalos pequeños, usualmente de 6 a 10 mm de largo. Se observa como un arbusto suculento bajo, con flores blancas, en los márgenes de arroyos rocosos, estuarios cercanos al océano y huecos de rocas húmedas. Se encuentra presente en la península de Baja California, donde es bastante común, al igual que en algunas islas del Golfo de California. Ocurre en pendientes rocosas y arroyos, y sus poblaciones son pequeñas y discontinuas [75–77].

A pesar de que no existe información sobre los polinizadores naturales de *E. cordata*, la estructura de la flor, indica dependencia a polinizadores. En ausencia de polinizadores, la especie es capaz de auto polinizarse pero no es común debido a su morfología, ya que únicamente las flores que tardan en madurar se mantendrán más horizontales, por lo que habría oportunidad de que el polen caiga en el estigma y formen una semilla viable [77].

Eucnide cordata se encuentra en listas de flora nativa riparia de los oasis de San Pedro de la Presa, Las Pocitas y Poza Honda [27], y en las localidades de Comondú, La Paz, Mulegé y Santa Rosalía en BCS. Así como las islas Carmen y Espíritu Santo [75]

No se ha publicado información de asociaciones entre el colibrí de Xantus y *E. cordata*. Pero esta especie de planta es muy común en los oasis y se ha observado que es una de las principales especies que el colibrí usa para obtener el néctar floral (Rodríguez-Estrella et al. datos no publicados).

2.7.3 *Nicotiana glauca*

Nicotiana glauca (Graham) perteneciente a la familia Solanaceae, llamada comúnmente como tabaquillo, es una especie de planta herbácea introducida desde Argentina; se reconoce como maleza ya que presenta un amplio rango de tolerancia a las variaciones ambientales, tales como baja

humedad y fertilidad del suelo. Debido a su tolerancia a la sequía es pionera en suelos perturbados y es capaz de desplazar especies nativas al competir por los recursos hídricos. Es una especie cosmopolita, invasora en áreas semiáridas. En México es común en norte y centro, siendo rara hacia el sureste y su distribución altitudinal va desde el nivel del mar hasta los 2400 msnm [78,79].

La fenología floral de *N. glauca* no presenta un patrón estacional, por lo que la especie florece durante todos los meses del año. Sin embargo, debido a su alta resistencia a condiciones adversas, se han observado picos de floración durante las temporadas de poca precipitación, así como en invierno donde las temperaturas son bajas. Sus flores se agrupan en inflorescencias, presentan forma tubular, y se encuentran orientadas hacia la parte externa de la planta. Su néctar es abundante y se encuentra depositado en la base de la corola. La coloración de las flores es amarilla con tonalidades verdosas hacia la parte dorsal de la corola. Existe una preferencia de los colibríes hacia las flores jóvenes, ya que estas presentan mayor producción de néctar que flores maduras [78].

Díaz (2016) reporta evidencia de visitas de forrajeo de 9 especies de colibríes en *Nicotiana glauca*, particularmente menciona que, en las zonas de matorral xerófilo del centro de México, en Hidalgo, donde se encontraban la especie, las plantas fueron visitadas por *Basilinna leucotis*, especie hermana del colibrí de Xantus. Así mismo, Hernández (1981) reportó cuatro especies de colibríes visitantes, incluyendo a *B. leucotis*, y observó conductas de territorialidad para defender el alimento. Así mismo, reportó que *N. glauca* se convierte en un recurso importante para los colibríes durante la temporada de invierno, debido a que es una de las pocas especies que florecen en dicha temporada [78,80].

N. glauca es una especie adaptada a la polinización por colibríes en su área de distribución nativa. Sin embargo, la falta de polinizadores no previene a que *N. glauca* se reproduzca, ya que es capaz de auto polinizarse. En las zonas con presencia de polinizadores, el éxito reproductivo de *N. glauca* es mayor [81].

En BCS *N. glauca* es una especie de flora exótica riparia. Se encuentra en listados de especies oportunistas en los oasis de San Predo de la Presa, San Basilio, La Soledad, El Caracol, Las Pocitas, San Javier, San Bartolo, Santiago, Presa Higuajil, arroyo San José del Zapote, arroyo Poza Honda, arroyo San Dionisio y en la cuenca San Hilario [27]

No se cuenta con información publicada sobre la relación del colibrí de Xantus con *N. glauca*. Sin embargo, se ha observado al colibrí interactuar con ella y es una de las principales especies que forrajea (Rodríguez-Estrella et al. datos no publicados).

3. JUSTIFICACIÓN

Se sabe poco sobre la ecología y biología del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*). Partimos de la premisa de que los oasis funcionan como sitios de atracción para el colibrí dadas sus preferencias por hábitats méxicos, mismos que ocurren donde hay cierto tipo de vegetación y disponibilidad de agua, insertos en un medio desértico. También se parte de la premisa de que los oasis están conectados a través de arroyos a otros cuerpos de agua, por lo que los arroyos deben ser ambientes importantes para el colibrí. Con esto podremos modelar la distribución potencial del colibrí de Xantus.

4. HIPÓTESIS

La distribución del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) estará condicionada por variables ambientales naturales como la temperatura, precipitación, tipo de cobertura vegetal, así como de la posición geográfica de los oasis de BCS, bajo el supuesto de que las variables incluidas en el modelo reflejan los requerimientos de nicho de la especie.

A partir de los registros de interacciones de forrajeo del colibrí de Xantus con las especies de plantas nativas *Arbutus peninsularis* y *Eucnide cordata*, y la especie exótica *Nicotiana glauca*, se espera que tanto la distribución como el patrón de distribución del colibrí, estén relacionados a la distribución de estas plantas en Baja California Sur.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar las variables ambientales que condicionan la distribución del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) en oasis y arroyos de BCS, a la vez que se genera un modelo de distribución potencial.

5.2 Objetivos particulares

1. Determinar las variables climáticas, ambientales y bióticas que condicionan la presencia del colibrí en los oasis.
2. Describir geográficamente la distribución potencial del colibrí de Xantus en BCS.
3. Evaluar la relación entre la distribución de tres especies de plantas más usadas y la distribución potencial del colibrí en BCS.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Se localiza en la región árida del país, de la mitad de la península de Baja California hasta su parte más sureña; la península tiene aproximadamente 1330 km de longitud y aproximadamente 111 km de ancho, con un área aproximada de 145, 000 km². Su extensión va de los 22.86° a 28.04° de latitud norte y -115.05° a -109.40° longitud oeste [28,82]. En la península se ha producido una transformación del hábitat históricamente, de vegetación méxica subtropical hacia matorral xerófilo, determinado por procesos geológicos históricos.

Los oasis de BCS (Fig. 6) son relictos de hábitats méxicos y representan menos del 1% de la superficie del estado [83], pero son de gran importancia debido a la diversidad biológica que sostienen y las actividades humanas que se concentran dentro de ellos.

Los oasis se conectan entre sí por una red de arroyos, que en su mayoría son intermitentes; sin embargo, presentan las características necesarias para la ocurrencia y movilidad del colibrí (Fig. 8).

6.2 Registros de ocurrencia del colibrí de Xantus

Se trabajó con registros de ocurrencia del colibrí de Xantus documentados históricamente. Los registros se obtuvieron del repertorio en línea GBIF (Global Biodiversity Information Facility) [84], los cuales están conformados por datos de observaciones, colectas científicas y literatura. Así mismo, se integraron los datos obtenidos de la tesis de doctorado de González-Rubio (2016) [85] y los pocos que se pudieron verificar en el trabajo preliminar de campo que se hizo para la tesis.

Esta base de datos cruda contó con 3,138 datos de ocurrencia obtenidos de la plataforma de GBIF y 154 datos de la tesis ya mencionada, teniendo así un total de 3,292 datos de ocurrencia del colibrí.

La base de datos se depuró para eliminar duplicados (2, 462 registros duplicados) y utilizando un SIG se eliminaron 74 registros con coordenadas ambiguas.

Posteriormente se eliminaron aquellos registros repetidos dentro de un radio de 1 km² (371) (Fig. 7). Con lo que permanecieron un total de 386 registros, los cuales se utilizaron para la modelación. La

depuración en un radio de 1 km² se realizó al observar que el ámbito hogareño de los individuos (500m) no se sobreponía entre sí. Lo que aseguró la independencia de los datos y suficientes registros para la modelación.

Posteriormente se dividió la base de datos integral, en datos de calibración y de evaluación. Esto se realizó con una partición aleatoria, dividiendo el 70% de los datos para calibración del modelo (270 registros) y 30% para la evaluación de éste (116 registros).

La mayoría de los registros se encuentran en oasis, arroyos u otro tipo de cuerpo de agua. Los registros se encuentran mejor representados en los oasis. Sin embargo, existe una gran cantidad de arroyos en el territorio, por lo que éstos también son de gran importancia para la distribución del colibrí (Fig 8).

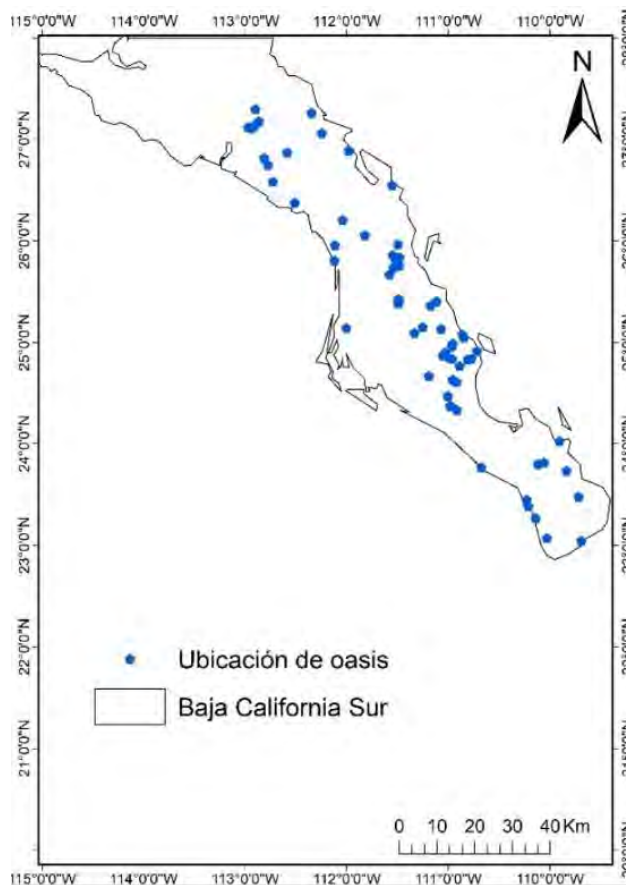


Figura 6. Ubicación geográfica de 67 oasis presentes en BCS⁶. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

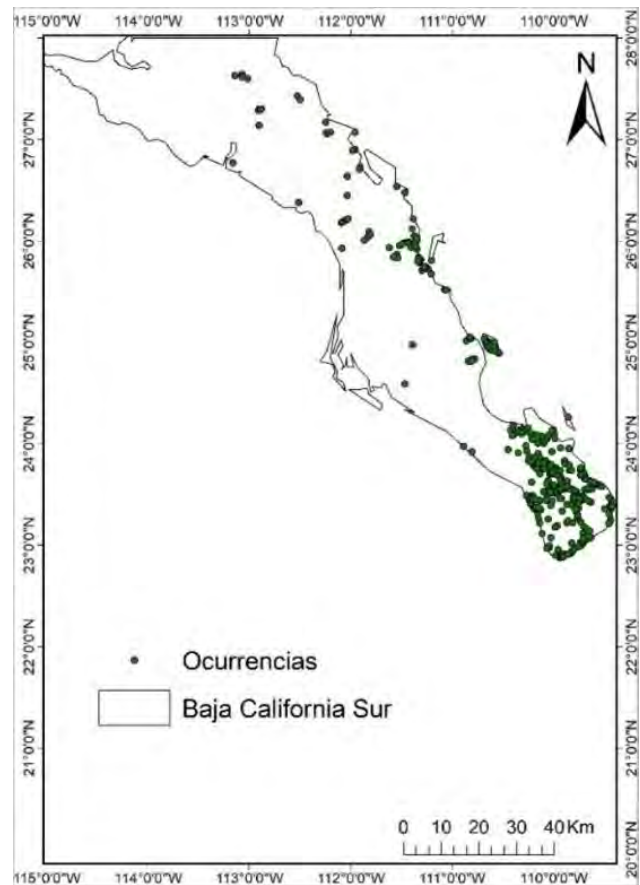


Figura 7. Ubicación geográfica de los registros depurados del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) en BCS⁷. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

^{6,7} Fuente: Elaboración propia con el software Arcmap (versión 10.5).

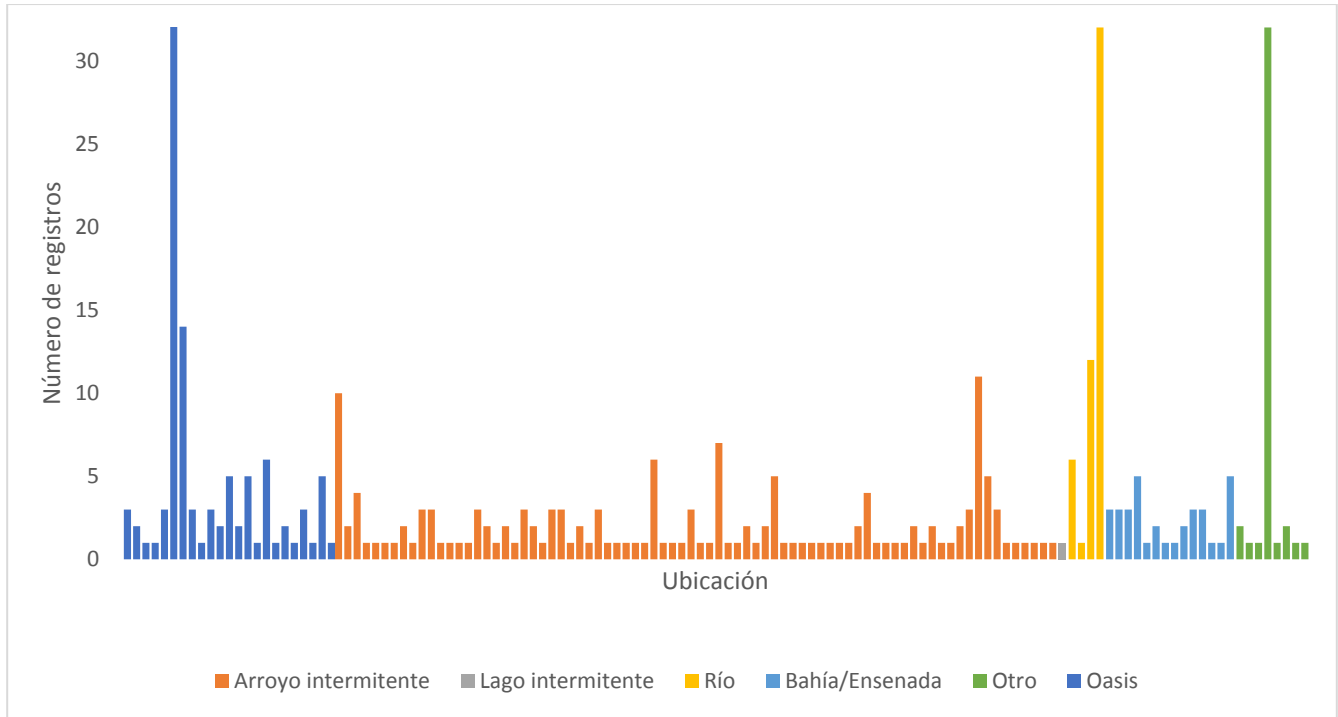


Figura 8. Gráfico de los registros del colibrí de Xantus en distintos cuerpos de agua⁸

6.3 Variables predictoras

6.3.1 Variables climáticas

Para determinar la distribución del colibrí de Xantus, se utilizaron como variables predictoras 19 superficies climáticas a nivel mensual, con una resolución espacial de 30 arco segundos (~1 km), desarrolladas por Cuervo-Robayo *et al.* (2014), con datos de 1910 a 2009 para México (Tabla 1) [86]. Se procesaron las capas en ArcMap (versión 10.5) para recortarlas a la extensión de BCS y así obtener la M. Posteriormente se transformaron a formato “ascii” para trabajar en Maxent.

⁸ Fuente: Elaboración propia con el programa Excel.

Tabla 1. Superficies climáticas propuestas por Cuervo-Robayo *et al.* (2014)⁹.

Nombre	Descripción
Bio 1	Temperatura media anual (°C)
Bio 2	Rango de temperaturas diurnas (°C)
Bio 3	Isotermalidad (Bio2 / Bio7) *(100)
Bio 4	Estacionalidad en la temperatura (desviación estándar * 100)
Bio 5	Temperatura máxima del mes más frío (°C)
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Bio 7	Rango anual de temperatura (Bio 5 – Bio 6)
Bio 8	Temperatura media del trimestre más lluvioso (°C)
Bio 9	Temperatura media del trimestre más seco (°C)
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío (°C)
Bio 12	Precipitación anual (mm)
Bio 13	Precipitación del mes más lluvioso (mm)
Bio 14	Precipitación del mes más seco (mm)
Bio 15	Estacionalidad en la precipitación (coeficiente de variación)
Bio 16	Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco (mm)
Bio 18	Precipitación del trimestre más cálido (mm)
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío (mm)

6.3.2 Variable topográfica

Se incluyó una capa de altitud, la cual se obtuvo de un modelo digital de elevaciones con una resolución de 1 km, procesada en ArcMap (versión 10.5) (Fig. 9) [87].

6.3.3 Variable de hábitat

Se incluyó una capa de Índice de Diferencia Normalizada (NDVI), la cual se obtuvo a través de imágenes satelitales Landsat 8, procesada en ArcMap (versión 10.5) [88].

A partir de los valores arrojados de NDVI, se realizó una reclasificación asignando 4 clases de hábitat para adecuar los tipos de vegetación a la especie. Teniendo en consideración los tipos de asociaciones florísticas de vegetación acuática: tular-carrizal, palmar y sauzal-huatamotal; y de vegetación riparia con asociaciones de mezquital y bosque de roble [67]. Los valores cercanos a 0 se consideraron como hábitat no adecuado (dunas y pastizal), y los valores cercanos a 1 como hábitat más adecuado o preferido para el colibrí de Xantus en BCS (selva y bosque) (Fig. 9).

⁹Fuente: Elaboración propia a partir de literatura consultada

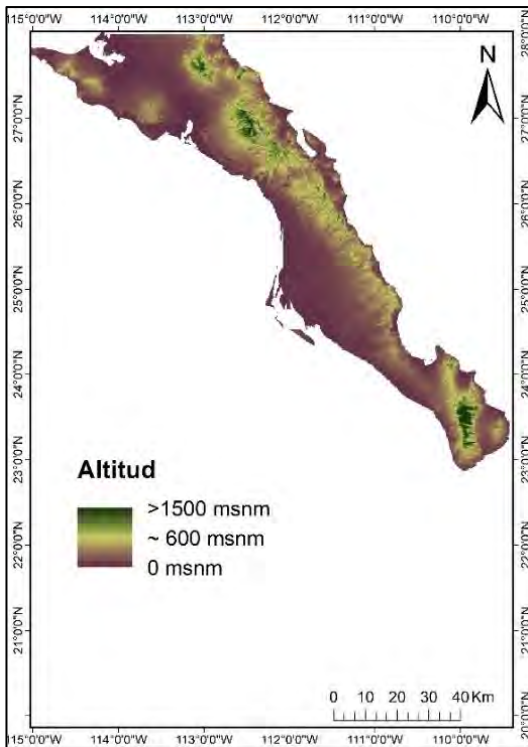


Figura 9. Mapa de altitud¹⁰. Contexto ecológico de la distribución potencial del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) en BCS, México. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

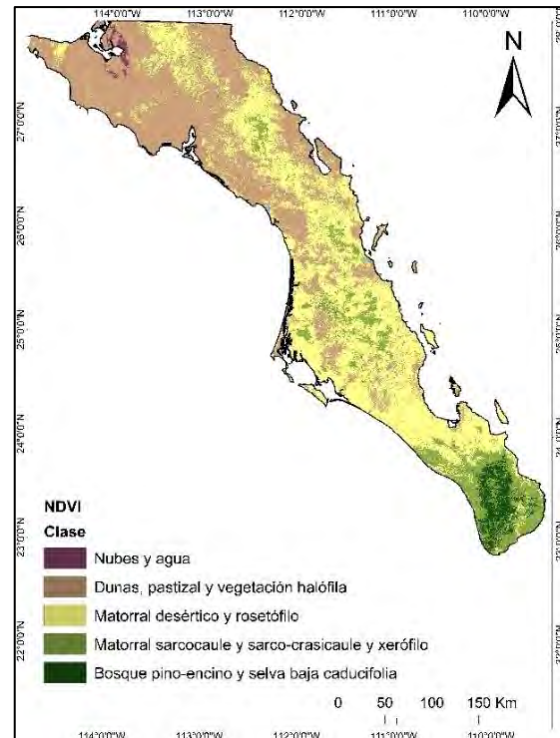


Figura 10. Mapa de índice de diferencia normalizada (NDVI)¹¹. Contexto ecológico de la distribución potencial del colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) en BCS, México. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

6.4 Correlación y colinealidad

La autocorrelación espacial es una propiedad de la mayoría de las variables ecológicas y representa una relación entre las unidades espaciales cercanas [89,90].

La mayoría de las técnicas estadísticas pueden tener dificultades para ajustar con éxito un modelo estable si las variables predictoras están altamente correlacionadas, lo que genera problemas de multicolinealidad. Estos problemas de colinealidad son resultado de subconjuntos de variables predictoras parcialmente redundantes. Para lidiar con este problema, se puede reducir el número de variables, eliminando aquellas que estén fuertemente correlacionadas, lo que resulta en modelos parsimoniosos y con menos sobre/subestimación [15,91].

^{10,11} Fuente: Elaboración propia con el software Arcmap (versión 10.5)

A pesar de que no hay un consenso establecido, es común que se utilicen los límites de $r = 0.8$ o $r = 0.7$ de valor de correlación para reducir las variables. Sin embargo, al realizar estos análisis de correlación, es posible que no se observe la estructura de la correlación. Al no prever la estructura de la correlación, la distribución simulada se verá restringida a esta estructura, y probablemente resulte en proyecciones falsas [15].

Una forma de cuantificar la colinealidad es utilizando factores de inflación de varianza o VIF (por sus siglas en inglés). La forma algebraica es: $VIF = 1/(1 - R_i^2)$; donde R_i^2 es el coeficiente cuadrado múltiple de correlación entre la columna i y las columnas restantes de la matriz de diseño [91].

Al realizar el análisis de VIF se estima la importancia del efecto de la multicolinealidad, al medir como incrementa la varianza en la regresión debido a esta colinealidad. En un análisis VIF se consideran variables con problemas de colinealidad aquellas que arrojen valores mayores a 10, ya que se consideran como valores críticos en la correlación de variables múltiples [15].

Para realizar el análisis VIF se utilizó el software R Studio (versión 1.2.1335) y el paquete “usdm” el cual incluye funciones para cuantificar y visualizar la asociación local espacial, para un conjunto de variables ambientales. Dentro de estas funciones se encuentra “vifcor” que encuentra un par de variables que presenten la máxima correlación lineal (i.e. >10) y excluye la que presente el valor más alto, el procedimiento se repite hasta que no existan variables con altos coeficientes de correlación; y “vifstep” que calcula el VIF para todas las variables, excluye las de valores mayores al límite y repite el procedimiento hasta que no existan variables con valores mayores al límite especificado [90].

Una vez realizado el análisis VIF, se seleccionaron aquellas variables que no tuvieran problemas de colinealidad, y principalmente que tuvieran un sentido ecológico para la especie. Se conservaron un total de 10 variables (Tabla 2).

Tabla 2. Variables con VIF <10 que se utilizaron para la modelación.

Nombre	Descripción
Bio 3	Isotermalidad (Bio2 / Bio7) *(100)
Bio 5	Temperatura máxima del mes más frío (°C)
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Bio 8	Temperatura media del trimestre más lluvioso (°C)
Bio 14	Precipitación del mes más seco (mm)
Bio 15	Estacionalidad en la precipitación (coeficiente de variación)
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco (mm)
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío (mm)
Altitud	-
NDVI	Índice de diferencia normalizada

6.5 Análisis de componentes principales

Muchos estudios de ecología aplicada involucran el análisis de datos de hábitat. Sin embargo, estos datos pueden ser muy complejos de analizar. Se requiere una gran cantidad de variables para caracterizar un hábitat y comúnmente los recursos limitan los tamaños de muestra, principalmente a grandes escalas espaciales y temporales [92,93].

Uno de los enfoques más utilizados para reducir, analizar y describir datos ecológicos importantes es el análisis de componentes principales (PCA), el cual es ampliamente aplicado para datos de hábitat. El PCA asume que la multicolinealidad entre variables refleja la existencia de un número menor de factores ecológicos subyacentes; que en el caso del hábitat, dichos factores latentes representan tendencias generales en el hábitat, cómo uso de suelo y gradientes geográficos [92].

El análisis de componentes principales (PCA) es una técnica multivariada que produce un conjunto de variables abstractas, llamadas componentes principales, los cuales son combinaciones lineales de las variables originales que explican gran parte de la variabilidad de los datos. Estos componentes se construyen para maximizar la varianza explicada por cada componente. Una de sus principales aplicaciones es la reducción de dimensionalidad (variables), perdiendo la menor cantidad de información (varianza) posible. Este análisis es útil cuando contamos con un gran número de variables cuantitativas con información redundante, es decir correlacionadas. Estadísticamente, PCA es una manera efectiva de abordar el problema de gran número de variables, multicolinealidad y tamaños de muestra pequeños [1,92,94]. El PCA se realizó para tres conjuntos de variables; el primero utilizando

Los valores del PCA nos indican qué variable es la que explica la mayor varianza de los datos en cada uno de los componentes (>0.6). En el primer PCA (variables climáticas) las variables que explican la mayor varianza son: en el Componente 1 la Bio 15 (-0.983; estacionalidad en la precipitación); en el Componente 2 la Bio 19 (0.933; precipitación del trimestre más frío); en el Componente 3 la Bio 8 (-0.722; temperatura media del trimestre más lluvioso); y en el Componente 4 la Bio 3 (0.842; Isotermalidad) (Tabla 6) (Fig. 11).

En el segundo PCA (variables climáticas y altitud) las variables que explican la mayor varianza son: en el Componente 1 la Altitud (-0.999); en el Componente 2 la Bio 15 (-0.973; estacionalidad en la precipitación); en el Componente 3 la Bio 19 (0.825; Isotermalidad); y en el Componente 4 la Bio 8 (-0.628; temperatura media del trimestre más lluvioso) (Tabla 7) (Fig. 12).

En el tercer PCA (variables climáticas, altitud y NDVI) las variables que explican la mayor varianza son: en el Componente 1 la altitud (-0.999); en el Componente 2 la Bio 15 (-0.973); en el Componente 3 la Bio 19 (0.822); y en el Componente 4 la Bio 8 (-0.626) (Tabla 8) (Fig. 13).

Tabla 6. Valores de componentes principales de las variables climáticas.

Variable	Comp. 1	Comp. 2	Comp.3	Comp. 4
Bio 15	-0.983	0.163	0.055	-0.048
Bio 19	0.144	0.933	-0.292	-0.078
Bio 8	-0.110	-0.179	-0.722	0.456
Bio 3	0.021	0.216	0.488	0.842
Bio 17	-0.017	0.064	-0.076	-0.020
Bio 5	-0.016	-0.105	-0.377	0.258
Bio 6	-0.008	-0.91	0.065	-0.094
Bio 14	-0.003	0.006	-0.018	0.003

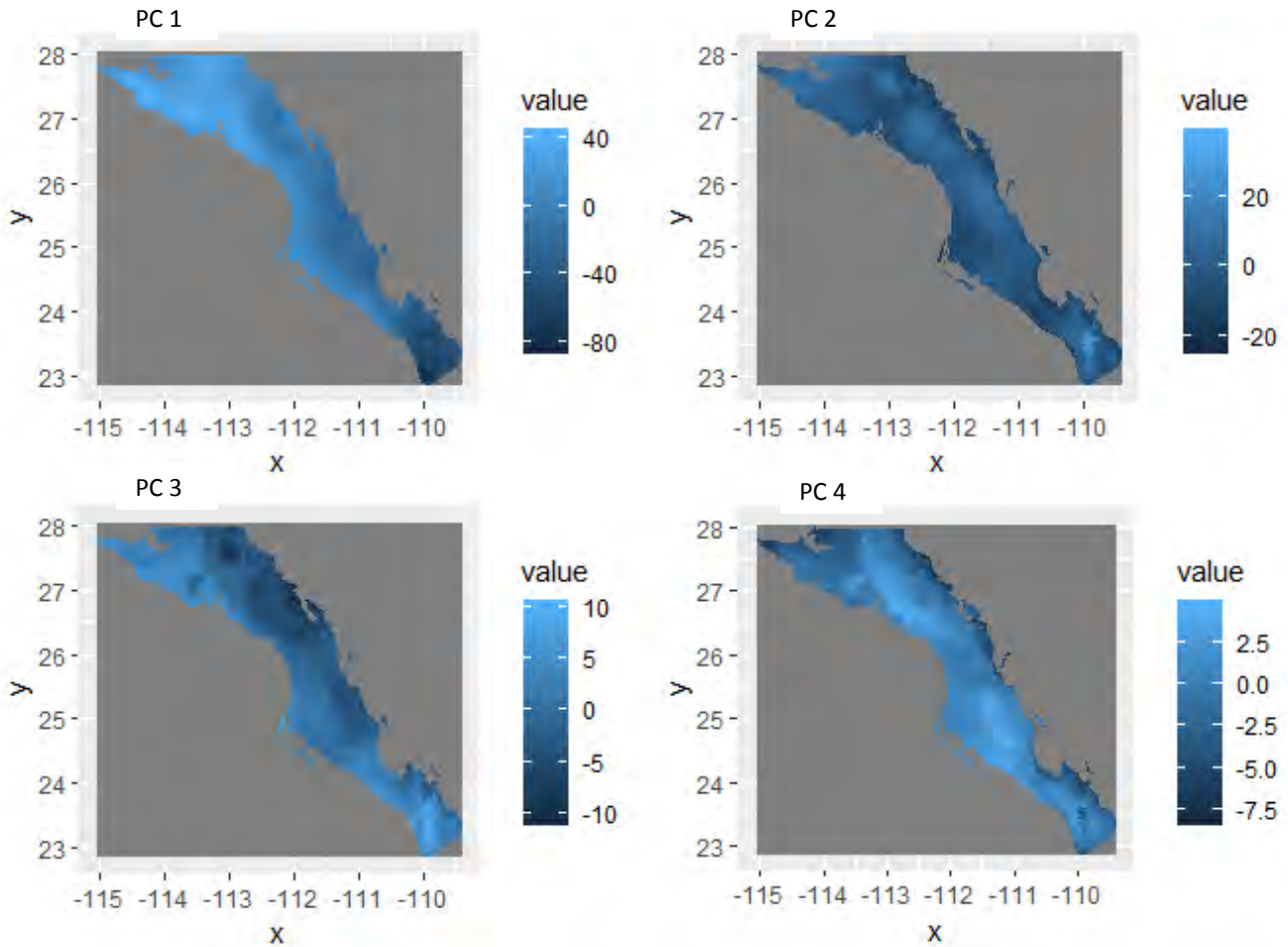


Figura 11. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas.

Tabla 7. Valores de componentes principales de las variables climáticas y altitud.

Variable	Comp. 1	Comp. 2	Comp.3	Comp. 4
Altitud	-0.999	0.034	-0.013	0.009
Bio 15	-0.036	-0.973	0.218	-0.022
Bio 19	-0.009	0.199	0.825	-0.517
Bio 8	-0.005	-0.104	-0.368	-0.628
Bio 3	0.000	0.022	0.320	0.426
Bio 17	-0.002	-0.009	0.024	-0.053
Bio 5	0.000	-0.017	-0.174	-0.388
Bio 6	0.002	-0.017	-0.046	0.038
Bio 14	0.000	-0.002	0.001	-0.018

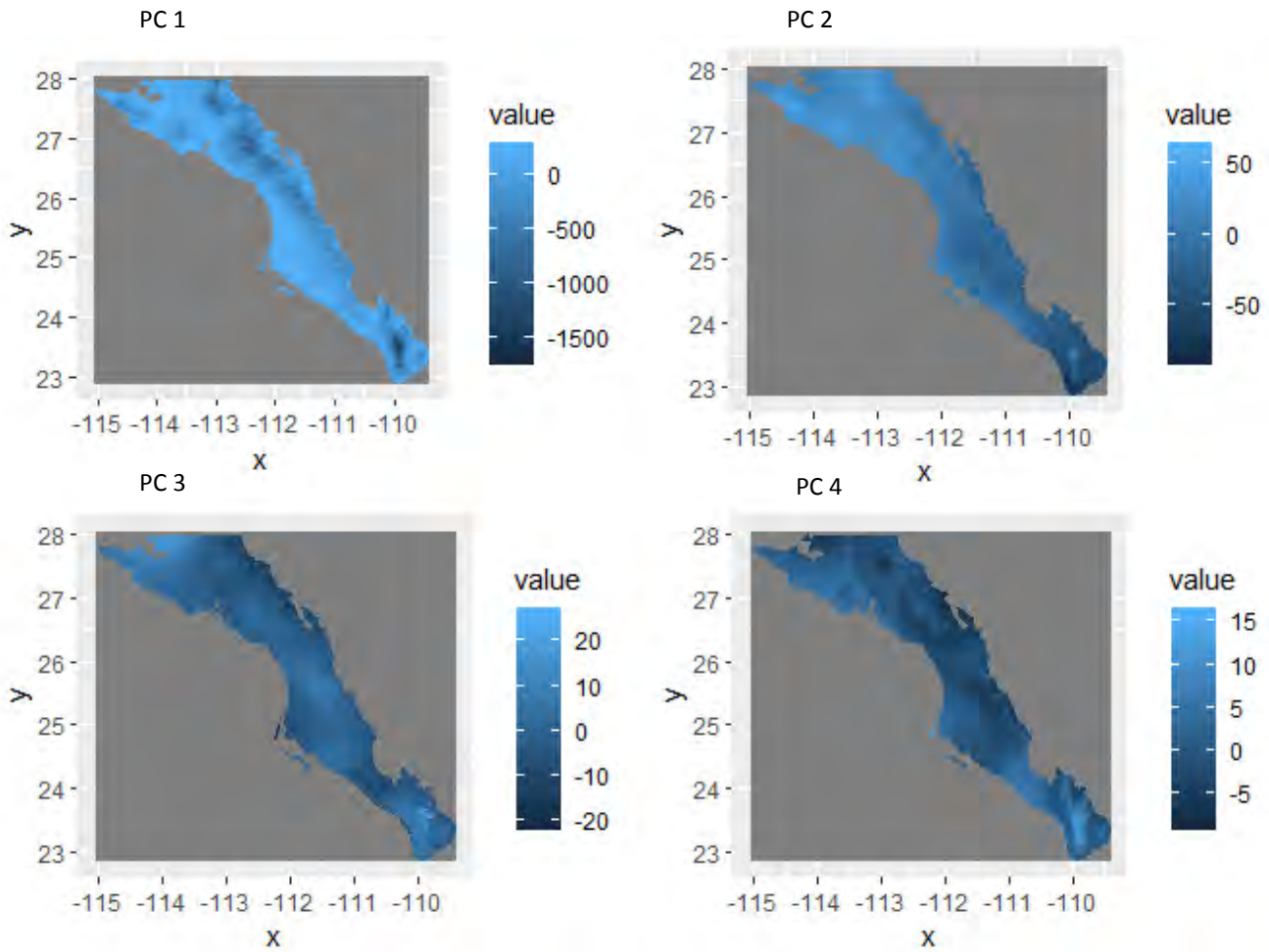


Figura 12. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas y altitud.

Tabla 8. Valores de componentes principales de las variables climáticas, altitud y NDVI.

Variable	Comp. 1	Comp. 2	Comp.3	Comp. 4
Altitud	-0.999	0.034	-0.013	0.009
Bio 15	-0.036	-0.973	0.217	-0.025
Bio 19	-0.009	0.198	0.882	0.522
Bio 8	-0.005	-0.103	-0.370	-0.626
NDVI	-0.001	-0.021	0.010	0.047
Bio 3	0.000	0.022	0.326	0.425
Bio 17	-0.002	-0.009	0.023	-0.053
Bio 5	0.000	-0.017	-0.175	-0.384
Bio 6	0.002	-0.017	-0.047	0.037
Bio 14	0.000	-0.002	0.001	-0.018

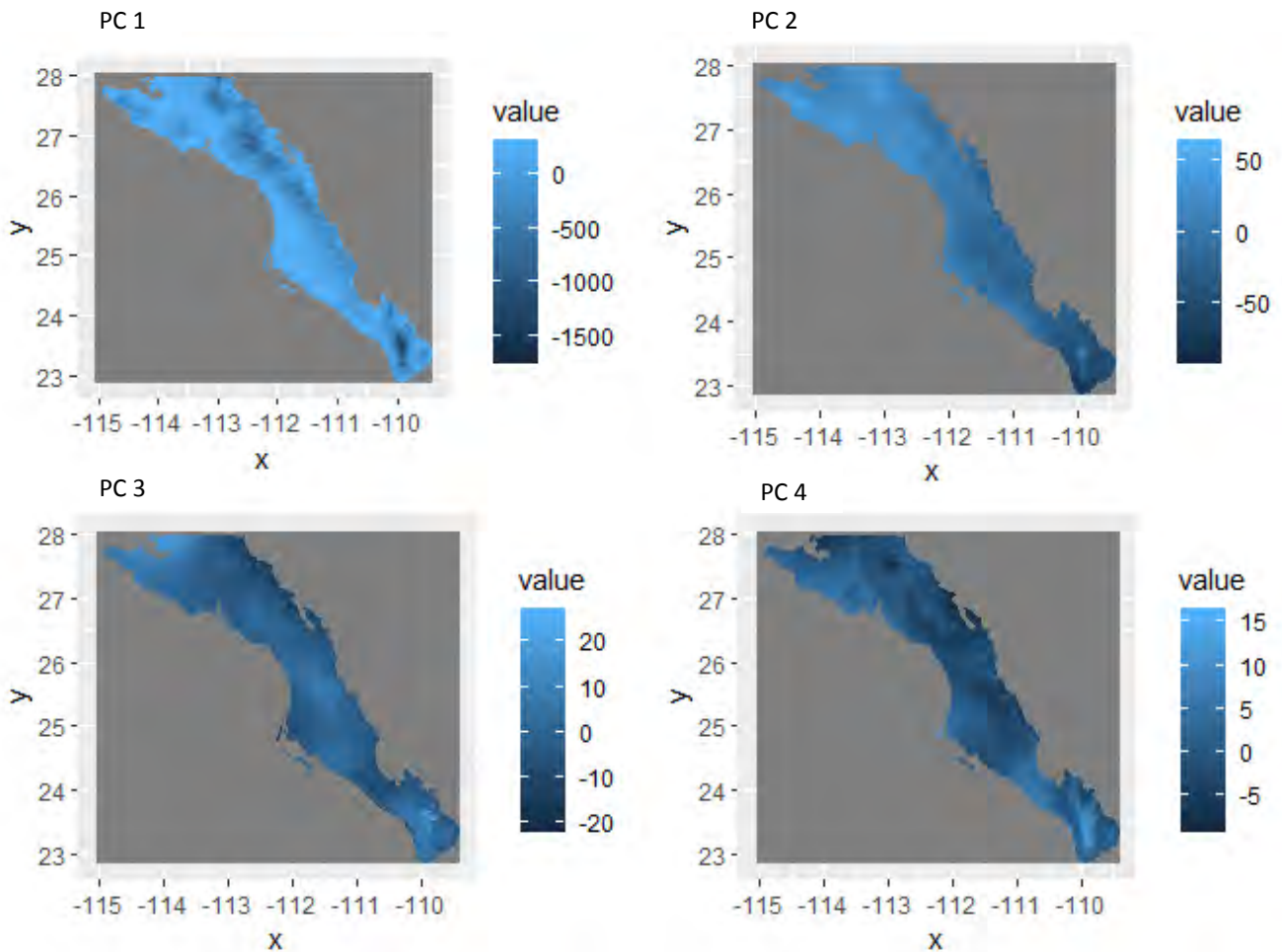


Figura 13. Mapas de los componentes principales de las variables climáticas, altitud y NDVI.

6.6 Modelación de la distribución potencial del colibrí de Xantus

Se utilizó el paquete “Kuenm” con el algoritmo de programación R, en el software R Studio (versión 1.2.1335) [95], el cual implementa tres pasos importantes en la elaboración de modelos de nicho ecológico: modelos de calibración, creación de modelo final y evaluación del modelo final. Así mismo, emplea otros análisis para la proyección del modelo y la evaluación de este. El paquete “Kuenm” genera modelos con el algoritmo de máxima entropía en el software Maxent (versión 3.4.0) [19], permitiendo combinar distintos parámetros.

A. Maxent

Maxent es un método para realizar predicciones a partir de información incompleta, por ejemplo, a falta de datos de ausencia. Este algoritmo estima la probabilidad de la distribución objetivo, al encontrar la probabilidad de distribución de máxima entropía, sujeta a un conjunto de limitaciones que representan la falta de información acerca de la distribución objetivo. La información disponible sobre la distribución objetivo, comúnmente se presenta como un conjunto de variables con valor real, llamadas rasgos, y las limitaciones son que el valor esperado de cada rasgo debe coincidir con su promedio empírico. Cuando se aplica Maxent al modelaje de la distribución de una especie, con datos de presencia únicamente, los píxeles del área de estudio conforman el espacio en el cual la probabilidad de distribución de Maxent es definida, los píxeles con registros de ocurrencia de la especie conocidos constituyen los puntos de muestreo, y los rasgos son las variables climáticas elevación, tipo de vegetación u otra variable ambiental [16].

Maxent arroja un modelo continuo de idoneidad del hábitat para la especie. Sin embargo, una estimación del rango de distribución de las especies, distribución potencial, requiere un modelo binario de distribución y un límite es necesario para transformar los resultados continuos, del modelo, a un producto binario [96–98].

B. Componentes de error

Al momento de realizar un modelo predictivo de la distribución de especies, es posible encontrarse con dos tipos de error: 1) error de omisión o sub-predicción, el cual indica falsos negativos (i.e. presencias reales predichas por el modelo como ausencias); 2) error de comisión o sobre-predicción, el cual indica falsos positivos (i.e. ausencias reales predichas por el modelo como presencias). Las proporciones de estos errores se expresan en la llamada matriz de confusión, la cual presenta cuatro elementos de presencias y ausencias reales y predichas. Donde el elemento a representa el área de distribución conocida, predicha por el modelo como presencias; por el contrario, el elemento d representa el área donde la especie no ha sido encontrada, predicha por el modelo como ausencias; el elemento c representa el área de distribución conocida, predicha por el modelo como ausencias;

por el contrario, el elemento b representa el área de ausencias, predicha como presencias. Por lo tanto, a y b son clasificaciones correctas, mientras que c y d son errores (Tabla 9) [99,100].

En un modelo que utiliza datos únicamente de presencia, los algoritmos de modelación generan puntos aleatorios en el ambiente (background) para utilizar como pseudo-ausencias, por lo que el error de comisión es sobreestimado. El objetivo del modelaje de distribución potencial, realizado con datos de presencias, es determinar cuál punto de pseudo-ausencia, representa áreas idóneas para la especie, estén o no habitadas por ésta. Se puede interpretar que, mientras existan más sitios con pseudo-ausencias predichos como ausencias, el área proporcional de presencias será menor, lo cual tendría sentido si el objetivo es estimar la distribución real; sin embargo, cuando se busca estimar la distribución potencial, no hay penalizaciones por sobre-predicir. Es por ello por lo que, cuando el objetivo es la distribución potencial, el costo de ambos tipos de error es distinto. Como principio precautorio en la modelación, los errores de comisión se consideran de menor preocupación que los errores de omisión [100,101].

Tabla 9. Matriz de confusión

	Actualmente presente	Actualmente ausente
Predicho presente	a = Sensibilidad	b = Error de comisión (1-especificidad)
predicho ausente	c = Error de omisión (1-sensibilidad)	d = Especificidad

6.6.1 Modelos candidato

Previo a la creación de modelos candidato, se realizaron conjuntos de predictores utilizando los PC obtenidos en el PCA. Se realizaron conjuntos de mínimo 3 PCs, lo que resultó en un total de 5 conjuntos de PCs. Así mismo, se emplearon distintos valores de multiplicadores de regularización y distintas clases de entidad (Tabla 10).

Tabla 10. Parámetros empleados en los modelos candidato del colibrí de Xantus.

Parámetros	
Multiplicadores de regularización	0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10
Clases de entidad	l, q, p, t, h, lq, lp, lt, lh, qp, qt, qh, pt, ph, th, lqp, lqt, lqh, lpt, lph, qpt, qph, qth, pth, lqpt, lqph, lqth, lpth, lqpth
Conjuntos de predictores	Set_1 = PC1, PC2, PC3
	Set_2 = PC1, PC2, PC4
	Set_3 = PC1, PC3, PC4
	Set_4 = PC2, PC3, PC4
	Set_5 = PC1, PC2, PC3, PC4

l= linear; q= quadratic; p= product; t= threshold; h= hinge

Se realizaron tres procesos de modelación, utilizando los distintos conjuntos de variables. El primero únicamente con los PC de variables climáticas, el segundo con los PC de variables climáticas y la variable topográfica, y el tercero con los PC de variables climáticas, variable topográfica y variable de hábitat.

Para cada proceso de modelación se obtuvieron un total de 2465 modelos candidato, con parámetros que reflejaron todas las combinaciones de los 17 multiplicadores de regularización, 29 combinaciones de clases de entidad y 5 conjuntos distintos de variables ambientales.

6.6 2. Evaluación de los modelos

La selección de los modelos está basada en la significancia del modelo, la habilidad predictiva de éste y su complejidad (en orden de importancia), por lo que el desempeño de los modelos candidato se evaluó con base en la significancia estadística, empleando una ROC parcial, tasas de omisión (OR), y el criterio de información de Akaike modificado para tamaños de muestra pequeños (AICc).

Los modelos se filtran para detectar aquellos modelos que sean estadísticamente significativos ($p < 0.05$), posteriormente se emplea el criterio de tasa de omisión para reducir el conjunto de modelos que resultaron estadísticamente significativos; y por último dentro de los modelos estadísticamente significativos y con bajas tasas de omisión, aquellos con valores de delta AICc menor a dos son seleccionados.

1) Selección de modelos estadísticamente significativos

El AUC, i.e. área debajo de la curva característica operativa del receptor (ROC), es utilizada para estimar la exactitud predictiva de modelos de distribución de especie, derivados de datos de presencia-ausencia.

Teniendo en cuenta la sensibilidad (Se), la proporción de presencias estimadas correctamente como presencias, y la especificidad (Sp), la proporción de ausencias predichas correctamente como ausencias, la curva ROC compara Se contra el error de comisión ($1-Sp$) (i.e. la proporción de ausencias predichas erróneamente como presencias) entre todos los posibles límites entre 0 y 1. Un modelo será considerado estadísticamente significativo si el área bajo la curva (AUC) es mayor a 0.5 [101]

La curva ROC ha sido recomendada como estimador para evaluar los modelos de especies, ya que resume el desempeño del modelo en todas las condiciones en las que podría operar dada la información prevista. Sin embargo, los investigadores raramente están interesados en todas las posibles situaciones de un modelo; dependiendo el enfoque del trabajo se estará interesado solo en alguna o algunas posibles situaciones (i.e. los extremos derechos e izquierdos de ROC pueden no ser útiles, ya que representan máximas tasas de falsos positivos y falsos negativos). [102].

Es por ello que Thompson y Zucchini (1989) proponen utilizar la llamada ROC parcial, la cual ignora aquellas partes de la curva ROC que caen fuera del rango de interés práctico y que si fueran incluidas, podrían presentar posibles errores en la evaluación del modelo [103].

El uso de una ROC parcial que pondera el error de omisión (1 -sensibilidad) sobre el error de comisión (1 -especificidad), permite que la evaluación del modelo sea más apropiada para la predicción de la distribución de especies a partir de datos incompletos de presencia únicamente [104].

Para realizar la evaluación del modelo, en este trabajo, se realizó una ROC parcial para determinar la significancia estadística, la cual es realizada por “Kuenm” por medio de un remuestreo Bootstrap del 50% de los datos de prueba, y las probabilidades son evaluadas con un conteo directo de la proporción de réplicas para la cual la tasa de AUC es <1 [95].

2) Selección de modelos con el mejor desempeño

En la AUC los errores de comisión y omisión son ponderados equitativamente. Sin embargo, en muchas aplicaciones de los modelados de distribución, los errores de omisión y comisión pueden no tener la misma importancia. En particular, técnicas basadas únicamente en datos de presencia, que simulan la distribución potencial de las especies, ponderan explícitamente el error de omisión (sub-predicción) que el error de comisión. Debido a esto, es necesario contar con tasas de omisión bajas, para asegurar que el modelo no está realizando una sub-predicción.

Teniendo esto en cuenta, de forma arbitraria únicamente se seleccionaron aquellos modelos con 5% o menos del valor intrínseco de error de comisión. Utilizando la tasa de error de omisión, se evaluó el desempeño del modelo, indicando qué tan certeros fueron los modelos, utilizando los datos de entrenamiento, al predecir las ocurrencias de evaluación.

3) Evaluación de bondad de ajuste del modelo

Por último, para evaluar la complejidad del modelo, se calculó el criterio de información de Akaike (AICc), el delta AICc y los pesos de AICc. Los valores de AICc indican la bondad de ajuste del modelo a los datos, penalizando la complejidad de los modelos y favoreciendo la simplicidad de éstos. Es decir, que analiza la cantidad de parámetros de cada uno de los modelos. Basándose en el principio de parsimonia, a través de la función de máxima verosimilitud, el modelo que presente un mejor ajuste a los datos será el más sencillo, aquel que presente un menor número de parámetros [95,105]

Las diferencias de Akaike o delta AIC, se estiman para conocer el soporte estadístico de los modelos candidato. El modelo seleccionado será aquel que presente valores de delta AICc de ≤ 2 y el menor peso de AIC [95,106].

6.6.3 Elaboración del modelo final

Por último, se realizó la creación del modelo final, donde se realizaron 5 réplicas en Bootstrap del modelo seleccionado, para poder insertar variación a la predicción. Este consenso de 5 réplicas del modelo final arroja mapas de color de la media, máxima, desviación estándar, mínima y mediana, donde se muestran en colores cálidos las zonas con mejores condiciones predichas.

Por último, se obtuvieron los productos binarios de los modelos, para representar un modelo de distribución potencial. Maximizar la suma de la sensibilidad y especificidad (maxSSS), es uno de los mejores métodos de selección de límites, para datos de presencias y ausencias. Sin embargo, Liu *et al.*, (2013) han comprobado que también es un buen límite cuando se cuenta únicamente con datos de presencias [96]. Por esta razón maxSSS fue el límite utilizado para realizar los productos binarios.

6.7 Modelo de distribución de las especies de plantas asociadas al colibrí de Xantus

6.7.1 Datos de ocurrencia

La base de datos de registros históricos de ocurrencia de *Arbutus peninsularis* se obtuvo del repertorio en línea GBIF [107] la cual contó con 22 registros, de la cual se eliminaron 6 registros duplicados y 2 registros con coordenadas ambiguas. Permanecieron 14 registros de ocurrencia, los cuales se dividieron en datos de calibración 70% (10 registros) y 30% de evaluación (4 registros), con los cuales se realizó el modelo.

La base de datos de registros históricos de ocurrencia de *Eucnide cordata* se obtuvo del repertorio en línea GBIF [108], la cual contó con 302 registros, de los cuales se eliminaron 21 registros duplicados y 124 registros con coordenadas ambiguas. Permanecieron 124 registros de ocurrencia, los cuales se dividieron, siguiendo a Phillips *et al.* (2006) 70% en datos de calibración (87 registros) y 30% de evaluación (37 registros), con los cuales se realizó el modelo [16].

Así mismo, la base de datos de registros históricos de ocurrencia de *Nicotiana glauca* se obtuvo del repertorio en línea GBIF [109], la cual contó con 74 registros, de los cuales se eliminaron 3 registros duplicados y 8 registros con coordenadas ambiguas. Permanecieron 63 registros de ocurrencia, los cuales se dividieron 70% en datos de calibración (44 registros) y 30% de evaluación (19 registros), con los cuales se realizó el modelo.

6.7.2. Variables predictoras

Para los modelos de las tres especies de plantas asociadas a la presencia del colibrí, se utilizaron las variables climáticas y topográficas que presentaron un valor de VIF <10 (Tabla 11).

Tabla 11. Variables con VIF <10 que se utilizaron para la modelación de *Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*

Nombre	Descripción
Bio 3	Isotermalidad (Bio2 / Bio7) *(100)
Bio 5	Temperatura máxima del mes más frío (°C)
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Bio 8	Temperatura media del trimestre más lluvioso (°C)
Bio 14	Precipitación del mes más seco (mm)
Bio 15	Estacionalidad en la precipitación (coeficiente de variación)
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco (mm)
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío (mm)
Altitud	-

Previo a la creación de los modelos candidato, se realizaron conjuntos de predictores utilizando las variables climáticas y la variable de altitud. Se realizaron conjuntos de mínimo 8 variables, lo que resultó en un total de 10 conjuntos de variables. Así mismo, se emplearon distintos valores de multiplicadores de regularización y distintas clases de entidad para cada especie, dependiendo del número de registros con los que se contaba (Tabla 12).

Tabla 12. Parámetros empleados en los modelos candidato de *Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*

Parámetros	
Multiplicadores de regularización	0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10
Clases de entidad	l, q, p, t, h, lq, lp, lt, lh, qp, qt, qh, pt, ph, th, lqp, lqt, lqh, lpt, lph, qpt, qph, qth, pth, lqpt, lqph, lqth, lpth, lqpth
Conjuntos de predictores	Set_1 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_2 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_3 = Altitud, Bio 3, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_4 = Altitud, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_5 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17 Set_6 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 19 Set_7 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 17, Bio 19 Set_8 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_9 = Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19 Set_10 = Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15, Bio 17, Bio 19

l= linear; q= quadratic; p= product; t= threshold; h= hinge

Posteriormente se realizaron mapas de superposición para observar los patrones de distribución del colibrí con las especies de plantas asociadas; para determinar las zonas donde el colibrí presenta el alimento disponible.

7. RESULTADOS

7.1 Resultados de la modelación de la distribución potencial del colibrí de Xantus

7.1.1 Modelo con variables climáticas

De los 2,465 modelos candidato, la ROC parcial indicó que 2,432 modelos fueron estadísticamente significativos, de los cuales 56 modelos cumplieron con el criterio de la tasa de omisión del 5%, y únicamente un modelo cumplió con los criterios de AICc (Tabla 13) (Fig. 14).

El modelo seleccionado, que cumplió con los tres criterios de evaluación, presentó un multiplicador de regularización de 0.6, clase de entidad de tipo threshold y se realizó con el conjunto número 5 de PCs, que incluye los 4 componentes principales (Tabla 14).

Fig. 14 muestra el desempeño del modelo, indicando la posición de los modelos seleccionados en la distribución de los modelos candidato en términos de la significancia estadística, tasas de omisión y valores de AICc.

Tabla 13. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas.

Criterio de selección	Número de modelos
Todos los modelos candidato	2465
Modelos estadísticamente significativos	2432
Modelos que cumplieron el criterio de tasa de omisión	56
Modelos que cumplieron con el criterio AICc	1
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio de la tasa de omisión	56
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio AICc	1
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con los criterios de tasa de omisión y AICc	1

Tabla 14. Estadísticos de desempeño del mejor modelo seleccionado basado en los criterios de evaluación.

Modelo	Proporción media de AUC	ROC parcial	Tasa de omisión del 5%	AICc	Delta AICc	W_AICc	Número de parámetros
M_0.6_F_t_Set_5	1.331	0	0.044	7456.92	0	1	91
M_0.1_F_t_Set_3	1.289	0.000	0.044	7649.548	214.387	0	153
M_0.3_F_th_Set_3	1.326	0.000	0.044	7578.991	143.829	0	125
M_0.4_F_q_Set_1	1.090	0.044	0.053	8041.945	606.783	0	3
M_0.4_F_t_Set_5	1.299	0.000	0.044	7498.560	63.399	0	120

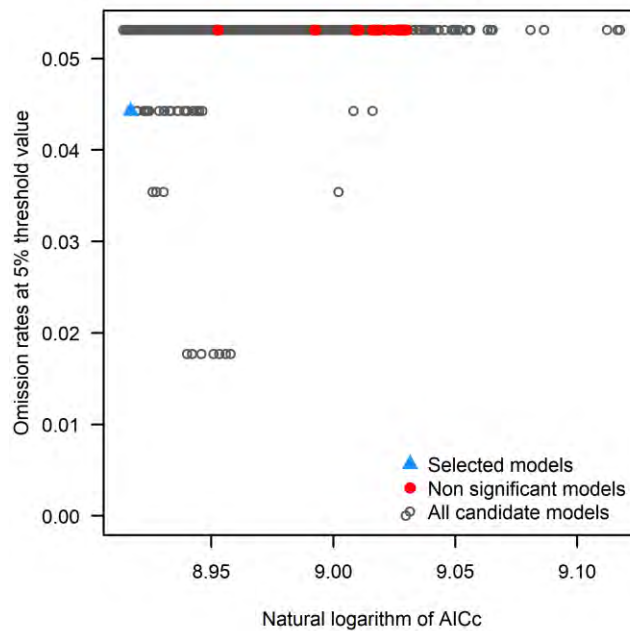


Figura 14. Distribución de todos los modelos candidato del colibrí de Xantus con variables climáticas, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base en los criterios de evaluación.

El modelo final se realizó con el Set 5 (Tabla 14) de PCs, donde se encontraban los cuatro componentes principales. Un análisis de contribución de variables mostró que el componente principal con mayor importancia de permutación (72.4) y mayor porcentaje de contribución (73.1) fue el componente principal 1, el cual está explicado en su mayoría por la variable Bio 15 de estacionalidad en la precipitación. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 15), la desviación estándar (Fig. 16) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 17).

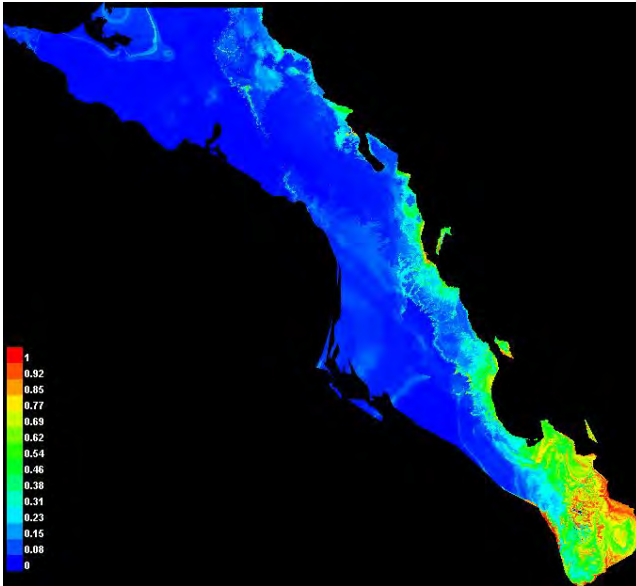


Figura 15. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales.

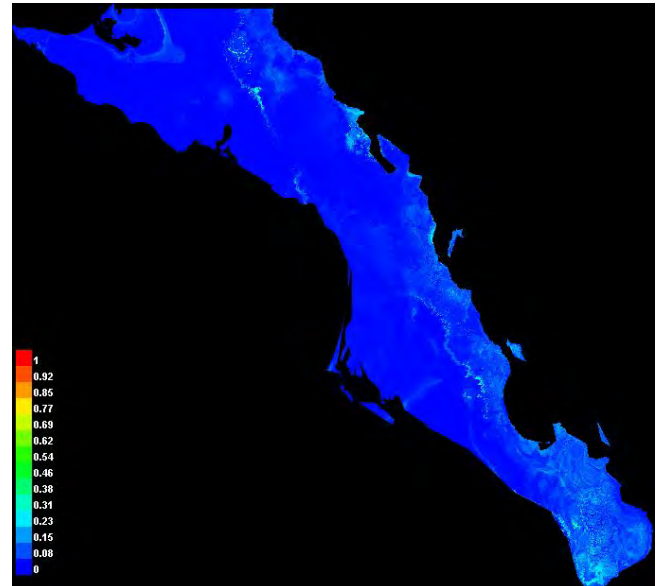


Figura 16. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales.

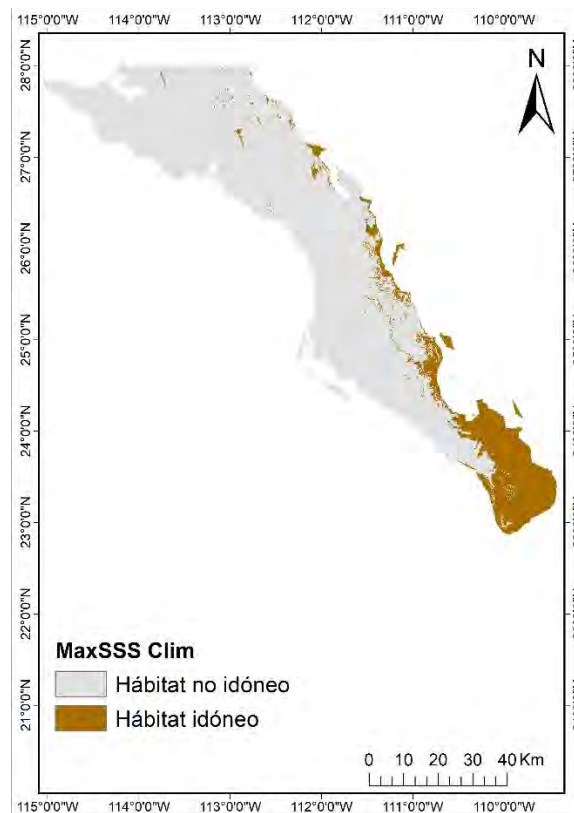


Figura 17. Mapa binario de maxSSS del modelo del colibrí de Xantus con componentes principales de variables climáticas. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.1.2 Modelo con variables climáticas y la variable topográfica

De los 2,465 modelos candidato, la ROC parcial indicó que 2,144 modelos fueron estadísticamente significativos, de los cuales 34 modelos cumplieron con el criterio de la tasa de omisión del 5%, y 3 modelos cumplieron con los criterios de AICc, de esos 3 modelos únicamente 1 cumplió los tres criterios (Tabla 15) (Fig. 18).

El modelo seleccionado, que cumplió con los tres criterios de evaluación, presentó un multiplicador de regularización de 2, clase de entidad de tipo threshold y utilizó el conjunto número 1 de PCs, que incluía los primeros tres componentes principales (PC1, PC2, PC3) (Tabla 16).

La Fig. 18 muestra el desempeño del modelo, indicando la posición de los modelos seleccionados en la distribución de los modelos candidato en términos de la significancia estadística, tasas de omisión y valores de AICc.

Tabla 15. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas y variable topográfica.

Criterio de selección	Número de modelos
Todos los modelos candidato	2465
Modelos estadísticamente significativos	2144
Modelos que cumplieron el criterio de tasa de omisión	34
Modelos que cumplieron con el criterio AICC	3
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio de la tasa de omisión	31
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio AICC	3
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con los criterios de tasa de omisión y AICC	1

Tabla 16. Estadísticos de desempeño del mejor modelo seleccionado basado en los criterios de evaluación.

Modelo	Proporción media de AUC	ROC parcial	Tasa de omisión del 5%	AICc	Delta AICc	W_AICc	Número de parámetros
M_2_F_t_Set_1	1.152	0	0.021	6401.476	0	1	30
M_0.1_F_t_Set_1	1.168	0.000	0.063	6514.331	217.543	0	143
M_0.2_F_t_Set_1	1.180	0.000	0.063	6491.112	194.323	0	131
M_0.4_F_t_Set_3	1.014	0.350	0.063	6998.001	701.213	0	100
M_0.4_F_t_Set_5	1.215	0.000	0.063	6416.223	119.434	0	112

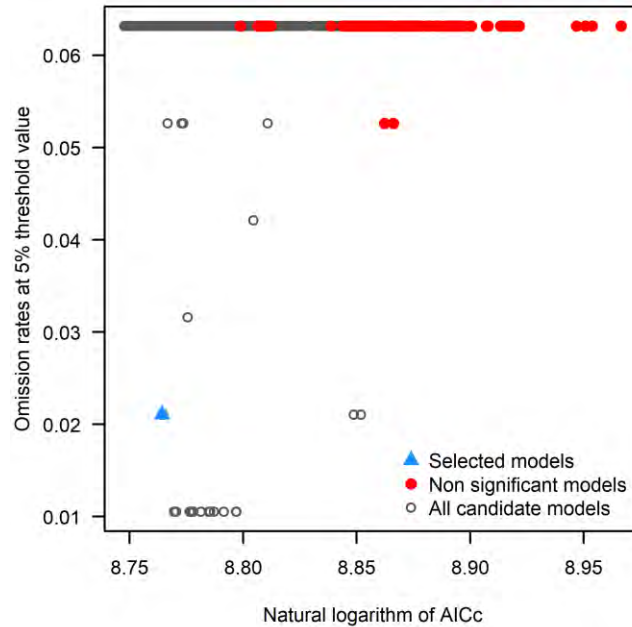


Figura 18. Distribución de todos los modelos candidato para variables climáticas y variable topográfica, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base en los criterios de evaluación.

El modelo final se realizó con el Set 1 (Tabla 16) de PCs, donde se encontraban tres de los cuatro componentes principales (PC1, PC2 y PC3). Un análisis de contribución de variables mostró que el componente principal con mayor importancia de permutación (84.7) y mayor porcentaje de contribución (85.6) fue el componente principal 2, el cual está explicado en su mayoría por la variable Bio 15 de estacionalidad en la precipitación. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 19), la desviación estándar (Fig. 20) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 21).

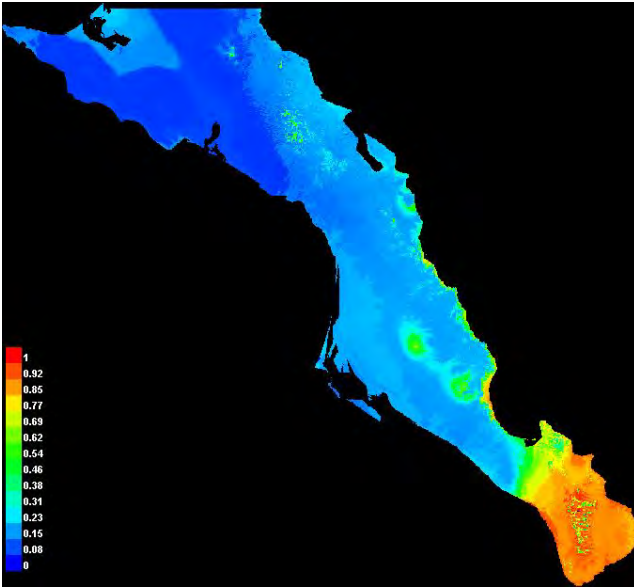


Figura 19. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales y variable de altitud.

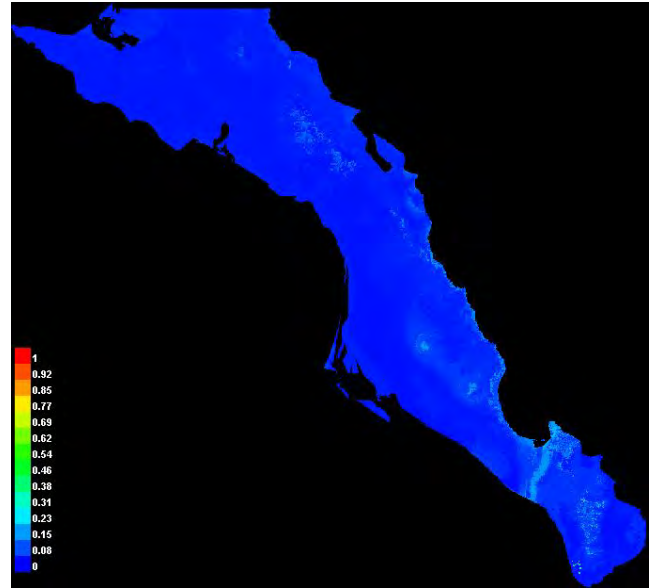


Figura 20. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales y variable de altitud.

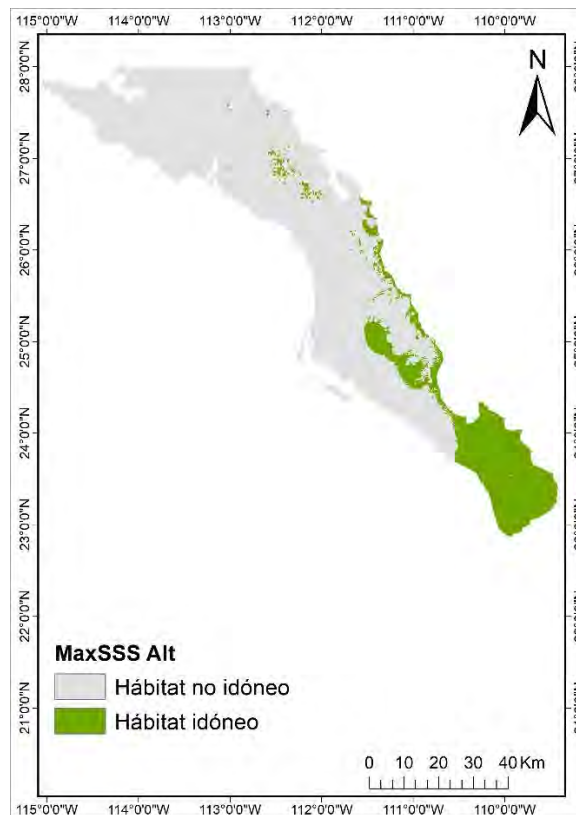


Figura 21. Mapa binario de maxSSS del modelo del colibrí de Xantus con componentes principales de variables climáticas y variable de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.1.3 Modelo con variables climáticas, variable de altitud y variable NDVI

Debido a que se incluyó una variable de hábitat, en este caso el índice de diferencia normalizada (NDVI) como indicador de la cobertura vegetal, se realizó el siguiente modelo incluyendo dicha variable.

De los 2,465 modelos candidato, la ROC parcial indicó que 1,849 modelos fueron estadísticamente significativos, de los cuales 36 modelos cumplieron con el criterio de la tasa de omisión del 5%, y 2 modelos cumplieron con los criterios de AICc, ambos cumplieron con los tres criterios (Tabla 17) (Fig. 22).

De los dos modelos seleccionados, que cumplieron con los tres criterios de evaluación, se eligió el que presentó el valor más bajo de delta AICc, con un multiplicador de regularización de 2, clase de entidad de tipo threshold y utilizó el conjunto número 2 de PCs, que incluía tres componentes principales (PC1, PC2 y PC4) (Tabla 18).

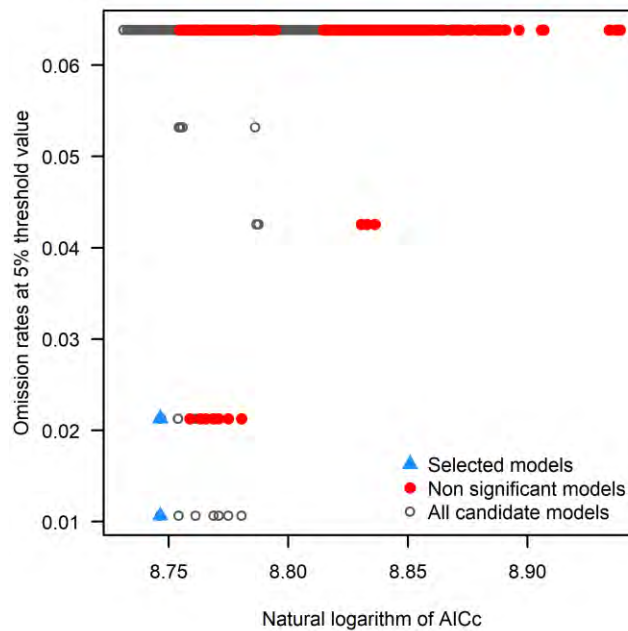
Fig. 22 muestra el desempeño del modelo, indicando la posición de los modelos seleccionados en la distribución de los modelos candidato en términos de la significancia estadística, tasas de omisión y valores de AICc.

Tabla 17. Estadísticos generales de los modelos con variables climáticas, variable topográfica y variable de hábitat.

Criterio de selección	Número de modelos
Todos los modelos candidato	2465
Modelos estadísticamente significativos	1849
Modelos que cumplieron el criterio de tasa de omisión	36
Modelos que cumplieron con el criterio AICc	2
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio de la tasa de omisión	17
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con el criterio AICc	2
Modelos estadísticamente significativos que cumplieron con los criterios de tasa de omisión y AICc	2

Tabla 18. Desempeño estadístico del mejor modelo seleccionado con base a los criterios predefinidos.

Modelo	Proporción_media _AUC	ROC_par cial	Tasa_omisión _5%	AICc	Delta_A ICc	W_AI Cc	Num_parametros
M_2_F_t_Set _2	1.154	0	0.011	6288.0 38	0	0.518	20
M_2_F_t_Set _1	1.141	0	0.021	6288.1 81	0.143	1	23
M_0.1_F_t_S et_1	1.178	0.000	0.064	6426.6 80	234.104	0	145
M_0.2_F_t_S et_4	1.223	0.000	0.064	6484.0 39	291.462	0	138
M_0.3_F_t_S et_3	1.000	0.567	0.064	6899.0 33	706.456	0	116

**Figura 22.** Distribución de todos los modelos para variables climáticas y variable de altitud, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados en términos de los criterios de evaluación.

Se eligió el modelo realizado con el Set 2 (Tabla 18), ya que fue el modelo que presentó menor valor de delta AICc. El Set 2 contiene tres de los cuatro componentes principales (PC1, PC2 y PC4). Un análisis de contribución de variables mostró que el componente principal con mayor importancia de permutación (89.3) y mayor porcentaje de contribución (87.5) fue el componente principal 2, el cual está explicado en su mayoría por la variable Bio 15 de estacionalidad en la precipitación. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 23), la desviación estándar (Fig. 24) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 25).

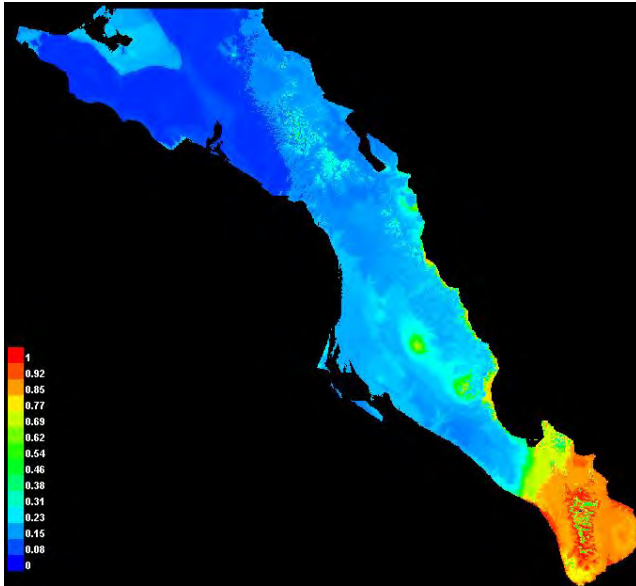


Figura 23. Media puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales, variable de altitud y variable NDVI.

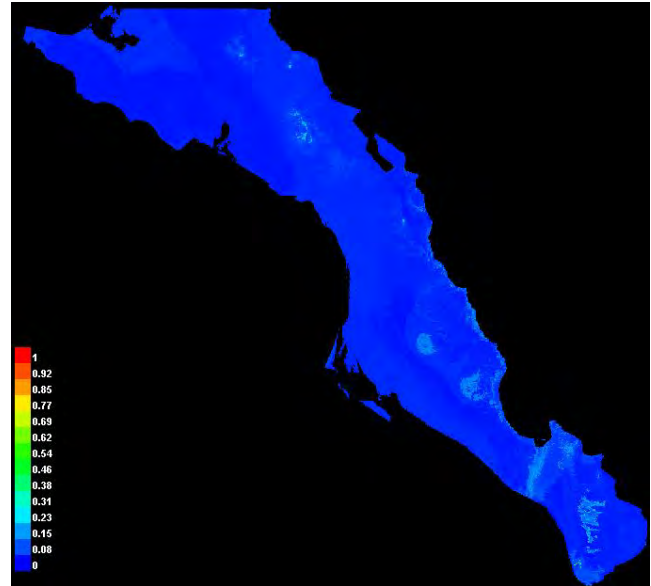


Figura 24. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial del colibrí de Xantus con componentes principales de variables ambientales, variable de altitud y variable NDVI.

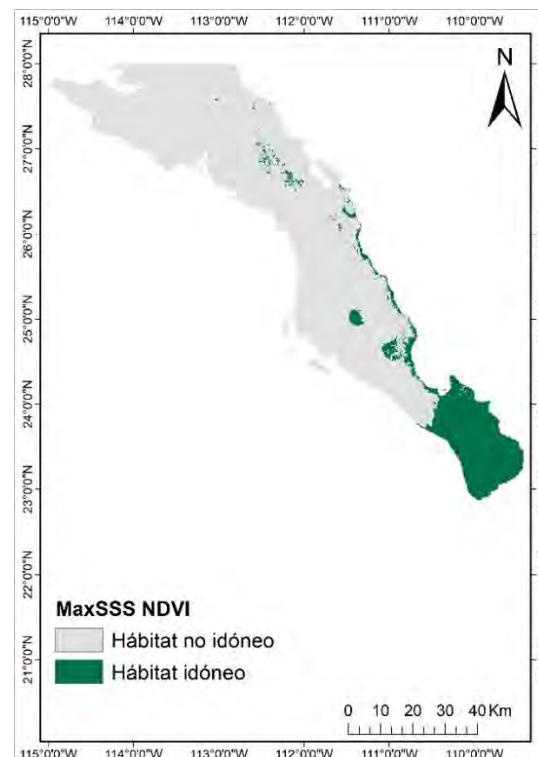


Figura 25. Mapa binario de maxSSS del modelo del colibrí de Xantus con componentes principales de variables climáticas, variable de altitud y variable NDVI. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

En la discusión, se indica qué modelo fue el seleccionado para representar la distribución potencial del colibrí y se discuten las razones de esta selección.

7.2 Resultados de la modelación de las especies de plantas asociadas al colibrí de Xantus

7.2.1 *Arbutus peninsularis*

Se realizaron un total de 4930 modelos candidato, de los cuales 1 cumplió con los tres criterios de evaluación (Tabla 19).

Tabla 19. Estadísticos de desempeño de los primeros cinco mejores modelos de *Arbutus peninsularis* basados en los criterios predefinidos de evaluación.

Modelo	Proporción media AUC	ROC parcial	Tasa de omisión 5%	AICc	Delta AICc	W AICc	Num parámetros
M_1_F_t_Set_9	1.968	0	0	275.355	0	1	9
M_0.1_F_l_Set_1	1.983	0	0.25	211.325	4.133	0	4
M_0.1_F_l_Set_10	1.983	0	0.25	211.325	4.132	0	4
M_0.1_F_l_Set_2	1.984	0	0.25	211.325	4.133	0	4
M_0.1_F_l_Set_3	1.982	0	0.25	211.326	4.134	0	4

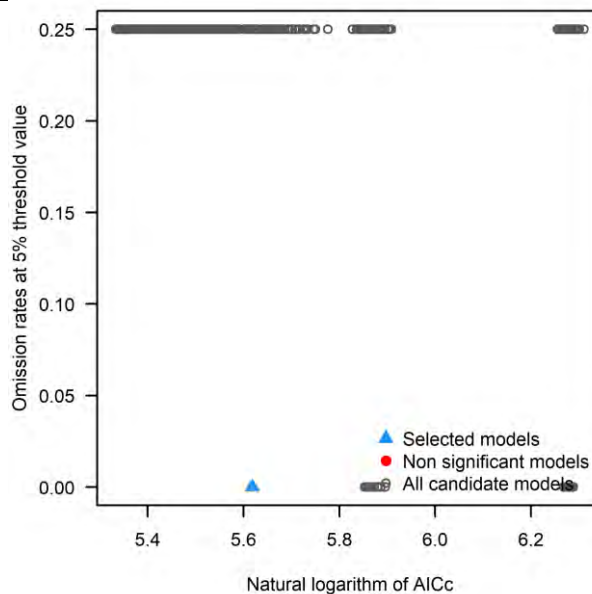


Figura 26. Distribución de todos los modelos de *Arbutus peninsularis*, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.

Se eligió el modelo realizado con el Set 9 (Tabla 19), ya que fue el modelo que presentó menor valor de delta AICc. El Set 7 contiene ocho de las nueve variables (Bio 3, Bio 5, Bio 6, Bio 8, Bio 14, Bio 15,

Bio 17, Bio 19). Un análisis de contribución de variables mostró que la variable con mayor importancia de permutación (43.6) fue la variable Bio 15 de estacionalidad en la precipitación, y la variable con mayor porcentaje de contribución (35.2) fue la variable Bio 5 de temperatura máxima del mes más frío. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 27), la desviación estándar (Fig. 28) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 30).

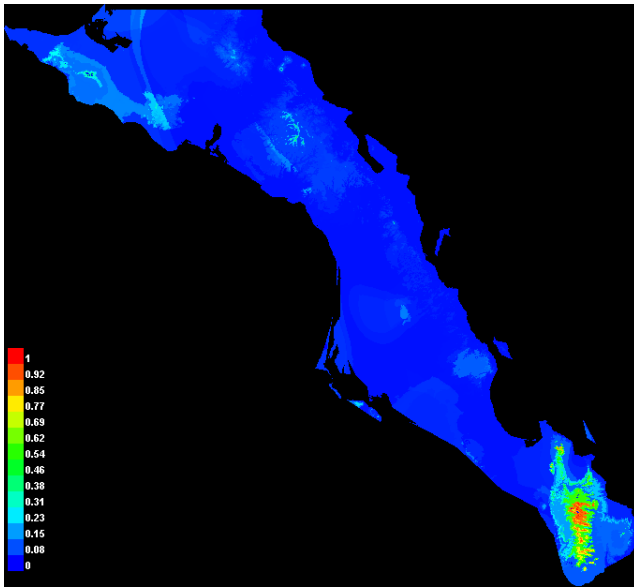


Figura 27. Media puntual del modelo de distribución potencial de *Arbutus peninsularis* con variables ambientales y de altitud.

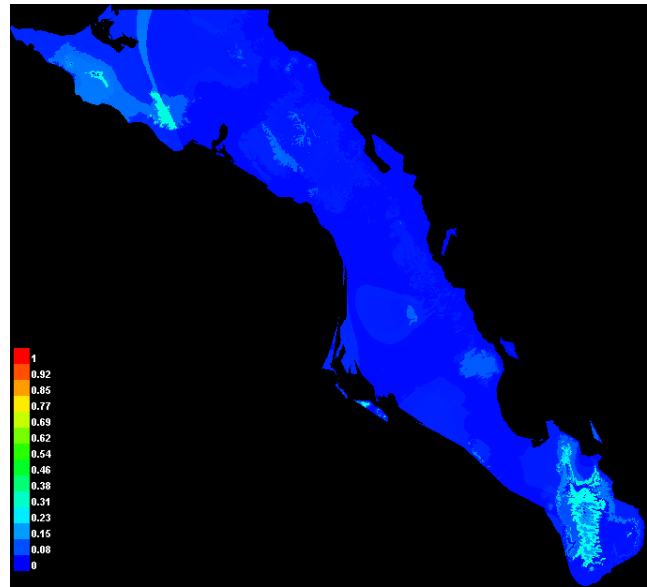


Figura 28. Desviación estándar puntual del modelo de distribución potencial de *Arbutus peninsularis* con variables ambientales y de altitud.

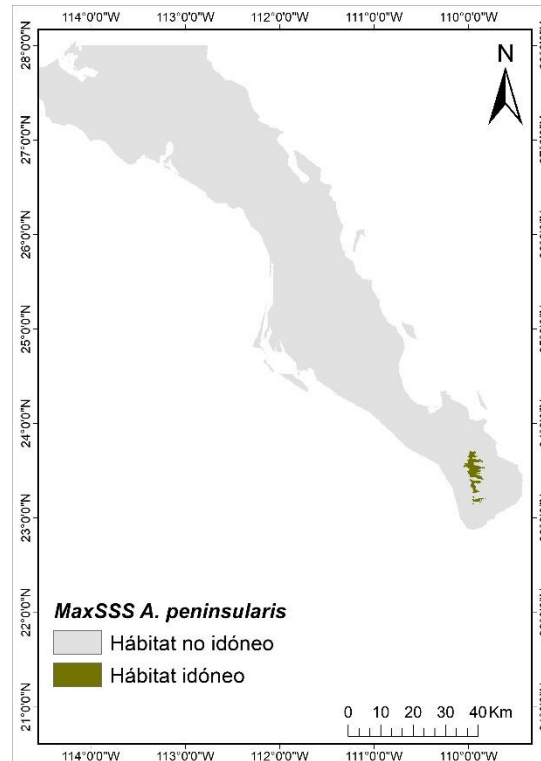


Figura 29. Mapa binario de maxSSS del modelo de distribución potencial de *Arbutus peninsularis* con variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.2.2 *Eucnide cordata*

Se realizaron un total de 4930 modelos candidato, de los cuales 2 cumplieron con los tres criterios de evaluación. Se eligió el modelo con menor valor de delta AICc (Tabla 20).

Tabla 20. Estadísticos de desempeño de los mejores modelos de *Eucnide cordata* basados en los criterios predefinidos de evaluación.

Modelo	Proporción_ media_AUC	ROC_pa rcial	Tasa_omis ión_5%	AICc	Delta _AICc	W_AICc	Num_par ametros
M_2_F_t_Set_7	1.073	0	0	2467.23 9	0.000	0.705	17
M_2_F_t_Set_2	1.061	0	0	2468.97 8	1.739	1	14
M_0.1_F_l_Set_1	1.177	0	0.067	2456.91 9	14.11 3	0	8
M_0.1_F_l_Set_10	1.184	0	0.067	2459.08 6	16.28 1	0	9
M_0.1_F_l_Set_2	1.112	0	0.067	2487.85 8	45.05 2	0	8

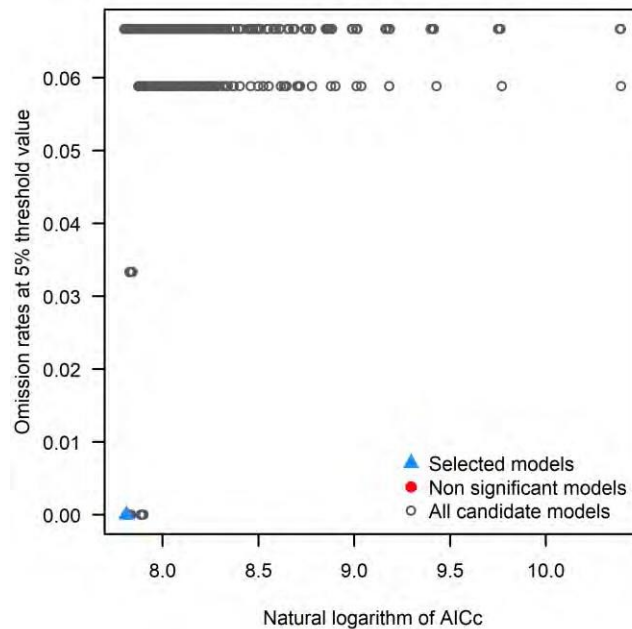


Figura 30. Distribución de todos los modelos de *Eucnide cordata*, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.

Se eligió el modelo realizado con el Set 7, ya que fue el modelo que presentó menor valor de Δ_{AICc} . El Set 7 contiene ocho de las nueve variables (Altitud, Bio 14, Bio 17, Bio 19, Bio 3, Bio 5, Bio 6 y Bio 8). Un análisis de contribución de variables mostró que la variable con mayor importancia de permutación (27.8) y mayor porcentaje de contribución (46.3) fue la variable Bio 3 de Isotermalidad. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 31), la desviación estándar (Fig. 32) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 33).

Para contrastar se incluye el otro modelo que cumplió con los tres criterios de evaluación, pero no fue seleccionado. Este modelo presentó el Set 2 de variables, el cual se realizó con ocho de las nueve variables (Altitud, Bio 3, Bio 5, Bio 8, Bio14, Bio15, Bio 17 y Bio 19) (Fig.34). Ambos modelos son parecidos, sin embargo, el modelo no seleccionado remarca ciertas zonas como Sierra la Laguna y el Vizcaíno, donde hay mayor desviación estándar de los datos.

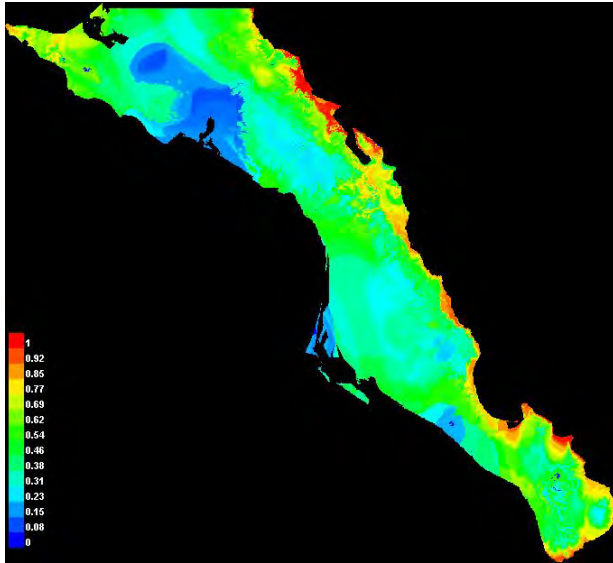


Figura 31 Media puntual del modelo de distribución potencial de *Eucnide cordata* con variables ambientales y de altitud.

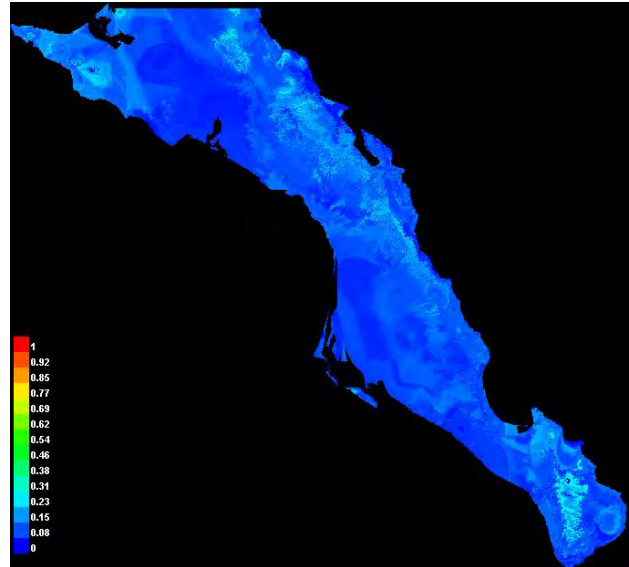


Figura 32. Desviación estándar del modelo de distribución potencial de *Eucnide cordata* con variables ambientales y de altitud.

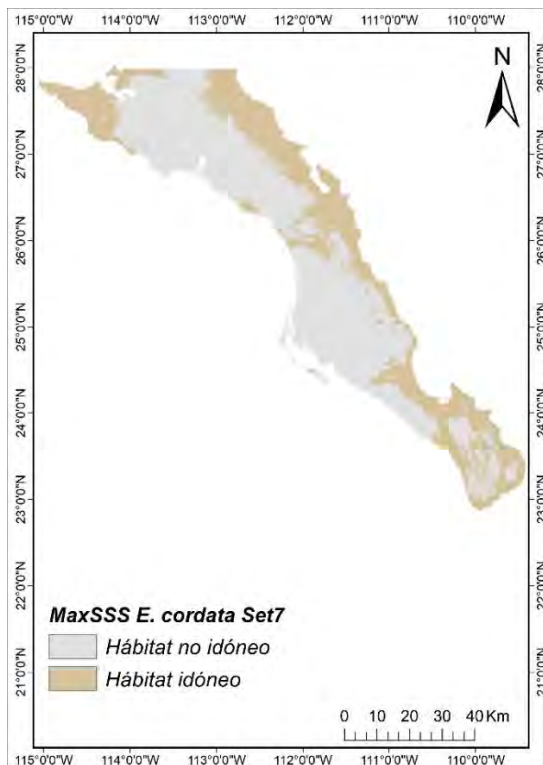


Figura 33. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de *Eucnide cordata* con el Set 7 de variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

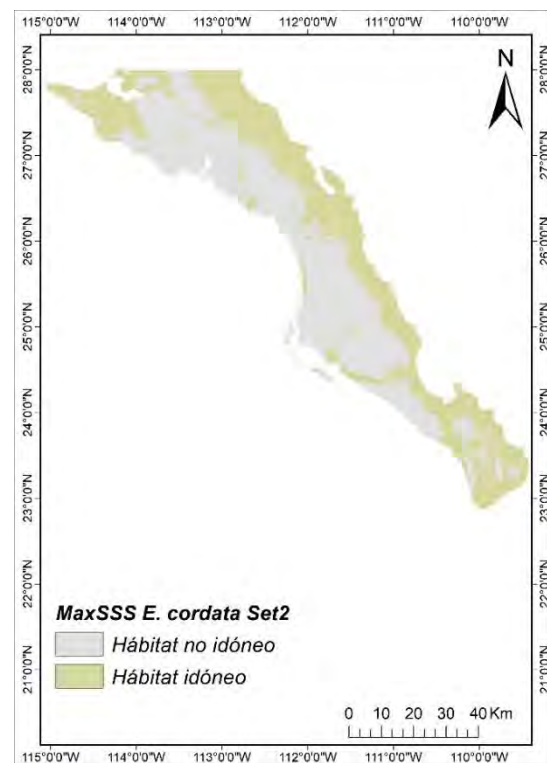


Figura 34. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de *E. cordata* con el Set 2 de variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.2.3 *Nicotiana glauca*

Se realizaron un total de 4930 modelos candidato, de los cuales solo uno cumplió con los tres criterios de evaluación (Tabla 21).

Tabla 21. Estadísticos de desempeño de los mejores modelos de *Nicotiana glauca* basados en los criterios predefinidos de evaluación.

Modelo	Proporción_med ia_AUC	ROC_pa rcial	Tasa_omisió n_5%	AICc	Delta_ AICc	W_AI Cc	Num_param etros
M_2_F_t_Set _6	1.128	0	0	1270. 839	0.000	1	10
M_0.1_F_I_S et_1	1.170	0	0.059	1247. 607	8.392	0	8
M_0.1_F_I_S et_10	1.162	0	0.059	1247. 497	8.281	0	8
M_0.1_F_I_S et_2	1.114	0	0.059	1270. 625	31.410	0	8
M_0.1_F_I_S et_3	1.169	0	0.059	1244. 934	5.719	0	7

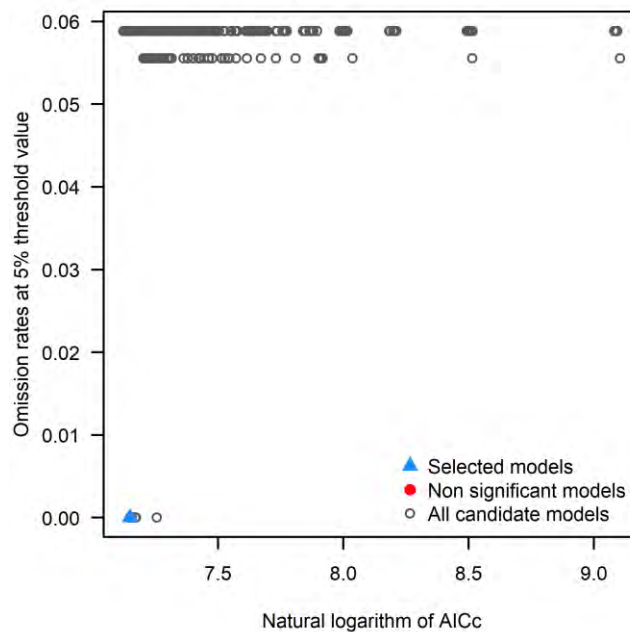


Figura 35. Distribución de todos los modelos de *Nicotiana glauca*, modelos no estadísticamente significativos, y modelos seleccionados con base a los términos de evaluación.

El modelo seleccionado se realizó con el Set 6, el cual contiene ocho de las nueve variables (Altitud, Bio 14, Bio 15, Bio 19, Bio 3, Bio 5, Bio 6 y Bio 8). Un análisis de contribución de variables mostró que la variable con mayor importancia de permutación (18.9) fue la variable Bio 6 de temperatura mínima del mes más frío, la cual presenta la mayor información que no se encuentra disponible en las demás variables; mientras que el mayor porcentaje de contribución (41.2) fue de la variable Bio 15 de estacionalidad en la precipitación, la cual presenta la mayor información cuando se utiliza de forma aislada. Los siguientes mapas del modelo muestran la media (Fig. 36), la desviación estándar (Fig. 37) y el mapa binario de distribución potencial (Fig. 38).

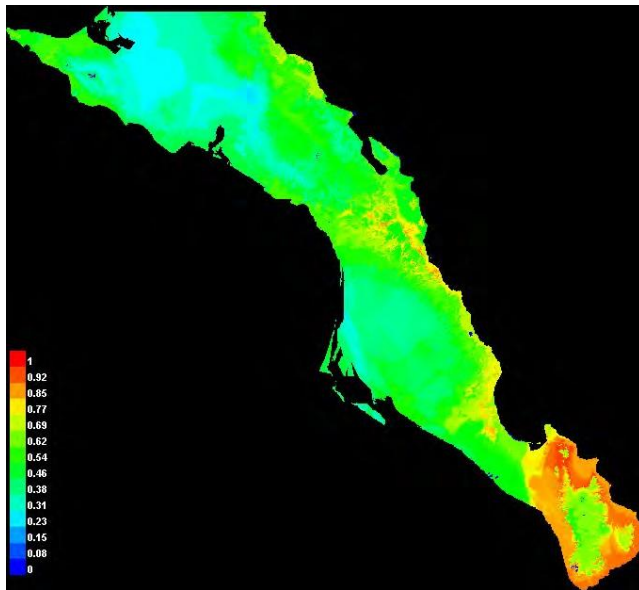


Figura 36. Media puntual del modelo de distribución potencial de *Nicotiana glauca* con variables ambientales y de altitud.

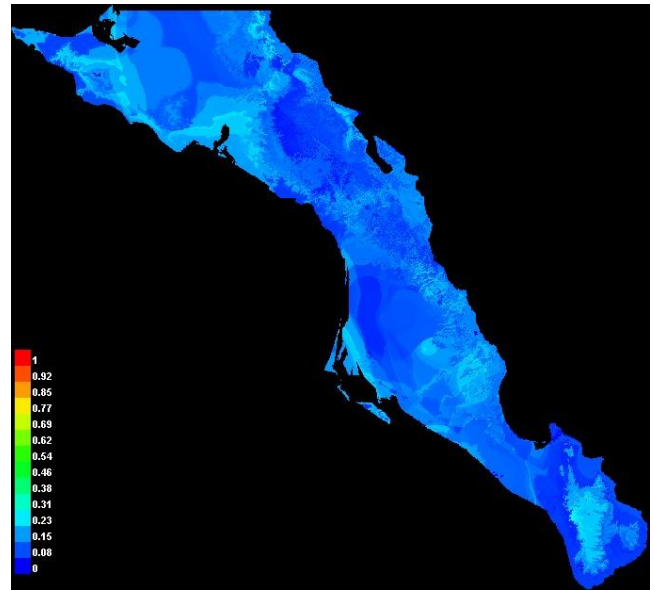


Figura 37. Desviación estándar del modelo de distribución potencial de *Nicotiana glauca* con variables ambientales y de altitud.

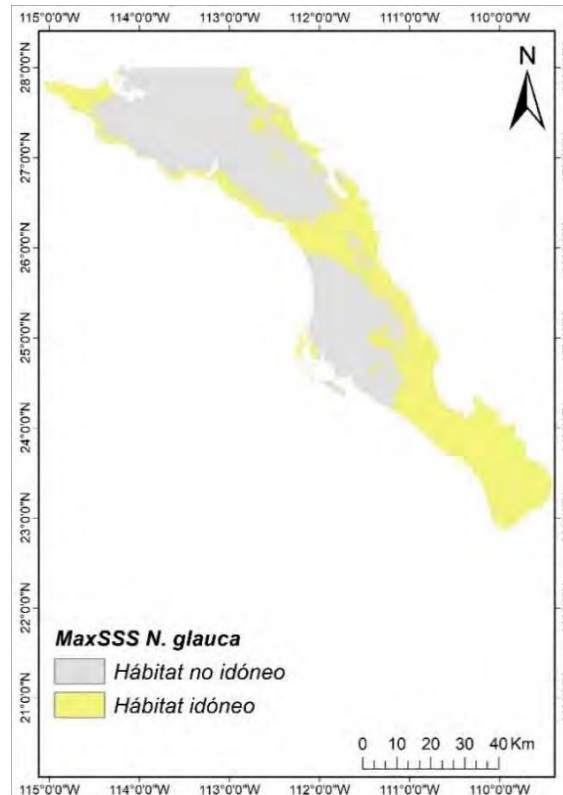


Figura 38. Mapa binario de maxSSS del modelo de la distribución potencial de *Nicotiana glauca* con variables ambientales y de altitud. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.3. Mapas de superposición entre el colibrí y las especies de plantas asociadas.

Los mapas de superposición ayudan a determinar la coincidencia de sitios donde el colibrí tiene alimento en estas especies de plantas más utilizadas.

7.3.1 *Basilinna xantusii* y *Arbutus peninsularis*

El mapa de superposición de ambas especies indica que la probabilidad de ocurrencia del colibrí de Xantus, dada la presencia de *A. peninsularis*, es mayor en la región Árido tropical (Fig. 39). Debido a la gran desviación estándar presente en el modelo de *A. peninsularis*, ocasionada por pocos registros, en las zonas bajas de Sierra la Laguna y la región del Vizcaíno; el modelo sobre-predice superposición en la totalidad de la región Árido tropical y zonas de costa y de desierto. Sin embargo, ya se ha documentado que la presencia de *A. peninsularis* se encuentra restringida exclusivamente a las zonas más altas de Sierra la Laguna.

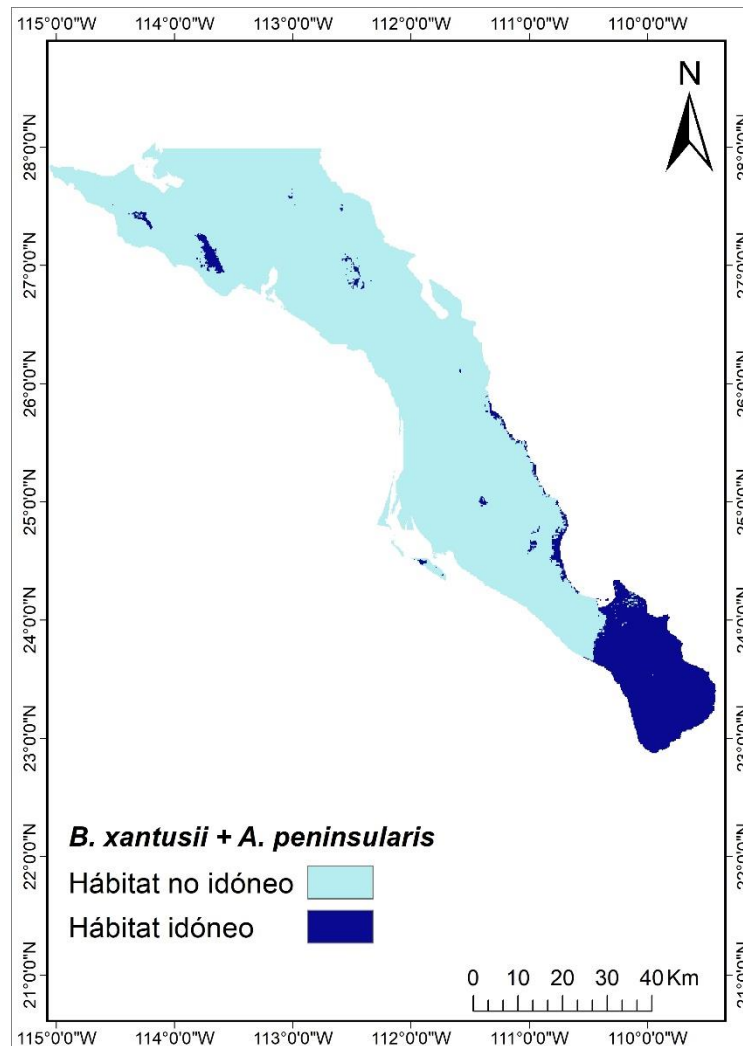


Figura 39. Hábitat de superposición entre *B. xantusii* y *A. peninsularis*. WGS_1984_UTM_Zona_12N

7.3.2. *Basilinna xantusii* y *Eucnide cordata*

El mapa de superposición de ambas especies nos indica que la probabilidad de ocurrencia del colibrí de Xantus, dada la presencia de *E. cordata*, es mayor en la región Árido tropical, y hacia lo largo de la Costa Central del Golfo (Fig. 40).

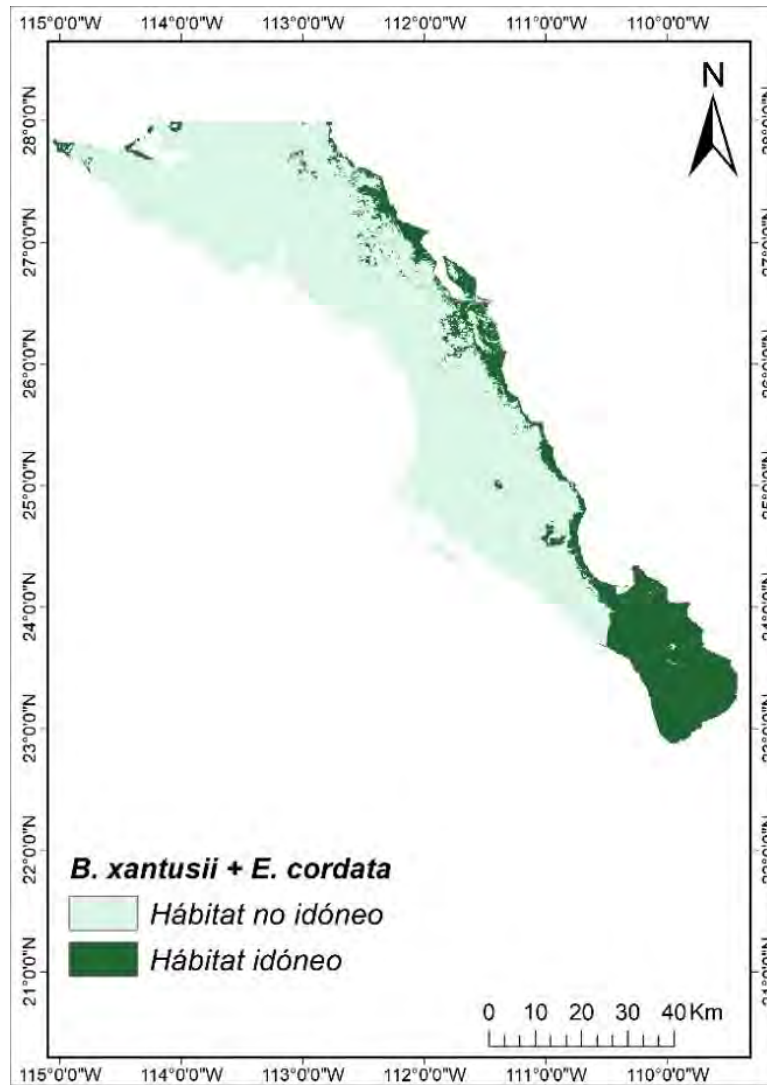


Figura 40. Hábitat de superposición entre *B. xantusii* y *E. cordata*. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.3.3. *Basilinna xantusii* y *Nicotiana glauca*

El mapa de superposición entre estas dos especies nos indica que la mayor probabilidad de ocurrencia del colibrí de Xantus, dada la presencia de *N. glauca*, se da en la región Árido tropical el sur de la península y en algunas zonas de la región de Magdalena (Fig. 41).

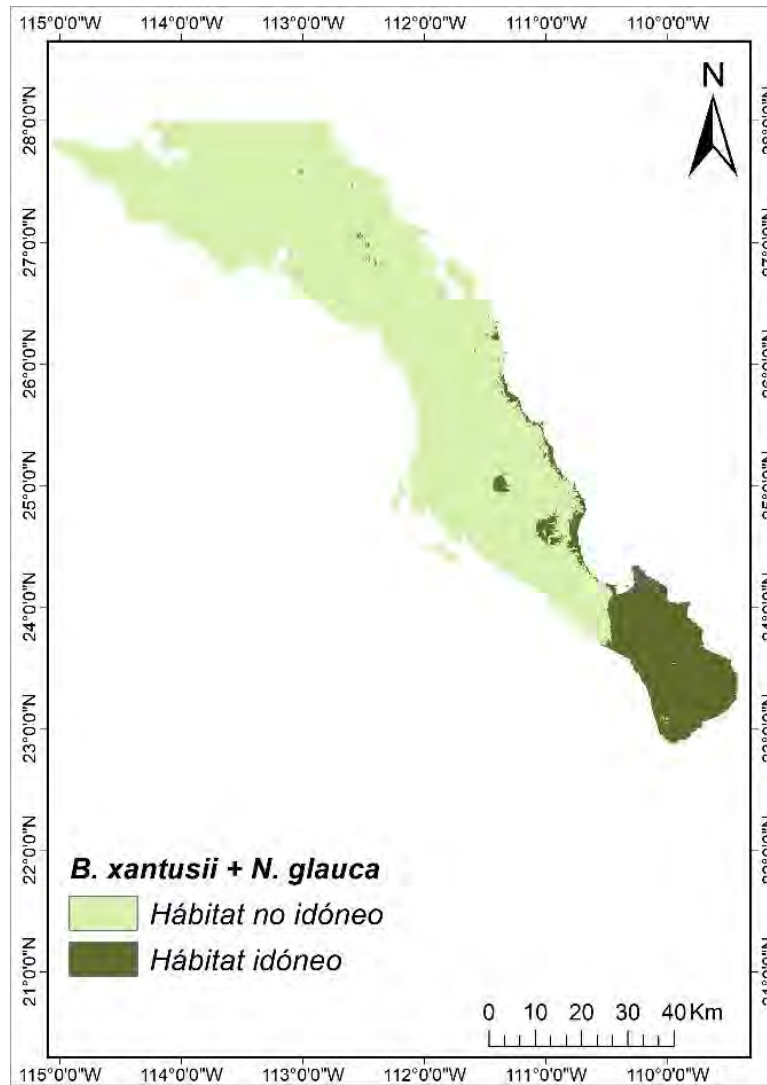


Figura 41. Hábitat de superposición entre *B. xantusii* y *N. glauca*. WGS_1984_UTM_Zona_12N.

7.3.4. *Basilinna xantusii* y las tres especies de plantas que más forrajea.

El mapa de superposición del colibrí de Xantus con las tres especies de plantas que más forrajea nos muestra que la probabilidad de ocurrencia del colibrí, dadas estas especies de plantas, es mayor en la región Árido tropical y hacia la región de la Costa Central del Golfo, sitios que presentan hábitats méxicos y mayor precipitación durante el año, particularmente en la temporada de lluvias de verano. A lo largo de estas regiones, principalmente en la Costa Central del Golfo, se encuentra presente una serie de arroyos temporales, que representan el hábitat adecuado para el colibrí y aportan a la conectividad de sus poblaciones.

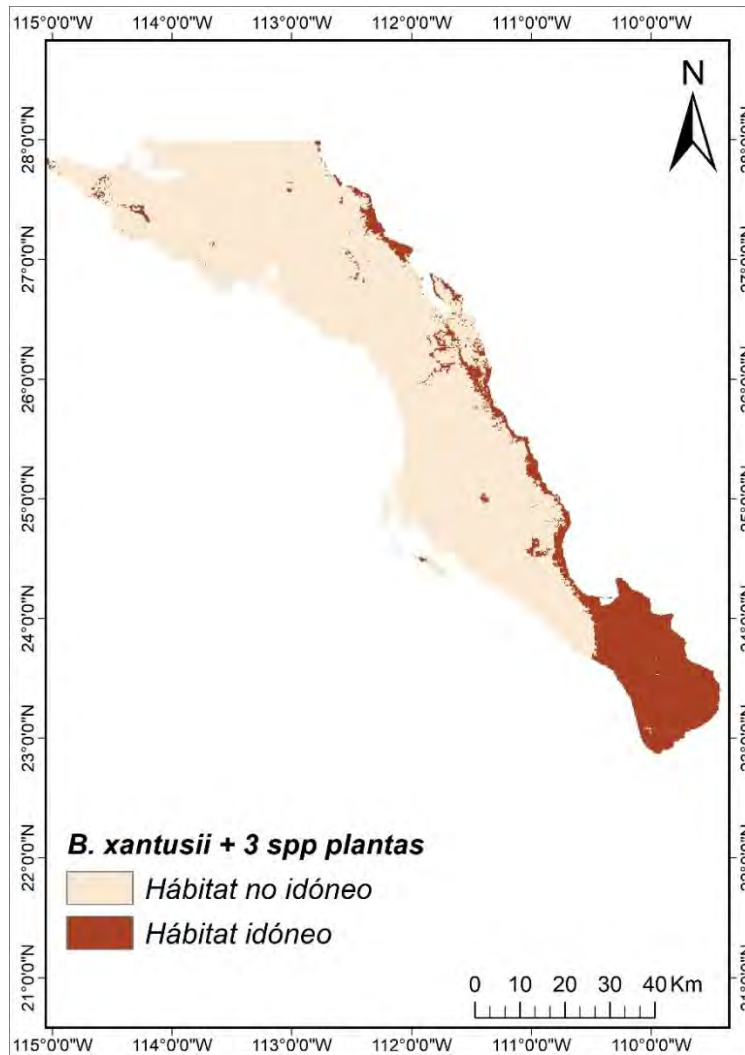


Figura 42. Hábitat de superposición entre *B. xantusii*, *A. peninsularis*, *E. cordata* y *N. glauca*. WGS_1984_UTM_Zona_12N

8. DISCUSIÓN

Los colibríes son un grupo de aves complejo, que en su mayoría se encuentra restringido a áreas pequeñas, y sus patrones de distribución parecen estar sujetos a la fenología de las especies de plantas a las cuales se encuentran asociados, lo que produce un alto grado de endemismo en el grupo [29–31].

Se ha demostrado que la distribución de los colibríes se encuentra determinada por variables ambientales, que determinan el tipo de hábitat, tales como la precipitación, temperatura y altitud; las cuales moldean la presencia de agua y por lo tanto definen la floración de las plantas, recurso alimenticio importante para el grupo. La distribución de estos recursos alimenticios influencia la abundancia de los colibríes [31,34].

Es por ello, que para poder adecuar la modelación de la distribución de especies de colibríes y hacerla ecológicamente relevante, es necesario incluir datos de interacciones con las especies de plantas con las cuales se asocian [34].

El colibrí de Xantus (*Basilinna xantusii*) se encuentra en un amplio rango de hábitats. Sin embargo, su distribución está restringida a sitios con presencia de agua, que condicionan a su vez, la presencia de los recursos alimenticios. Su reproducción no se ha estudiado en detalle; sin embargo, al sur de su ocurrencia, parece estar determinada por la temporada de lluvias de verano, temporada de huracanes donde se presenta la mayor precipitación del año en el estado (principalmente en agosto y septiembre), época donde incrementa la cobertura vegetal [21,63].

A pesar de que los oasis de Baja California Sur (BCS) se encuentran dispersos en el territorio, éstos se conectan entre sí, a través de una red de arroyos, por los cuales el colibrí se desplaza [20,26,110]. Principalmente las hembras, quienes se mueven en busca de machos durante el apareamiento, al contrario de los machos, los cuales tienden a tener conductas territoriales, por lo que ambos sexos utilizan nichos distintos [22].

Algunos arroyos llegan a ser intermitentes, sobre todo en la región fitogeográfica de Magdalena [26,62], por lo cual aparentemente la distribución del colibrí no es 100% continua en esa región según nuestros modelos. Esta discontinuidad en las poblaciones del colibrí se debe al aislamiento generado

por la historia geológica de la península de Baja California. Sin embargo, casi el 90% de la divergencia poblacional se ha propuesto que es en respuesta a las fluctuaciones climáticas [22]. Es por ello por lo que actualmente se pueden observar patrones de distribución influenciados por procesos ambientales.

Nuestros resultados dan soporte a las propuestas de utilizar datos de presencia del hábitat adecuado (oasis, arroyos y cobertura vegetal particular), así como la escala geográfica y temporal, junto con la presencia de la especie en dichos sitios, para emplear un modelo de nicho ecológico [9,111–113] para así inferir la idoneidad del hábitat preferido por la especie, y generar así un mapa de distribución potencial para la especie ecológicamente más significativo.

Al observar la heterogeneidad de las variables ambientales empleadas en el modelo, así como las regiones fitogeográficas, junto con la ubicación de los oasis y arroyos y la información de cobertura vegetal arrojada por el NDVI, pudimos observar unidades de hábitat particulares, las cuales presentaban mayor o menor idoneidad de hábitat preferido por el colibrí de Xantus.

El modelo de distribución del colibrí de Xantus utilizando únicamente variables climáticas como predictoras (Fig. 15), predice de forma correcta la distribución potencial del colibrí en cuestión del hábitat preferido por la especie. El mapa binario (Fig. 17) muestra como áreas de hábitat idóneo principalmente la región del Cabo y algunas zonas de la Costa Central del Golfo, pero falla en predecir la zona de la Sierra de La Giganta zona con mayor presencia de oasis y arroyos y donde el colibrí de Xantus se ha registrado comúnmente. Se considera que para obtener un modelo más detallado es preciso utilizar una variable topográfica, como la altitud la cual definiría un patrón de distribución, y variables de hábitat para considerar aspectos bióticos dentro del modelo. Debido a ello, este modelo fue descartado.

De acuerdo con los valores del PCA de la variable NDVI (Tabla 8), ésta no es una variable relevante en la distribución del colibrí. Dentro de los PC, la variable no explica la dispersión de los datos, por lo que el modelo resultante toma en consideración otras variables, tales como la altitud, precipitación y temperatura, para predecir la distribución. Esto provoca mayor desviación estándar de los datos (Fig. 24), y el modelo sobre-estima la presencia de la especie hacia el Llano de La Paz y falla en predecir la distribución del colibrí en la Costa Central del Golfo, sitio con gran recarga de humedad proveniente

de los vientos del oeste (Fig. 25), posiblemente ocasionado por la correlación presente entre las variables de temperatura y altitud. Debido a ello, el modelo fue descartado. Sin embargo, la variable de NDVI funcionó como buen indicador de la cobertura vegetal en los sitios [63,114,115].

El mapa de distribución con variables climáticas y la variable topográfica (Fig. 19), predice correctamente la distribución del colibrí en función del hábitat preferido, y presenta mínima desviación estándar de los datos (Fig. 20) lo que se atribuye al eliminar el PC de temperatura; por lo que disminuye el efecto de colinealidad entre las variables de temperatura y altitud. Al utilizar la variable de altitud para predecir la presencia de la especie, se define un patrón de distribución. En el mapa binario (Fig. 21) se puede observar una correcta predicción en hábitats mésicos, tales como los presentes en oasis de la Costa Central del Golfo, así como en mayores altitudes, tales como en las sierras La Giganta y La Laguna. Este fue el modelo seleccionado como óptimo para la distribución potencial del colibrí de Xantus (Fig. 21).

Al contrastar el modelo realizado en este trabajo (Fig. 43) con el mapa propuesto por Howell y Howell (2000) para la distribución del colibrí de Xantus en Baja California Sur (Fig.44), podemos observar que utilizando variables predictoras tales como ambientales y geográficas, se obtiene un mapa más robusto que muestra áreas específicas de distribución, donde los recursos alimenticios y las condiciones son las preferidas por el colibrí. Así mismo, denotando la importancia de los cuerpos de agua para la distribución de esta especie.

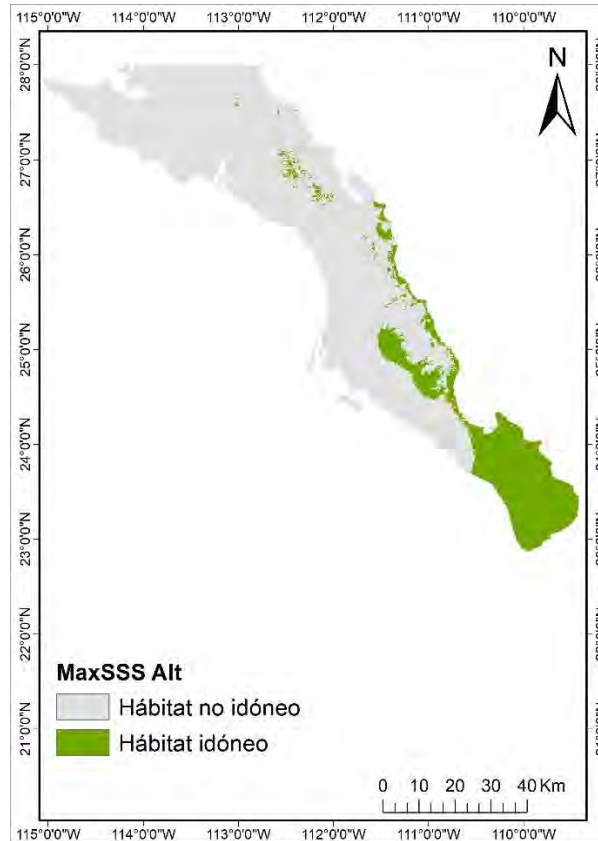


Figura. 43. Mapa de la distribución potencial del colibrí de Xantus generado en esta tesis.



Figura 44. Mapa de la distribución del colibrí de Xantus propuesta por Howell y Howell (2000)¹².

¹² Fuente: Monografía del colibrí de Xantus de Howell y Howell (2000)

Las tres especies de plantas asociadas al colibrí de Xantus, presentan modificaciones morfológicas para su polinización por esta especie. Particularmente, *Arbutus peninsularis* parece depender por completo del colibrí de Xantus para su polinización, la cual se da en los últimos meses de invierno. Así mismo, el colibrí de Xantus depende de *A. peninsularis* ya que es uno de los pocos recursos de néctar disponibles en dicha temporada [40].

La mayor precipitación en BCS, se encuentra en las zonas más altas de Sierra la Laguna, la cual se da en los meses de agosto a octubre, temporada que también se tiene registrada como de reproducción para el colibrí [58,64,72–74].

El modelo de *Arbutus peninsularis* resultante presentó mayor desviación estándar de los datos (Fig 28), debido a que se realizó con pocos registros de ocurrencia (14 registros). Sin embargo, hace un buen trabajo al predecir la presencia de la especie en las zonas más altas de Sierra la Laguna, donde se ha registrado anteriormente (Fig. 29). Principalmente en altitudes de 1500 a 2000 msnm, donde el clima es frío y húmedo. Es por ello por lo que las variables más importantes a la hora de predecir su presencia son la estacionalidad en la precipitación y la temperatura máxima del mes más frío.

Eucnide cordata es una especie relativamente abundante en BCS, la cual presenta una morfología floral dependiente de polinizadores. Es una especie de vegetación riparia y a pesar de que es abundante, su distribución en el desierto se encuentra condicionada por los oasis, por lo cual es dispersa dentro del territorio. Debido a que está asociada a la presencia de los oasis y estos también son discontinuos en el territorio, la presencia de esta especie contribuye a la discontinuidad en el espacio de las poblaciones del colibrí de Xantus [77]. También se encuentra presente en la isla Espíritu Santo la cual también se predice como hábitat idóneo para la presencia del colibrí (Fig. 31) [75].

El modelo de *E. cordata* presentó mayor desviación estándar de los datos hacia las zonas de las serranías y la región del Vizcaíno (Fig. 32). Sin embargo, hizo un buen trabajo al predecir la presencia de la especie en la región de Magdalena donde hay mayor presencia de oasis y arroyos (Fig. 33).

Nicotiana glauca también es una especie adaptada a la fertilización por polinizadores. Es una especie tolerante a condiciones de sequía, por lo que es bastante abundante en BCS. Esta especie introducida compite por los recursos hídricos con las especies nativas y debido a que florece durante todo el año, es un recurso muy importante para el colibrí, particularmente en las temporadas de invierno ya que

puede estar presente a menores altitudes, donde las precipitaciones son escasas y por lo tanto es de los pocos recursos disponibles para el colibrí durante su temporada de reproducción de invierno [116–118].

Debido a que el modelo de *N. glauca* se realizó con pocos registros (64 registros) se presentó una mayor desviación estándar hacia las zonas de las serranías y las costas del Pacífico, al igual que en la región del Vizcaíno (Fig. 37). Sin embargo, se sabe que la especie se adapta a los suelos perturbados y con poca humedad, por lo que el modelo hizo un buen trabajo al predecir su distribución en la mayoría del territorio (Fig. 38).

La variable altitudinal y la localización de los oasis de BCS explican las diferencias morfológicas de los individuos de las distintas poblaciones genéticas del colibrí de Xantus, por lo que esta heterogeneidad ambiental y la distribución de los oasis ciertamente pueden promover la diferenciación de las poblaciones. [39].

El colibrí de Xantus es una especie de origen neotropical, la cual quedó aislada de las poblaciones originales de *Basilinna leucotis* del continente, al presentarse eventos de separación de la península. El colibrí de Xantus encontró refugio en los bosques de encino-pino y en la selva baja caducifolia presente al sur de la península, separado del desierto circundante. A partir de esto, comenzó a diferenciarse, en el tiempo, a *Basilinna xantusii*, colonizando las zonas neárticas hacia el norte de la península. Es por ello por lo que, presenta mayor probabilidad de ocurrencia en Sierra la Laguna como sitio fuente, desde el cual se desplazó hacia el norte colonizando los oasis [22,85].

El mapa de distribución potencial nos indica la probabilidad de detección de la especie en un sitio determinado y está influenciada por las condiciones ambientales [2,54,55]. En el caso del colibrí de Xantus (Fig. 21), la probabilidad de detección es mayor en la Región del Cabo, es decir en la región fitogeográfica Árido tropical y Sierra la Laguna, donde se encuentran hábitats méxicos, con vegetación dominante de matorral sarcocaulé, selva baja caducifolia y bosques mixtos.

Así como condiciones de mayor precipitación anual, por lo que el recurso hídrico se encuentra disponible durante más tiempo en el año, principalmente debido a Sierra La Laguna, donde se presenta la mayor precipitación, lo cual contribuye a la recarga de los mantos acuíferos de toda la región [58,59,62,64,68].

Mientras que la menor probabilidad de detección se da hacia la región del Vizcaíno, zona donde la vegetación predominante es pastizal y dunas costeras [59,62]. Esta región no presenta hábitats preferidos por el colibrí, lo cual concuerda al comparar con las distribuciones potenciales de las especies de plantas asociadas al colibrí (*Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*) (Figs. 29, 33 y 38), las cuales también tienen baja probabilidad de detección en dicha región.

De acuerdo con el modelo final obtenido, el colibrí de Xantus también tiene alta probabilidad de ser detectado en la región de la Costa Central del Golfo, la cual está influenciada por las lluvias de verano y clima cálido proveniente del Golfo de California, donde se encuentra la presencia de manglares; oasis, donde también se presentan las condiciones preferidas por el colibrí (Fig. 21) [59,62].

A lo largo de la Sierra de la Giganta, en la región de Magdalena se encuentran las principales vertientes de agua, lo que provoca un incremento en la presencia de oasis. Esta zona presenta vegetación de matorral sarcocaulé y matorral xerófilo alrededor de los oasis. Las especies de plantas asociadas al colibrí de mayor distribución (*Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*) también presentan alta probabilidad de detección en esta región (Figs. 33 y 38) [59,62].

Los mapas de superposición de las especies muestran una tendencia de ocurrencia en las regiones con mayor humedad en el estado, la región Árido tropical y la región Costa Central del Golfo, donde se presentan las condiciones de temperatura y precipitación, así como de altitud, necesarias para la coexistencia e superposición entre las tres especies de plantas con el colibrí de Xantus. (Fig. 42). Se denota la importancia de estas tres especies para la alimentación del colibrí en temporada de invierno, donde los recursos florales llegan a ser escasos [63].

Los colibríes y las plantas con néctar han concretado dinámicas poblacionales en ambientes estables, ya que al ser especies de rango pequeño presentan menor capacidad de dispersión y dependen de las plantas de las comunidades locales. Al ser asociaciones mutualistas, los análisis de interacción presentan implicaciones para la conservación, principalmente debido a las actividades antrópicas que afectan estas interacciones y ocasionan extinciones de polinizadores y plantas vinculadas [38].

Los oasis funcionan como sitio de refugio de la avifauna, y para el colibrí en particular, presentan su hábitat preferido, de tipo méxico; el cual tiene presente los recursos necesarios para su reproducción y sobrevivencia. Los oasis más importantes para el colibrí son aquellos permanentes y con mayor

extensión, los cuales presentan mayor cobertura vegetal, particularmente del tipo de asociación Tular-Carrizal, la cual presenta mayor cantidad de recursos. Así mismo presentan mayores abundancias hacia la vegetación asociada al cuerpo de agua (efecto de borde), principalmente en invierno, época donde se da una de las temporadas de reproducción del colibrí. Los arroyos de BCS también presentan el hábitat preferido por la especie y particularmente funcionan como una red de conectividad entre las poblaciones. Los arroyos permanentes con mayor extensión, que comúnmente alimentan a los oasis son de gran importancia, ya que presentan las mismas características de cobertura vegetal y cantidad de recursos necesarios para la reproducción y sobrevivencia del colibrí [25,65–67].

Se acepta la hipótesis de que la distribución del colibrí de Xantus está condicionada por las variables ambientales, particularmente la precipitación, el tipo de cobertura vegetal y la altitud, bajo el supuesto de que estas variables reflejan los requerimientos de nicho de la especie.

Así mismo, se acepta la hipótesis de que la distribución del colibrí de Xantus está relacionada a la distribución de las especies de plantas *Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca*, siendo las especies analizadas en este trabajo.

Un análisis complementario sería realizar modelos de interacción, en donde se adicionen los registros de las especies de plantas a la base de datos del colibrí para obtener modelos que indiquen la influencia de estas especies de plantas en la distribución del colibrí, para así obtener un modelo de distribución con mejor ajuste.

9. CONCLUSIONES

Al observar los modelos de distribución potencial del colibrí de Xantus utilizando distintos parámetros y distintas variables predictoras, se seleccionó el modelo que explica mejor la distribución potencial del colibrí es aquel que incluye variables climáticas y la variable de altitud. En este modelo los componentes principales utilizados, son explicados principalmente por las variables altitud (PC1), estacionalidad en la precipitación Bio 15 (PC2) y precipitación del trimestre más frío Bio 18 (PC3). Esto elimina el posible efecto de la temperatura sobre la altitud. En este caso se considera que la altitud es una variable más explicativa que la temperatura, ya que parece importar más a la hora de definir el patrón de distribución.

Particularmente se puede observar que la Bio 15 (Estacionalidad en la precipitación) es una variable de alta importancia en la distribución del colibrí y de las plantas a las cuales se encuentra asociado.

El modelo seleccionado como más explicativo del patrón de distribución de la especie, representa una mayor probabilidad de encontrar al colibrí de Xantus durante todo el año, en altitudes mayores, particularmente en la región fitogeográfica Árido tropical, en la Región del Cabo; la cual presenta afinidad a vegetación métrica y particularmente en la zona de Sierra la Laguna donde precipitación es mayor durante todo el año, lo que influye en la recarga de los mantos acuíferos de la zona; por ello la vegetación es más densa.

Los oasis son sitios de atracción para el colibrí al presentar los hábitats preferidos por la especie, y particularmente los recursos alimenticios necesarios para su reproducción. Estos oasis se encuentran conectados a través de los arroyos presentes, por lo que, a pesar de ser una población discontinua, se considera como una sola, particularmente por el desplazamiento realizado por las hembras de la especie.

Las variables que influyen en la presencia del colibrí de Xantus en BCS, son principalmente la Altitud, la cual define el patrón de distribución y está correlacionada con la temperatura, y la Estacionalidad en la precipitación, la cual refleja las temporadas de floración y abundancia de la cobertura vegetal en los oasis.

Las especies *Arbutus peninsularis*, *Eucnide cordata* y *Nicotiana glauca* representan un recurso alimenticio importante para el colibrí, ya que son muy importantes para cumplir su ciclo de vida al estar disponibles en los meses de su reproducción. Son especies con adaptación para la fertilización por polinizadores como el colibrí de Xantus, por lo que ellas también dependen del colibrí para cumplir su ciclo de vida. Se remarca que *N. glauca* es una planta exótica introducida.

El colibrí de Xantus, al ser endémico de Baja California Sur y estar asociado a hábitats relictuales, como son los oasis, sitios que presentan la disponibilidad de recursos para su subsistencia, los cuales se encuentran dispersos en el territorio, debe recibir atención desde la perspectiva de la conservación.

10. LITERATURA CITADA

1. Robertson MP, Caithness N, Villet MH. A PCA-based modelling technique for predicting environmental suitability for organisms from presence records. *Divers Distrib.* 2001;7: 15–27. doi:10.1046/j.1472-4642.2001.00094.x
2. Smith T, Smith R. *Ecología*. 6a edición. Pearson educación; 2007.
3. Mota-Vargas C, Rojas-Soto OR. The importance of defining the geographic distribution of species for conservation: The case of the Bearded Wood-Partridge. *J Nat Conserv.* 2012;20: 10–17. doi:10.1016/j.jnc.2011.07.002
4. Matías L, García D, Zamora R. Efectos escala-dependientes de la abundancia de semillas y la estructura del hábitat en la depredación post-dispersiva de dos especies de matorral mediterráneo. In: Maestre FT, Escudero A, Bonet A, editors. *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicaciones*. Madrid: DYKINSON, S.L.; 2008. pp. 591–849. doi:10.4067/s0716-078x2010000200012
5. Hanski I, Moilanen A, Gyllenberg M. The University of Chicago Minimum Viable Metapopulation Size. *Am Nat.* 1996;147: 527–541.
6. Rivera-Rivera E, Enríquez PL, Flamenco-Sandoval A, Rangel-Salazar JL. Ocupación y abundancia de aves rapaces nocturnas (Strigidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Rev Mex Biodivers.* 2012;83: 742–752. doi:10.7550/rmb.21364
7. Law BS, Dickman CR. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodivers Conserv.* 1998; 323–333. doi:10.1023/A
8. Garshelis DL. Delusions in Habitat Evaluation: Measuring Use, Selection, and Importance. In: Boitani L, Fuller T, editors. *Research Techniques in Animal Ecology Controversies and Consequences*. Columbia University Oress; 2000. pp. 111–164. doi:10.2307/3803113
9. Kearney M. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos.* 2006;115: 186–191. doi:10.1088/0022-3727/38/19/014
10. Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC. Spatial variation in abundance. *Ecology.* 1995;76: 2028–2043.
11. Peterson AT, Ball LG, Cohoon KP. Predicting distributions of Mexican birds using ecological

- niche modelling methods. *Ibis* (Lond 1859). 2002;144: E27–E32. doi:10.1046/j.0019-1019.2001.00031.x
12. Duncan BW, Breininger DR, Schmalzer PA, Larson VL. Validating a Florida scrub jay habitat suitability model, using demography data on Kennedy Space Center. *Photogramm Eng Remote Sensing*. 1995;61: 1361–1370.
 13. Williams GL. An Assessment of HEP (Habitat Evaluation Procedures) Applications to Bureau of Reclamation Projects. *Wildl Soc Bull*. 1988;16: 437–447. doi:10.1002/jwmg.113
 14. Guisan A, Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Modell*. 2000; 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9
 15. Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE, Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. Environmental Predictors: Issues of Processing and Selection. *Habitat Suitability and Distribution Models*. 2017. doi:10.1017/9781139028271.011
 16. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 2006: 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
 17. Ives A r, Klopfer ED. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology*. 1997;78: 1907–1913.
 18. Carlos Alberto Maciel Mata CA, Manríquez Morán N, Octavio Aguilar P, Sánchez Rojas G. Geographical distribution of the species: a concept review. *Acta Univ*. 2015;25: 3–19. doi:10.15174/au.2015.690
 19. Bahn V, Connor RJO, Krohn WB. Importance of spatial autocorrelation in modeling bird distributions at a continental scale. *Ecography (Cop)*. 2006; 835–844.
 20. Rodríguez-Estrella R. Factores que condicionan la distribución y abundancia de las aves terrestres en el desierto xerófilo de Baja California Sur, México. El efecto de los cambios en el hábitat por la actividad humana. Universidad Autónoma de Madrid. 1997.
 21. Howell CA, Howell SN. Xantu's Hummingbird (*Hylocharis xantusii*). In: Poole A, editor. *The Birds of North America Online*. USA: Cornell Lab of Ornithology; 2000.
 22. González-rubio C, León FJG, Rodríguez-Estrella R. Molecular Phylogenetics and Evolution Phylogeography of endemic Xantus ' hummingbird (*Hylocharis xantusii*) shows a different history of vicariance in the Baja California Peninsula. 2016;102: 265–277.

doi:10.1016/j.ympv.2016.05.039

23. Maya Y, Coria R, Dominguez R. Caracterización de los oasis. Arriaga L, Rodriguez-estrella R, editors. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, BCS: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.; 1997.
24. Grismer LL, MacGuire JA. Oases of central Baja California, Mexico. Part 1. A preliminary account of the relict mesophilic herpetofauna and the status of the oases. *Bull South Calif Acad Sci.* 1993;92: 2–24.
25. Rodríguez-Estrella R. Los oasis de Baja California Sur: Importancia y Conservación. In: Rodríguez-Estrella, Ricardo, Cariño-Olvera, Micheline, Aves-García CF, editor. Reunion de análisis de los oasis de Baja California Sur. La Paz, BCS: CIBNOR, UABCS, SEMARNAT; 2004. pp. 1–8.
26. Suárez M, Vidal-Abarca Gutiérrez M, Navarro I, Gómez R, López Olmedo F. Los arroyos de baja California sur (México): caracterización ambiental y aplicación de un índice de estado de alteración (IAR). *Cuaternario y Geomorfol.* 2010;24: 63–77.
27. Ruiz-Campos G, Andreu-Soler A, Guitérrez MRV-A, Delgadillo-Rodríguez J, Alonso MLS, González-Abraham C, et al. Catálogo de humedales dulceacuícolas de Baja California Sur, México. INECC-SEMARNAT. 2014.
28. Rodríguez-Estrella R, Rubio L, Pineda E. Los oasis como parches atractivos para las aves terrestres residentes e invernantes. In: Arriaga L, Rodriguez-estrella R, editors. Los Oasis de la Península de Baja California, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.; 1997. pp. 157–196.
29. Torres-Chavez G M, Navarro-Sigüenza AG. Los colibrís en México, brillo de la biodiversidad. *Biodiversitas.* 2000;28: 2–15.
30. Arbeláez-Cortés E, Navarro-Sigüenza AG. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexican populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae). *Zootaxa.* 2013;3716: 81–97. doi:10.11646/zootaxa.3716.1.7
31. Almazán-núñez RC, Sierra-Morales P, Almazán-Núñez RC, Beltrán-Sánchez E, Ríos- CA, Arizmendi C. Distribución geográfica y hábitat de la familia Trochilidae (Aves) en el estado de Guerrero , México. *Rev Biol Trop.* 2016;64: 363–376.

32. Ornelas JF. Origen y Evolucion de los colibríes. *Ciencias*. 1996; 38–47.
33. Arizmendi Arriaga M del C, Berlanga H, Pineda Maldonado MA. Colibríes de México y Norteamérica Hummingbirds of Mexico and North America. *Colibríes de México y Norteamérica Hummingbirds of Mexico and North America*. México: CONABIO; 2014. doi:10.5962/bhl.title.112129
34. Lara RP, Enríquez PL, Rangel-Salazar JL, Lara C, Ico MM. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Rev Biol Trop*. 2012;60: 1621–1630. doi:10.15517/rbt.v60i4.2155
35. Zamudio-Beltrán LE, Licona-Vera Y, Hernández-Baños BE, Klicka J, Ornelas JF. Phylogeography of the widespread white-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*): pre-glacial expansion and genetic differentiation of populations separated by the Isthmus of Tehuantepec. *Biol J Linn Soc*. 2020;130: 247–267. doi:10.1093/biolinnean/blaa043
36. Tinoco BA, Astudillo PX, Latta SC, Graham CH. Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: the Violet-throated Metaltail (*Metallura baroni*). *Bird Conserv Int*. 2009;19: 63–76. doi:10.1017/S0959270908007703
37. Ornelas JF, Ordano M, De-Nova AJ, Quintero ME, Garland T. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *J Evol Biol*. 2007;20: 1904–1917. doi:10.1111/j.1420-9101.2007.01374.x
38. Sonne J, Martín González AM, Maruyama PK, Sandel B, Vizin-Bugoni J, Schleuning M, et al. High proportion of smaller ranged hummingbird species coincides with ecological specialization across the Americas. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2016;283. doi:10.1098/rspb.2015.2512
39. González-Rubio C, García-De León F, Rodríguez-Estrella R. Morphological Dimorphism Varies Across the Endemic Xantus' Hummingbird (*Hylocharis xantusii*) Genetic Populations in the Baja California Peninsula. *Acta Zool Mex*. 2017;33: 431–442.
40. Arriaga L, Rodríguez-estrella R, Ortega-rubio A. Endemic hummingbirds and madrones of Baja: Are they mutually dependent? *Southwest Nat*. 1990;35: 76–79.
41. Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. Assumptions Behind Habitat Suitability Models. In: Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE, editors. *Habitat Suitability and Distribution Models*.

- Cambridge: Cambridge University Press; 2017. pp. 52–57. doi:10.1017/9781139028271
42. Hilton B, Miller MW. Annual survival and recruitment in a Ruby-throated Hummingbird population, excluding the effect of transient individuals. *Condor*. 2003;105: 54–62. doi:10.1650/0010-5422(2003)105[54:ASARIR]2.0.CO;2
 43. Hutchinson GE. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 1957; 415–427.
 44. Grinnell J. The niche-relationships of the California trasher. *Auk*. 1917;XXXIV: 427–433.
 45. Hutchinson GE. Population studies: Animal ecology and demography. *Bull Math Biol*. 1991;53: 193–213. doi:10.1016/s0092-8240(05)80046-1
 46. Soberón J, Nakamura M. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2009;106: 19644–19650. doi:10.1073/pnas.0901637106
 47. Soberón J, Peterson TA. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers Informatics*. 2005; 1–10.
 48. Peterson, Andrew Townsend; Soberón, Jorge; Pearson, Richard G.; Anderson, Robert P.; Martínez-Meyer, Enrique; Nakamura, Miguel; Bastos Araujo M. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. 2011.
 49. Becerra López JL, Romero Méndez U, Ramírez Bautista A, Becerra López JS. Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies. *Rev Biológico Agropecu Tuxpan*. 2016;4: 176–187. doi:10.47808/revistabioagro.v4i1.47
 50. Mitchell SC. How useful is the concept of habitat? - A critique. *Oikos*. 2005;110: 634–638. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13810.x
 51. Peterson AT, Cohoon KP. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecol Modell*. 1999;117: 159–164.
 52. Wu W, Li Y, Hu Y. Simulation of potential habitat overlap between red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in northeastern China. *PeerJ*. 2016;2016: 1–19. doi:10.7717/peerj.1756
 53. Chefaoui RM, Hortal J, Lobo JM. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: A case study of Iberian Copris species. *Biol Conserv*. 2005;122: 327–338. doi:10.1016/j.biocon.2004.08.005
 54. Eliosa-León HR, Montes de Oca AN, Navarro-Carbajal MC. Conservadurismo filogenético del

- nicho ecológico un enfoque integral de la evolución. *Ciencias*. 2010; 64–69.
55. Peterson TA, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martinez-meyer E, Nakamura M, et al. *Ecological Niches and Geographic Distribution*. New Jersey: Princeton University Press; 2011.
 56. Pearson RG, Dawson TP, Liu C. Modelling species distributions in Britain : a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography (Cop)*. 2004; 285–298.
 57. Delfín Alfonso CA, Gallina Tessaro SA, López González CA. El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. *Fauna Silv México uso, manejo y Legis*. 2014; 285–313. Available: <https://bit.ly/2MTsZoa>
 58. González-Abraham CE, Garcillán PP, Ezcurra E, Trabajo de Ecorregiones G de T de E. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bot Sci*. 2010;87: 69. doi:10.17129/botsci.302
 59. Grismer LL, Mellink E. Historical an Ecological Biogeography of the Terrestrial Herpetofauna of Northern Baja California. In: Cartron JE, Ceballos G, Felger RS, editors. *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. New York, USA: Oxford University Press; 2005. pp. 167–178.
 60. Wiggins IL. *Flora of Baja California*. California, USA: Stanford University Press; 1980.
 61. Shreve F. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington; 1951.
 62. Peinado M, Delgadillo J, Ensenada C, Aguado I. Fitogeografía de la Península de Baja California, México. *An del Jardín Botánico Madrid*. 1994;51: 255–277.
 63. Coria R. Climatología. In: Arriaga L, Rodríguez-Estrella R, editors. *Los Oasis de la Península de Baja California, México*. La Paz, BCS; 1997. pp. 28–34.
 64. Aurora B, Sosa-Ramírez J, Jiménez-Sierra CL, Ortega-Rubio A. La Sierra La Laguna en Baja California Sur: importancia de su conservación. In: Ortega-Rubio A, Pinkus-Rendón MJ, Espitia-Moreno IC, editors. *Las Áreas Naturales Protegidas y la Investigación Científica en México*. México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán; 2015.
 65. Pineda E, Rodríguez-Estrella R, Arriaga L, Rubio L. Variaciones estacionales de la avifauna y

- estructura de la vegetación. In: Arriaga L, Rodríguez-Estrella R, editors. Los Oasis de la Península de Baja California, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.; 1997. pp. 197–220.
66. León de la Luz JL, Domínguez-Cadena R, Pérez-Navarro JJ, Domínguez-León M. La vegetación de los oasis de Baja California Sur. In: Rodríguez-Estrella, Ricardo, Cariño-Olvera, Micheline, Avelar-García CF, editor. Reunión de análisis de los oasis de Baja California Sur. La Paz, BCS: CIBNOR, UABCS, SEMARNAT; 2004. pp. 9–15. Available: <http://www.semarnat.gob.mx/bcs/imagenes/LibroOasis2004VersionFinal4.pdf>
 67. Pérez Navarro JJ, Rodríguez-Estrella R, González-Abraham A. Human Activity and Geographical Factors Influence Vegetation and Plant Richness in Vanishing Oases of Baja California Peninsula. *Nat Areas J.* 2019;39: 409. doi:10.3375/043.039.0404
 68. Rodríguez-Rodríguez M. El Oasis Mayor Sierra de la Laguna. In: Rodríguez-Estrella, Ricardo, Cariño-Olvera, Micheline, Avelar-García CF, editor. Reunión de análisis de los oasis de Baja California Sur. La Paz, BCS: CIBNOR, UABCS, SEMARNAT; 2004. p. 103.105.
 69. Abrahamczyk S, Poretschkin C, Renner SS. Evolutionary flexibility in five hummingbird/plant mutualistic systems : testing temporal and geographic matching. *J Biogeogr.* 2017;44: 1847–1855. doi:<https://doi.org/10.1111/jbi.12962>
 70. Hileman LC, Vasey MC, Parker VT. Phylogeny and Biogeography of the Arbutoideae (Ericaceae): Implications for the Madrean-Tethyan Hypothesis. *Syst Bot.* 2001;26: 131–143.
 71. Rebman JP, Gibson J, Rich K. Annotated Checklist of the Vascular Plants of Baja California, Mexico. *Proc San Diego Soc Nat Hist Museum.* 2016; 1–352.
 72. León de la Luz JL, Cora-Benet R. Additions to the flora of the Sierra de la Laguna, Baja California Sur, Mexico. *Madroño.* 1993;40: 15–24.
 73. León de la Luz JL, Domínguez-Cadena R. Flora of the Sierra de La Laguna, Baja California Sur, Mexico. *Madroño.* 1989;36: 61–83.
 74. Passini MF, Pinel N. Ecology and Distribution of *Pinus Laguna*, in the Sierra de La Laguna, Baja California Sur, Mexico. *Madroño.* 1989;36: 84–92.
 75. Waterfall UT. A revision of *Eucnide*. *Rhodora.* 1959;61: 231–243.
 76. Yatskievych G, Fischer P. New Plant Records from the Sonoran Desert. *Desert Plants.* 1984;5:

- 180–190.
77. Thompson HJ, Ernst WR. Floral Biology and Systematics of Eucnide (Loasaceae). *J Arnold Arbor.* 1967; 56–88.
 78. Hernández HM. Sobre la ecología reproductiva de *Nicotiana glauca* Grah: Una Maleza de Distribución Cosmopolita. *Boletín la Soc Botánica México.* 1981; 47–73. doi:10.17129/botsci.1248
 79. Caravaca F, Campoy M, Sanleandro PM, Roldán A. The invasion of semiarid Mediterranean sites by *Nicotiana glauca* mediates temporary changes in mycorrhizal associations and a permanent decrease in rhizosphere activity. *Plant Soil.* 2020; 217–229. doi:https://doi.org/10.1007/s11104-020-04497-1
 80. Valenzuela RD. Historia Natural , Ecología , y Análisis de la Interacción Planta-Colibrí en un Paisaje Mexicano , Bajo Dos Aproximaciones Teóricas : Escalamiento en Ecología y Redes de Interacciones Complejas. Universidad de Alicante. 2016.
 81. Issaly EA, Sérsic AN, Pauw A, Cocucci AA, Traveset A, Benítez-Vieyra SM, et al. Reproductive ecology of the bird-pollinated *Nicotiana glauca* across native and introduced ranges with contrasting pollination environments. *Biol Invasions.* 2020; 485–498. doi:https://doi.org/10.1007/s10530-019-02104-8
 82. Ramirez-Acosta J, Castellanos A, Arnaud G, Breceda A, Rojas-Soto O. Conservation of Endemic Terrestrial Vertebrates in the Protected Areas of the Baja California Peninsula, Mexico. *Nat Areas J.* 2012;32: 15–30. doi:10.3375/043.032.0104
 83. Luisa A, Maldonado C. Orígenes históricos de la construcción de los oasis de la Península de Baja California. *Hist Ambient Latinoam y Caribeña.* 2013;III: 14–39.
 84. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. 2019 [cited 15 Nov 2019]. Available: <https://doi.org/10.15468/dl.coyjld>
 85. González-Rubio C. Filogeografía y estructura genética poblacional del colibrí de Xantus (*Hylocharis xantusii*), endémico de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 2016.
 86. Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int J*

- Climatol. 2014;34: 2427–2437. doi:10.1002/joc.3848
87. Guevara M, Arroyo-Cruz CE. Modelo digital de elevaciones resolución 1km, escala: 1:4000000. Ciudad de México, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; 2016. Available: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/demgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html_xsl&_indent=no
 88. USGS. Data Management and Information Distribution (DMID). 2020. doi:<https://www.usgs.gov/>
 89. Legendre P. Spatial Autocorrelation : Trouble or New Paradigm? Ecology. 1993;74: 1659–1673.
 90. Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling ? Ecography (Cop). 2014; 191–203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
 91. Harrell FE. Regression Modeling Strategies. second. USA; 2015. doi:10.1007/978-3-319-19425-7
 92. Vaughan IP, Ormerod SJ. Increasing the value of principal components analysis for simplifying ecological data: A case study with rivers and river birds. J Appl Ecol. 2005;42: 487–497. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01038.x
 93. Vaughan IP, Ormerod SJ. Improving the Quality of Distribution Models for Conservation by Addressing Shortcomings in the Field Collection of Training Data. Conserv Biol. 2003;17: 1601–1611. doi:10.1111/j.1523-1739.2003.00359.x
 94. Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography (Cop). 2013;36: 27–46. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
 95. Cobos ME, Townsend Peterson A, Barve N, Osorio-Olvera L. Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. PeerJ. 2019;2019: 1–15. doi:10.7717/peerj.6281
 96. Liu C, White M, Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. 2013; 778–789. doi:10.1111/jbi.12058
 97. Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. 2005;3: 385–393.

98. Liu C, Newell G, White M. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecol Evol.* 2016;6: 337–348. doi:10.1002/ece3.1878
99. Fielding AH, Bell JF. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv.* 1997;24: 38–49. doi:10.1017/S0376892997000088
100. Anderson RP, Lew D, Peterson AT. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecol Modell.* 2003;162: 211–232. doi:10.1016/S0304-3800(02)00349-6
101. Jiménez-Valverde A. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr.* 2012;21: 498–507. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x
102. Lobo JM, Jiménez-valverde A, Real R. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob Ecol Biogeogr.* 2008;17: 145–151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
103. Thompson ML, Zucchini W. On the statistical analysis of ROC curves. *Stat Med.* 1989;8: 1277–1290. doi:10.1002/sim.4780081011
104. Peterson AT, Papeş M, Soberón J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Modell.* 2008;213: 63–72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
105. Guzmán-Castellanos AB, Morales-Bojórquez E, Balart EF. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: La inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiologica.* 2014;24: 137–150.
106. Wagenmakers EJ, Farrell S. AIC model selection using Akaike weights. *Psychon Bull Rev.* 2004;11: 192–196. doi:10.3758/BF03206482
107. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. 2020 [cited 3 May 2020]. Available: <https://doi.org/10.15468/dl.f2dy5c>
108. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. 2020 [cited 13 Jan 2020]. Available: <https://doi.org/10.15468/dl.ds8uae>
109. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. 2020 [cited 22 Apr 2020]. Available: <https://doi.org/10.15468/dl.c2qby4>

110. Rodríguez-Estrella R, Blázquez MC, Lobato JM. Avian Communities of Arroyos and Desert Oases in Baja California Sur: Implications for Conservation. In: Cartron J-LE, Ceballos G, Felger RS, editors. Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. New York, USA: Oxford University Press; 2005. pp. 334–353.
111. Peterson AT. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. 1999.
112. Rivera-Ortíz FA, Oyama K, Ríos-Muñoz CA, Solórzano S, Navarro-Sigüenza AG, Del Coro Arizmendi M. Habitat characterization and modeling of the potential distribution of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico. *Rev Mex Biodivers.* 2013;84: 1200–1215. doi:10.7550/rmb.34953
113. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett.* 2005;8: 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
114. Tang L, He M, Li X. Verification of Fractional Vegetation Coverage and NDVI of Desert Vegetation via UAVRS Technology. *Remote Sens.* 2020;12: 1742. doi:10.3390/rs12111742
115. Fern RR, Foxley EA, Bruno A, Morrison ML. Suitability of NDVI and OSAVI as estimators of green biomass and coverage in a semi-arid rangeland. *Ecol Indic.* 2018;94: 16–21. doi:10.1016/j.ecolind.2018.06.029
116. Alharthi AS, Abd-ElGawad AM, Assaeed AM. Influence of the invasive shrub *Nicotiana glauca* Graham on the plant seed bank in various locations in Taif region, western of Saudi Arabia. *Saudi J Biol Sci.* 2021;28: 360–370. doi:10.1016/j.sjbs.2020.10.014
117. Schueller SK. Hummingbird pollination and floral evolution of introduced *Nicotiana Glauca* and native *Epilobium Canum*: California Island-Mainland Comparisons. University of Michigan. 2002.
118. Schueller SK. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *Am J Bot.* 2004;91: 672–681. doi:10.3732/ajb.91.5.672
119. Lara C, Feria-Arroyo T, Dale, J., Muñoz J, Arizmendi MC, Ornelas J, Ortiz-Pulido R, et al. Potential effects of the climate change in the distribution of hummingbirds: a study case with hummingbirds from the genus *Amazilia* and *Cyananthus*. *Ornitol Neotrop.* 2012;23: 57–70. Available: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/Lara.pdf>