

## Modelación de la distribución potencial de *Selasphorus rufus* en el occidente de México: implicaciones para la conservación y la planificación territorial

### *Potential distribution modeling of *Selasphorus rufus* in western Mexico: implications for conservation and land-use planning*

Jesús Eduardo López Pérez,\* Oscar Gilberto Cárdenas-Hernández,\*\* Sarahy Contreras Martínez\*\*\*  
y Pedro Camilo Alcántara-Concepción‡

Recibido: 21/02/2026. Aceptado: 3/03/2026. Publicado: 1/04/2026.

**Resumen.** Los colibríes migratorios del género *Selasphorus*, en particular *S. rufus*, son polinizadores clave cuya persistencia depende de la disponibilidad de hábitats adecuados a lo largo de su ruta migratoria desde Norteamérica hasta México. En las últimas décadas, el cambio en la cobertura y uso del suelo ha transformado significativamente estos paisajes, generando pérdida y fragmentación del hábitat. En este estudio se modeló la distribución potencial de *S. rufus* para los años 2005, 2010 y 2015, integrando variables bioclimáticas, topográficas y de uso del suelo, y evaluando la representatividad de su hábitat dentro del sistema nacional de Áreas Naturales Protegidas (ANP). Los modelos, construidos en MaxEnt y validados con métricas AUC (0.85–0.98), mostraron áreas de alta idoneidad en la Sierra de Manantlán, la Sierra de Cacoma y sectores de la Sierra Madre del Sur. El análisis reveló que más del 80 % del hábitat idóneo se encuentra fuera del sistema de ANP del

país, lo que evidencia importantes vacíos de conservación. Asimismo, se documentó una reducción en la superficie del hábitat idóneo para la especie, junto con la pérdida de bosques y el aumento de áreas urbanas y agrícolas. Estos resultados destacan la necesidad de incorporar corredores biológicos y sitios de escala migratoria en la planificación territorial, así como de ampliar la cobertura de conservación más allá de las ANP existentes.

**Palabras clave:** modelos de distribución potencial, cambio de uso de suelo, vacíos de conservación, *Selasphorus rufus*, Áreas Naturales Protegidas.

**Abstract.** Migratory hummingbirds of the genus *Selasphorus*, particularly *S. rufus*, are key pollinators whose persistence depends on the availability of suitable habitats along their

\* Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional 151, Autlán de Navarro, 48900, Jalisco, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3127-7577>. Email: [eduardoperezjelp498@gmail.com](mailto:eduardoperezjelp498@gmail.com).

\*\* Laboratorio de Gestión Integral de Socioecosistemas (LabGIS), Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional 151, Autlán de Navarro, 48900, Jalisco, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2227-8081>. Email: [oscar.cardenash@academicos.udg.mx](mailto:oscar.cardenash@academicos.udg.mx). Autor de correspondencia.

\*\*\* Laboratorio de Gestión Integral de Socioecosistemas (LabGIS), Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional 151, Autlán de Navarro, 48900, Jalisco, México. Email: [sarahy.contreras@academicos.udg.mx](mailto:sarahy.contreras@academicos.udg.mx). ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1370-6451>

‡ Departamento de Geomática e Hidráulica, División de Ingenierías, Universidad de Guanajuato. Av. Juárez 77, Zona centro Guanajuato, 36000, Guanajuato, México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5820-5365>. Email: [camilo.alcantara@ugto.mx](mailto:camilo.alcantara@ugto.mx)

migratory route from North America to Mexico. In recent decades, land-use and land-cover change has significantly altered these landscapes, causing habitat loss and fragmentation. This study modeled the potential distribution of *S. rufus* for the years 2005, 2010, and 2015, integrating bioclimatic, topographic, and land-use variables, and evaluating the representativeness of its habitat within Mexico's system of Protected Natural Areas (PNAs). Models built with MaxEnt and validated using AUC (0.85–0.98) metrics revealed high-suitability areas in the Sierra de Manantlán, Sierra de Cacoma, and sections of the Sierra Madre del Sur. Results showed that over 80% of suitable habitat lies outside

PNAs, highlighting major conservation gaps. Additionally, a reduction in the area of suitable habitat for the species was documented, with loss of forests and an increase in urban and agricultural areas. These findings emphasize the need to incorporate biological corridors and stop-over sites into territorial planning, as well as to expand conservation strategies beyond existing PNAs.

**Keywords:** potential distribution models, land-use change, conservation gaps, *Selasphorus rufus*, Protected Natural Areas.

## INTRODUCCIÓN

El cambio de cobertura y uso del suelo se reconoce como una de las principales amenazas a la biodiversidad a nivel global, ya que provoca pérdida de hábitat, fragmentación de ecosistemas, degradación hidrológica y reducción de servicios ecosistémicos (Davidson *et al.*, 2021; Lambin *et al.*, 2001; Lambin y Geist, 2002; Oliver y Morecroft, 2014; Reidsma *et al.*, 2006). Estos procesos son el resultado de interacciones complejas entre factores biofísicos y socioeconómicos, incluyendo presiones demográficas, dinámicas de mercado y políticas de desarrollo (Osorio *et al.*, 2014).

En México, la deforestación ha tenido históricamente un carácter acelerado. Se estima que el país perdió más de 13,5 millones de hectáreas de bosques y selvas en tan solo 15 años, con tasas anuales que han oscilado entre 92 000 y 190 000 ha en las últimas tres décadas (CONAFOR, 2020; FAO, 2001, 2010, 2015, 2018; SEMARNAT, 2003; Velázquez *et al.*, 2002).

La transformación de ecosistemas tiene impactos especialmente severos sobre las aves migratorias, las cuales dependen de una red amplia de hábitats distribuidos a lo largo de sus rutas (Chávez-González *et al.*, 2020; Correa-Lima *et al.*, 2019; López-Segoviano *et al.*, 2021; Prieto-Torres *et al.*, 2021). Estas especies requieren tanto áreas de reproducción como sitios de parada (*stopover sites*) y de invernación, cuya disponibilidad y calidad determinan la viabilidad de sus poblaciones. La pérdida o fragmentación de estos hábitats interrumpe la conectividad ecológica necesaria para completar sus migraciones y repercute en los servicios ecosistémicos asociados, como la polinización.

En este contexto, los colibríes del género *Selasphorus* constituyen un ejemplo emblemático. En particular, *Selasphorus rufus* (zumbador canelo o *rufous hummingbird*) realiza una de las migraciones más largas registradas para un ave de su tamaño, recorriendo más de 3 500 km desde Alaska y Canadá hasta México (Arizmendi & Berlanga, 2014; Calder, 1993, 2006; Myers *et al.*, 2019). Durante su trayecto, la especie utiliza hasta 18 regiones de hábitat distintas, varias de ellas reconocidas por la Iniciativa para la Conservación de las Aves de América del Norte (NABCI, por sus siglas en inglés) como Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS) (Contreras-Martínez *et al.*, 2015).

La relevancia ecológica de *S. rufus* radica en su papel como polinizador. Diversos estudios han documentado la dependencia de numerosas plantas nectaríferas, tanto silvestres como cultivadas, de las visitas de colibríes (Ollerton *et al.*, 2011; Schuchmann, 1999). Sin embargo, sus poblaciones han mostrado una disminución significativa, estimada en alrededor del 3 % anual en las últimas tres décadas, lo que equivale a una reducción superior al 50 % en el periodo (Healy & Calder, 2006; Sauer *et al.*, 2008). Esta tendencia motivó que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) catalogara a esta especie como “Casi Amenazada” (BirdLife International, 2021) y que la iniciativa NABCI la identificara como una “Tipping Point Species”, es decir, una especie que podría perder más de la mitad de sus poblaciones en los próximos 50 años (NABCI, 2022; Rosenberg *et al.*, 2019).

La disminución poblacional de *S. rufus* se ha atribuido a tres factores principales:

1. Pérdida y fragmentación del hábitat debido a la conversión de bosques y selvas a usos agrícolas, ganaderos y urbanos (CONAFOR, 2020; FAO, 2015; Velázquez et al., 2002).
2. Cambio climático, que genera desajustes fenológicos entre la disponibilidad de recursos florales y las rutas migratorias (Buermann et al., 2011; Gillespie et al., 2020).
3. Representatividad insuficiente de las Áreas Naturales Protegidas (ANP) para resguardar corredores migratorios y sitios de parada (Koleff et al., 2009).

Frente a estas amenazas, resulta indispensable avanzar hacia enfoques que integren la conservación de especies migratorias en escalas amplias de planificación territorial. Para ello, la modelación de la distribución potencial, o Modelos de Distribución de Especies (SDM, por sus siglas en inglés), se ha consolidado como una herramienta fundamental. Estos modelos predicen la idoneidad de hábitats a partir de registros de presencia y variables ambientales, permitiendo identificar áreas prioritarias de conservación y proyectar escenarios futuros (Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; Peterson et al., 2011).

Entre los algoritmos disponibles, MaxEnt ha demostrado un desempeño sobresaliente, especialmente para especies con datos de presencia escasos o sesgados (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Phillips et al., 2006). Herramientas como ENMeval y la plataforma Wallace han permitido mejorar la calibración y validación de los modelos, reduciendo problemas de sobreajuste y aumentando su aplicabilidad para la toma de decisiones en conservación (Kass et al., 2018; Muscarella et al., 2014).

En México, la aplicación de SDM a especies migratorias ha demostrado su utilidad para detectar vacíos de conservación y proponer corredores biológicos (Cantú et al., 2013; Prieto-Torres et al., 2021). Sin embargo, todavía hay pocos estudios que combinen la modelación de nicho ecológico con el análisis de cambios en el uso del suelo y la evaluación de la representatividad en ANP.

Este estudio aborda ese vacío metodológico mediante la modelación de la distribución potencial de *Selasphorus rufus* en Norteamérica, con especial

énfasis en el occidente de México, integrando información bioclimática, topográfica y de uso del suelo para el periodo 2005–2015. La hipótesis central de este trabajo es que una proporción significativa del hábitat idóneo de *S. rufus* se localiza fuera del sistema de ANP y en paisajes sujetos a alta presión antrópica, lo cual limita su conservación a largo plazo. Se espera que los resultados proporcionen información clave para orientar políticas públicas y estrategias de manejo que incorporen la conectividad y la funcionalidad ecológica en paisajes productivos.

## MÉTODOS

### Área de estudio

El análisis se desarrolló para Norteamérica, con énfasis en México, país que representa una de las principales zonas de invernación de *S. rufus* (Figura 1). El occidente mexicano, que incluye la Sierra de Manantlán, la Sierra de Cacoma y la Sierra Madre del Sur, se destaca por su relevancia como área crítica de hábitat y como corredor biológico para la especie (Arizmendi & Ornelas, 1990; Contreras-Martínez et al., 2015).

### Análisis de cambio de cobertura y uso del suelo

Para este trabajo se utilizaron mapas de cobertura y uso del suelo generados por la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA), disponibles en su plataforma (<https://www.ccc.org/es/atlas-ambiental-de-america-del-norte/>), correspondientes a los años 2005, 2010 y 2015. En estos mapas se registran diecinueve clases de cobertura y uso del suelo, de acuerdo con el Sistema de Monitoreo del Cambio en la Cobertura del Suelo de América del Norte (NALCMS, por sus siglas en inglés), entre las que se distinguen: bosque de coníferas templado y subpolar; bosque de coníferas (taiga) subpolar; bosque de latifoliadas perennifolio tropical o subtropical; bosque de latifoliadas caducifolio tropical o subtropical; bosque de latifoliadas caducifolio templado o subpolar; bosque mixto; matorral tropical o subtropical; matorral templado o subpolar; pastizal tropical o subtropical; pastizal templado o

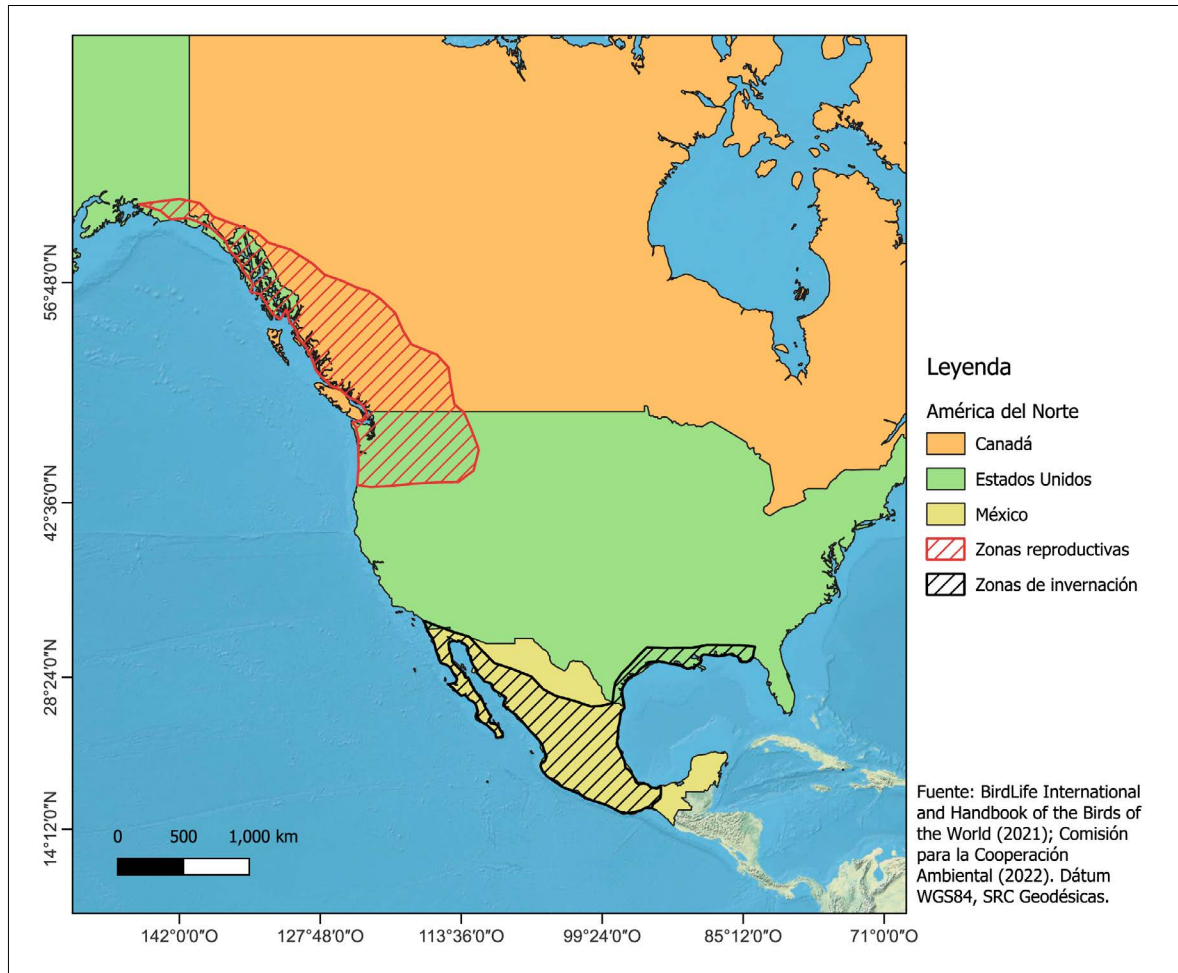


Figura 1. Áreas de reproducción e invernación de *Selasphorus rufus* en Norteamérica.

subpolar; matorral con líquenes y musgos subpolar o polar; pastizal con líquenes y musgos subpolar o polar; suelo desnudo con líquenes y musgos subpolar o polar; humedales; suelos agrícolas; suelos desnudos; zonas urbanas y cuerpos de agua.

Estas clases se agruparon en trece categorías mediante el programa IDRISI v. 17.0 (Cuadro 1): *BCToS* (bosque de conífera templado o subpolar), *STCF* (bosque de coníferas de taiga subpolar), *BPTS* (bosque de latifoliadas perennifolia tropical o subtropical), *TOSDF* (bosque caducifolio latifoliado tropical o subtropical), *SBCTS* (bosque caducifolio latifoliado templado o subpolar), *BMx* (bosque mixto), *ATS* (matorrales), *PA* (pastizal), *SD* (suelo

desnudo), *H* (humedal), *AG* (tierras agrícolas), *ZU* (zonas urbanas) y *ANH* (agua, nieve y hielo). Esta reclasificación se realizó en función de la relevancia ecológica de dichas coberturas para los requerimientos de hábitat y la distribución potencial de *Selasphorus rufus* (Arizmendi y Berlanga, 2014; Contreras-Martínez, 2015).

Los mapas de cobertura y uso del suelo utilizados presentaban una resolución espacial diferente (30 m por pixel para 2010 y 2015, y 250 m por pixel para 2005); con ayuda de la herramienta "Resample" del programa ArcGIS 10.8 se realizó el preprocesamiento para homogeneizar la resolución de los mapas de cobertura y uso del suelo para las

Cuadro 1. Correspondencia entre la clasificación NALCMS (Niveles I y II) y las categorías de vegetación y uso del suelo utilizadas en este estudio.

		Nivel I	Nivel II	Categorías utilizadas en este trabajo
Áreas principalmente vegetadas	Naturales y seminaturales terrestres y acuáticos	Bosque de hojas de aguja	Bosque de coníferas templado y subpolar	Bosque de coníferas templado y subpolar
			Bosque coníferas (taiga) subpolar	Bosque coníferas (taiga) subpolar
		Bosque latifoliado	Bosque de latifoliadas perennifolio tropical y subtropical	Bosque de latifoliadas perennifolio tropical y subtropical
			Bosque caducifolio latifoliado tropical y subtropical	Bosque caducifolio latifoliado tropical y subtropical
			Bosque caducifolio latifoliado templado y subpolar	Bosque caducifolio latifoliado templado y subpolar
			Bosque mixto	Bosque mixto
		Matorral	Matorrales tropicales o subtropicales	Matorrales
			Matorral templado o subpolar	Pastizales
		Pastizales	Pastizales tropicales o subtropicales	Humedal
			Pastizales templado o subpolar	Tierras agrícolas
		Liquen / musgo	Matorrales-líquenes-musgos subpolares o polares	Zonas urbanas
			Pastizales-líquenes-musgos subpolares o polares	Suelo desnudo
			Liquen-musgo subpolar o polar estéril	Agua, nieve y hielo
		Humedal	Humedal	
Áreas principalmente sin vegetación	Terrestre	Tierras agrícolas	Tierras agrícolas	
		Suelo desnudo	Suelo desnudo	
	Acuático	Zonas urbanas	Zonas urbanas	
		Agua	Agua	
		Nieve y hielo	Nieve y hielo	

tres fechas a una resolución de 1 km por pixel, de tal forma que fueran compatibles con las variables bioclimáticas utilizadas en los análisis de modelaje posteriores.

Se analizaron los patrones de cobertura y uso del suelo para 2005, 2010 y 2015 mediante matrices de transición, lo que permitió identificar procesos de deforestación, regeneración secundaria, expansión

agrícola y crecimiento urbano (CONAFOR, 2020; Velázquez *et al.*, 2002). Este análisis se integró con los mapas de idoneidad para determinar la pérdida y fragmentación del hábitat.

Con base en las superficies derivadas de la matriz de transición, se calcularon las tasas de cambio para cada categoría de cobertura y uso del suelo en los periodos 2005–2010, 2010–2015 y 2005–2015, conforme al procedimiento establecido por FAO (1996).

### Datos de ocurrencia

Los registros de presencia de *S. rufus* se obtuvieron del Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, por sus siglas en inglés), complementados con literatura especializada y registros de estudios locales. En total, se integró un conjunto de

152 878 registros de ocurrencia (Cuadro 2, Figura 2), que fueron depurados mediante la eliminación de duplicados, la validación taxonómica (BirdLife International, 2021) y el filtrado espacial de los registros para reducir el sesgo de muestreo.

Para este último paso se utilizó el paquete *spThin* en R (Aiello-Lammens *et al.*, 2015), que permite

Cuadro 2. Número de registros de *Selasphorus rufus* por año.

Año	Registros
2005	5,553
2010	13,011
2015	36,510
2020	97,804

Fuente: GBIF.org (2026a, 2026b, 2026c, 2026d).

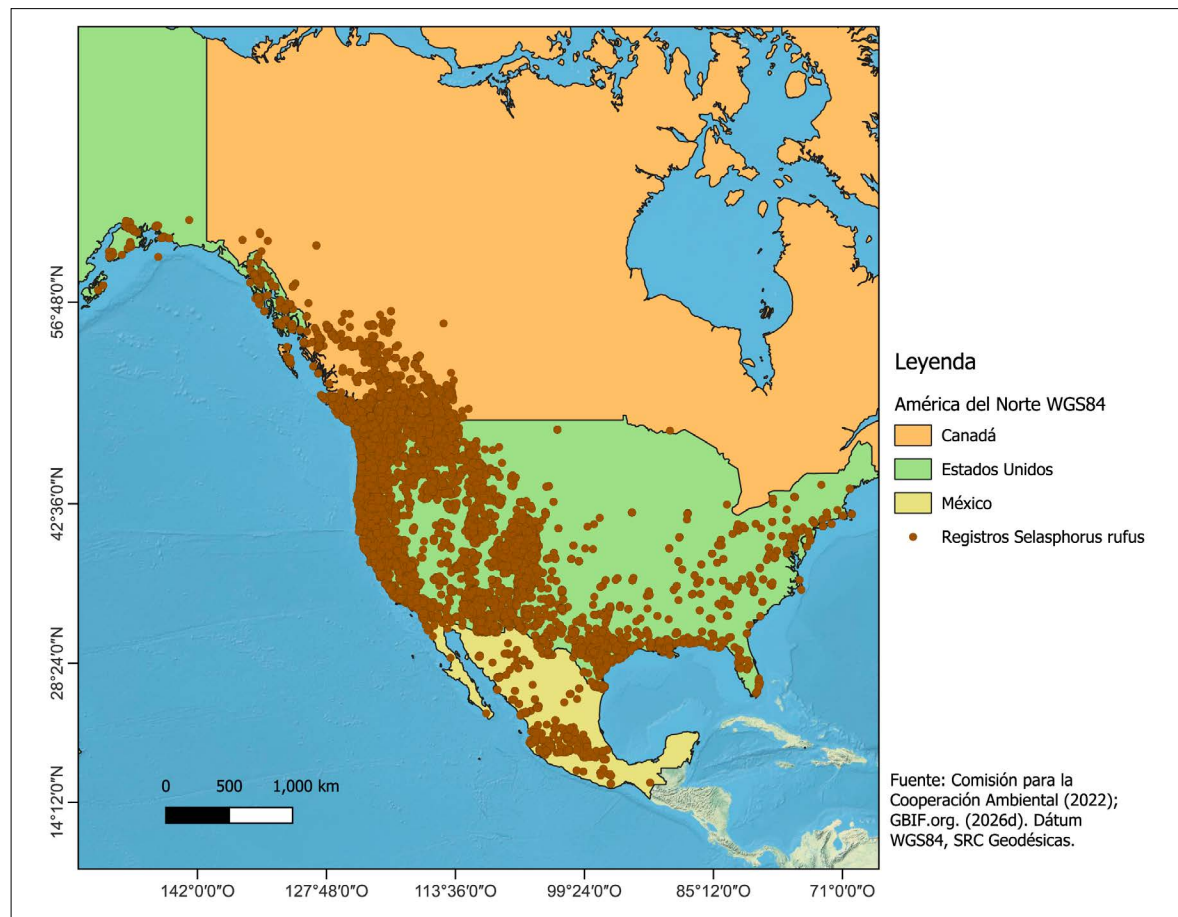


Figura 2. Registros de ocurrencia de *Selasphorus rufus* obtenidos de GBIF para el año 2020.

establecer una distancia mínima entre puntos, asegurando la independencia espacial de los registros frente a la resolución de las variables ambientales.

### Variables ambientales

Para modelar la distribución potencial de *S. rufus* se emplearon variables bioclimáticas de WorldClim v2 (Fick y Hijmans, 2017), con una resolución espacial de 2.5 minutos de arco ( $\approx 4,5 \text{ km}^2$ ). Se realizó un análisis de correlación entre las variables bioclimáticas con el fin de identificar posibles relaciones de colinealidad que pudieran afectar el desempeño del modelo de distribución potencial.

Para ello, se empleó el coeficiente de correlación de Spearman en el entorno estadístico R (Dormann *et al.*, 2013). A partir de este análisis, se seleccionaron seis de las diecinueve variables bioclimáticas disponibles, reteniendo aquellas con mayor poder explicativo y menor colinealidad para la construcción del modelo (Cuadro 3).

Asimismo, se incorporó el Modelo Digital de Elevación GMTED2010 (Danielson y Gesch, 2011) y las capas de cobertura y uso del suelo derivadas del análisis de cambio, con el fin de integrar variables topográficas y antrópicas en la modelación.

### Generación de modelos de distribución de especies

Para reducir los efectos de la autocorrelación espacial entre los datos utilizados para el entrenamiento y la evaluación de los modelos, se implementó un esquema de bloques espaciales de 20 km, siguiendo enfoques de validación espacial recomendados para modelos de distribución de especies (Muscarella *et al.*, 2014; Roberts *et al.*, 2017).

La validación cruzada espacial se realizó mediante la partición de los datos en cuatro bloques para cada periodo analizado. Para el año 2005 se utilizaron 1 160 registros totales (presencias y pseudoausencias), distribuidos en cuatro particiones con tamaños de conjunto de prueba similares (RUN1 = 289, RUN2 = 290, RUN3 = 293 y RUN4 = 288). En 2010 se emplearon 1 256 registros, con 314, 315, 315 y 312 observaciones de prueba por partición, respectivamente. Para 2015 se analizaron 1 535 registros, con entre 378 y 387 observaciones destinadas a evaluación en cada

Cuadro 3. Variables bioclimáticas de WorldClim v2 seleccionadas mediante análisis de colinealidad para la modelación de la distribución potencial de *Selasphorus rufus*.

	Variables y su descripción	Unidad de medida
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido	°C
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	°C
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco	°C
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío	°C
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido	mm
BIO19	Precipitación del trimestre más frío	mm

ejecución. Finalmente, para 2020 se consideraron 2 020 registros, con tamaños de conjunto de prueba entre 494 y 516 registros por partición.

En todos los periodos, la distribución de los datos entre los cuatro bloques fue relativamente equilibrada, lo que permitió asegurar una validación robusta de los modelos y minimizar posibles sesgos asociados a la estructura espacial de los datos (Kass *et al.*, 2021; Muscarella *et al.*, 2014).

Asimismo, se evaluaron distintos valores del multiplicador de regularización ( $\beta = 1, 1.5, 2$  y  $2.5$ ), utilizando únicamente funciones lineales en el algoritmo MaxEnt, con el objetivo de controlar la complejidad del modelo y reducir el riesgo de sobreajuste (Aiello-Lammens *et al.*, 2015; Kass *et al.*, 2021; Muscarella *et al.*, 2014; Shcheglovitova y Anderson, 2013; Wang *et al.*, 2017). Los resultados se categorizaron en cuatro clases de idoneidad: ausencia (0–0,1), baja (0,1–0,25), media (0,25–0,5) y alta (0,5–1).

### Validación y evaluación

El desempeño de los modelos se evaluó mediante el área bajo la curva ROC (AUC) y el índice True Skill Statistic (TSS). Estas métricas son ampliamente utilizadas en estudios de modelado de nicho ecológico para evaluar la capacidad de discriminación y la precisión de clasificación de los

modelos. Adicionalmente, se realizó un análisis de ROC parcial para validar el desempeño predictivo de los modelos utilizando únicamente registros de presencia (Fielding y Bell, 1997).

### **Análisis de vacíos de conservación**

Finalmente, se realizó un análisis de vacíos de conservación para *Selasphorus rufus* en México mediante la superposición de los mapas de idoneidad de la especie con el sistema nacional de Áreas Naturales Protegidas (ANP) federales (CONABIO, 2025) y estatales (CONANP, 2025). Se consideró un umbral del 12 % de representatividad mínima como meta de conservación, siguiendo criterios internacionales (Dietz y Czech, 2005). El análisis se efectuó con ArcGIS 10.8, generando estimaciones de superficie dentro y fuera de las ANP.

## **RESULTADOS**

### **Cambios de cobertura y uso del suelo**

El análisis de cambios en la cobertura y uso del suelo en Norteamérica mostró transformaciones significativas en los periodos 2005–2010, 2010–2015 y 2005–2015 (Cuadro 4). Durante 2005–2010 se observaron incrementos en los bosques de coníferas templados/subpolares (3.1 %), bosques perennes tropicales/subtropicales (4.4 %) y bosques caducifolios tropicales/subtropicales (6.4 %). En contraste, los bosques de coníferas subpolares (taiga) disminuyeron 12 % y los bosques mixtos 6.2 %. Los pastizales aumentaron 2.61 % y las zonas urbanas registraron un crecimiento del 17 %.

En 2010–2015 continuó la pérdida de bosques de coníferas templados/subpolares (–0.65 %) y de coníferas subpolares (–1.24 %), junto con una reducción en humedales (–0.27 %). Por el contrario, los bosques caducifolios tropicales/subtropicales aumentaron 0.52 % y los matorrales 0.62 %, mientras que las zonas urbanas siguieron expandiéndose a un ritmo promedio de 16 324 ha por año.

El balance para 2005–2015 confirma un proceso de deforestación neta. Los bosques de coníferas subpolares perdieron 259 307 ha (–4.52 %) y los bosques mixtos 378 191 ha (–2.13 %). Al mismo tiempo, los pastizales crecieron 0.86 % y las áreas

urbanas se expandieron en 290 897 ha (+5.57 %). Estos cambios reflejan la reducción sostenida de las superficies forestales en la región, particularmente en bosques tropicales y templados, y la presión creciente de la agricultura y los asentamientos humanos.

### **Desempeño de los modelos**

Los modelos de distribución de *Selasphorus rufus* presentaron un alto nivel de desempeño. Los valores de AUC se ubicaron entre 0.72 y 0.78, confirmando la confiabilidad de las predicciones. (Cuadro 5). Estos resultados evidencian que la calibración realizada permitió generar predicciones robustas y consistentes con la biología de la especie.

### **Distribución espacial potencial**

La distribución potencial de *S. rufus* evidenció áreas de alta idoneidad de hábitat principalmente en el noroeste y noreste de México, asociadas a sistemas montañosos de la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM). En el occidente del país destacan zonas como la Sierra de Manantlán, la Sierra de Tapalpa y la Sierra de Cacoma, así como diversos sectores de la Sierra Madre del Sur, que concentran condiciones ambientales favorables para la presencia de la especie (Figura 3).

En términos temporales, la superficie clasificada con alta probabilidad de presencia mostró variaciones significativas a lo largo del periodo de estudio. En 2005 se estimaron 208 787 km<sup>2</sup> de hábitat altamente idóneo; esta superficie se redujo a 160 898 km<sup>2</sup> en 2010, para posteriormente disminuir a 116 601 km<sup>2</sup> en 2015 y a 113 995 km<sup>2</sup> en 2020 (Cuadro 6). Estas fluctuaciones evidencian cambios en la disponibilidad y configuración espacial del hábitat potencial de la especie durante el periodo analizado.

### **Vacíos de conservación**

De acuerdo con los resultados obtenidos, *Selasphorus rufus* ocupa una superficie potencial de 925 709 km<sup>2</sup> en México, distribuida en tres categorías de probabilidad de presencia (baja, media y alta). De esta extensión, únicamente 75 524 km<sup>2</sup> se localizan dentro del sistema de Áreas Naturales Protegidas

Cuadro 4. Dinámica de la cobertura y el uso del suelo en Norteamérica (2005–2015).

Clases	2005		2010		2005-2010		2015		2010-2015		2005-2015	
	Superficie (km <sup>2</sup> )	% superficie total (año)	Superficie (km <sup>2</sup> )	% superficie total (año)	Δ Superficie (km <sup>2</sup> )	% cambio durante el periodo	Superficie (km <sup>2</sup> )	% superficie total (año)	Δ Superficie (km <sup>2</sup> )	% cambio durante el periodo	Superficie (km <sup>2</sup> )	% cambio durante el periodo
BCToS	3 147 050	14.70%	3 662 760	17.10%	515 710	3.1	3 544 929	16.60%	-117 831	-0.65	397 879	0.79
STCF	514 945	2.40%	272 104	1.30%	-242 841	-12	255 638	1.20%	-16 466	-1.24	-259 307	-4.52
BPTS	151 280	0.70%	187 362	0.90%	36 082	4.4	190 814	0.90%	3452	0.37	39 534	1.54
ToSDF	162 180	0.80%	221 655	1.00%	59 475	6.4	227 452	1.10%	5797	0.52	65 272	2.26
SBCTS	1 595 227	7.50%	1 380 322	6.40%	-214 905	-2.9	1 400 084	6.50%	19 762	0.28	-195 143	-0.86
BMX	1 358 158	6.30%	985 309	4.60%	-372 849	-6.2	979 967	4.60%	-5342	-0.11	-378 191	-2.13
ATS	3 540 298	16.50%	3 551 073	16.60%	10 775	0.1	3 662 018	17.10%	110 945	0.62	121 720	0.22
PA	1 654 457	7.70%	1 884 591	8.80%	230 135	2.6	1 883 069	8.80%	-1522	-0.02	228 613	0.86
SD	3 213 656	15.00%	3 231 870	15.10%	18 214	0.1	3 238 683	15.10%	6812	0.04	25 027	0.05
H	711 648	3.30%	999 921	4.70%	288 273	7	986 551	4.60%	-13 371	-0.27	274 903	2.18
AG	2 928 341	13.70%	2 644 105	12.40%	-284 236	-2	2 637 910	12.30%	-6195	-0.05	-290 431	-0.69
ZU	228 657	1.10%	503 231	2.40%	274 574	17.1	519 555	2.40%	16 324	0.64	290 897	5.57
ANH	2 197 314	10.30%	1 878 906	8.80%	-318 408	-3.1	1 876 542	8.80%	-2364	-0.03	-320 772	-1.04
TOTAL	21 403 211	100%	21 403 211	100%			21 403 211	100%				

BCToS : Bosque de conífera templado o subpolar, ; Bosque de coníferas de taiga subpolar, ; Bosque perenne tropical o subtropical, ; Bosque caducifolio tropical o subtropical, ; Bosque caducifolio templado o subpolar, ; Bosque mixto, ; Matorrales, ; Pastizales, ; Suelo desnudo, ; Humedal, ; Agricultura, ; Zonas urbanas, ; Agua, Nieve y hielo.

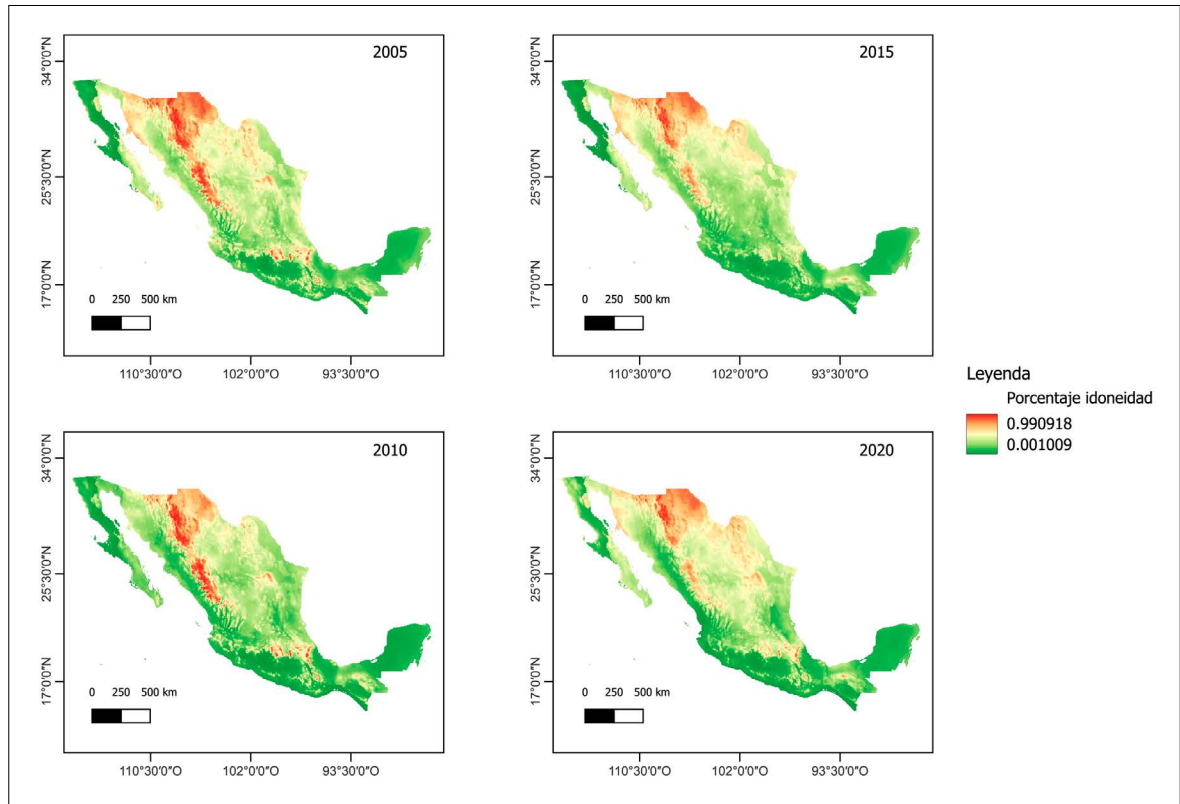


Figura 3. Variación espaciotemporal de la distribución potencial de *Selasphorus rufus* en México (2005–2020).

Cuadro 5. Comparación del desempeño de los modelos de distribución potencial de *Selasphorus rufus* bajo validación aleatoria y validación cruzada espacial por bloques (media ± desviación estándar).

Año	TSS Random	TSS Bloques	AUC Random	AUC Bloques
2005	0.414 ± 0.063	0.380 ± 0.115	0.727 ± 0.024	0.726 ± 0.064
2010	0.502 ± 0.060	0.475 ± 0.060	0.799 ± 0.031	0.781 ± 0.043
2015	0.444 ± 0.047	0.412 ± 0.031	0.773 ± 0.024	0.751 ± 0.016
2020	0.416 ± 0.043	0.417 ± 0.059	0.741 ± 0.021	0.741 ± 0.024

Nota: TSS = True Skill Statistic; AUC = Área bajo la curva ROC. Los valores corresponden a la media ± desviación estándar obtenidos a partir de las particiones de validación.

Cuadro 6. Superficie de hábitat potencial por categoría de idoneidad y año de modelación (km<sup>2</sup>).

Idoneidad	2005		2010		2015		2020	
	Superficie (km <sup>2</sup> )	% del total	Superficie (km <sup>2</sup> )	% del total	Superficie (km <sup>2</sup> )	% del total	Superficie (km <sup>2</sup> )	% del total
Baja	969 364	49	1 307 415	65	1 192 938	60	1 080 139	54
Media	819 304	41	529 143	26	687 916	34	803 322	40
Alta	208 787	10	160 898	8	116 601	6	113 995	6
Total	1 997 456	100	1 997 456	100	1 997 456	100	1 997 456	100

(ANP) de carácter federal y 15 642 km<sup>2</sup> en ANP estatales. En conjunto, ambas categorías abarcan poco más de 91 000 km<sup>2</sup>, lo que equivale a tan solo el 35 % del hábitat potencial de la especie dentro del sistema de ANP del país (98 federales y 306 estatales) (Figura 4).

En las áreas clasificadas con alta probabilidad de presencia (113 994.75 km<sup>2</sup>), el sistema de Áreas Naturales Protegidas resguarda únicamente 16 363.25 km<sup>2</sup>, lo que equivale a aproximadamente el 14.3 % de la superficie con mayor idoneidad ambiental. En consecuencia, más del 80 % del hábitat altamente idóneo permanece fuera de cualquier esquema formal de protección.

De manera similar, en las zonas de probabilidad media solo el 10,6 % del hábitat potencial (85 538.99 km<sup>2</sup>) se encuentra bajo algún régimen de conservación, mientras que cerca del 90 % carece de protección. Estas superficies desprotegidas

se concentran principalmente en los estados de Sinaloa, Durango, Sonora, Chihuahua y Guerrero, lo que evidencia vacíos significativos en la representatividad del sistema nacional de ANP (Cuadro 7).

## DISCUSIÓN

El análisis realizado para Norteamérica en el periodo 2005–2015 muestra transformaciones significativas en la cobertura y uso del suelo, evidenciando un proceso de deforestación neta. Los bosques de coníferas subpolares y los bosques mixtos fueron las coberturas más afectadas, con pérdidas de 259 307 ha (–4.52 %) y 378 191 ha (–2,13 %), respectivamente. Estas tendencias coinciden con lo reportado para ecosistemas boreales y templados en Canadá y Estados Unidos, donde incendios forestales, explotación maderera y brotes de

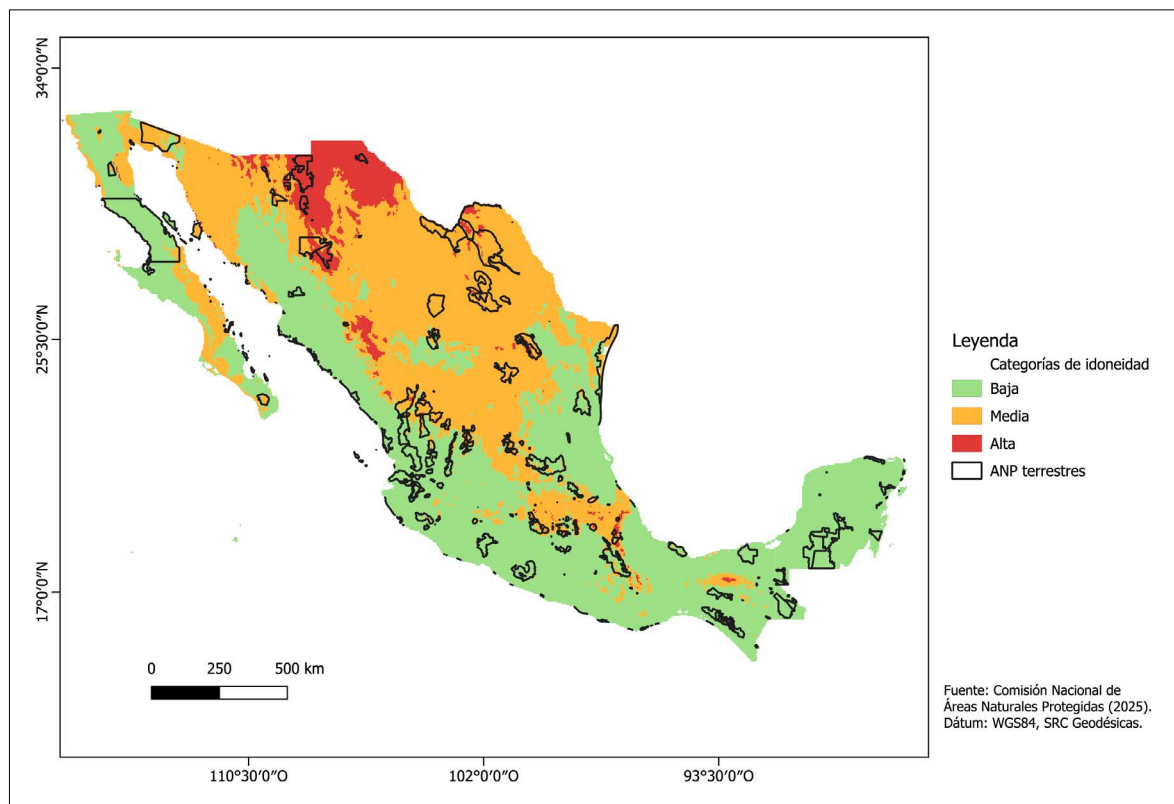


Figura 4. Representatividad del hábitat potencial y vacíos de conservación de *Selasphorus rufus* en el sistema de Áreas Naturales Protegidas de México.

Cuadro 7. Representatividad del hábitat potencial de *Selasphorus rufus* en el sistema nacional de Áreas Naturales Protegidas y vacíos de conservación.

Categoría de probabilidad	Superficie por probabilidad (km <sup>2</sup> )	Superficie en ANP federales (km <sup>2</sup> )	Superficie en ANP estatales (km <sup>2</sup> )	Superficie total en ANP (km <sup>2</sup> )	Superficie total no protegida (km <sup>2</sup> )	% del total no protegido	Representatividad ecológica (%)
Baja	1 080 139.08	114 566.38	28 572.76	143 139.14	936 999.94	87	13
Media	803 321.72	69 892.17	15 646.82	85 538.99	717 782.73	89	11
Alta	113 994.75	15 746.01	617.24	16 363.25	97 631.50	86	14
Total	1 997 455.55	200 204.56	44 836.82	245 041.38	1 752 414.17		

insectos han acelerado la pérdida de cobertura arbórea (Bleiker *et al.*, 2011; Fraser *et al.*, 2005; Kurz *et al.*, 2008).

Por otra parte, se detectaron incrementos en bosques caducifolios tropicales y subtropicales (+2.26 %) y en matorrales (+0.22 %), lo que refleja procesos de regeneración secundaria y transición de tierras agrícolas hacia vegetación natural en ciertas regiones (FAO, 2020; Alejandro-Montiel *et al.*, 2010). Sin embargo, estos procesos no compensan las pérdidas acumuladas de bosques templados y subpolares, que constituyen hábitats críticos para numerosas especies, incluidas las aves migratorias.

En México, las dinámicas observadas refuerzan lo señalado en estudios nacionales: la deforestación se concentra en zonas de piedemonte y áreas de transición entre ecosistemas, donde la agricultura de temporal, la ganadería extensiva y el establecimiento de cultivos comerciales como aguacate y agave ejercen una presión constante sobre los ecosistemas forestales (CONAFOR, 2020; SEMARNAT, 2003). El aumento de zonas urbanas (+5.7 %) confirma también el papel del crecimiento poblacional y la expansión de asentamientos como motores de cambio en el paisaje (Ramankutty *et al.*, 2010).

Los cambios en la cobertura impactan directamente sobre la distribución potencial de *Selasphorus rufus*. Esta especie depende de una red de hábitats que incluyen tanto bosques templados y tropicales como matorrales y vegetación secundaria, que proveen recursos florales durante su migración y en sus

sitios de invernación (Arizmendi y Berlanga, 2014; Healy y Calder, 2006). La pérdida de bosques de coníferas subpolares y bosques mixtos implica una reducción de áreas clave para la reproducción y para la conectividad en las rutas migratorias. La fragmentación observada en las zonas de transición entre estas sierras y las planicies costeras compromete la funcionalidad ecológica del paisaje, al reducir la disponibilidad y conectividad de sitios de escala migratoria (*stopover sites*) indispensables para la especie (Correa-Lima *et al.*, 2019).

El análisis espaciotemporal mostró que la superficie de hábitat de alta probabilidad disminuyó de 208 787 km<sup>2</sup> en 2005 a 113 995 km<sup>2</sup> en 2020. Esta variabilidad sugiere que factores climáticos pueden alterar la disponibilidad de recursos florales y, con ello, las áreas de idoneidad para la especie (Buermann *et al.*, 2011; López-Segoviano *et al.*, 2021). Los resultados deben interpretarse considerando limitaciones del enfoque metodológico, ya que, aunque los modelos de máxima entropía permiten estimar la idoneidad ambiental, su capacidad para representar procesos ecológicos dinámicos es limitada. En especies migratorias como *S. rufus*, la distribución espacial varía temporalmente por la disponibilidad estacional de recursos florales, condiciones climáticas interanuales y movimientos migratorios altitudinales y latitudinales (Prieto-Torres *et al.*, 2021), por lo que futuros estudios podrían integrar información climática de mayor resolución, datos fenológicos y registros de movimientos migratorios para identificar mejor los sitios

de escala migratoria y comprender la dinámica espacial de esta especie en su ruta migratoria.

El alto desempeño de los modelos (AUC entre 0,72 y 0,78) respalda su utilidad como herramienta para evaluar la distribución potencial de especies migratorias, a pesar del sesgo espacial de los datos obtenidos a partir de registros de ciencia ciudadana (Sullivan *et al.*, 2009).

A pesar de las limitaciones, el uso de MaxEnt ha demostrado ser una estrategia adecuada para especies con registros de presencia únicamente, al generar predicciones robustas y consistentes con la biología de la especie (Elith *et al.*, 2011; Phillips *et al.*, 2006). Además, la integración de matrices de transición de cobertura y el análisis de vacíos de conservación fortalecieron el diagnóstico, al combinar la dimensión ambiental con la dinámica antrópica del paisaje.

Uno de los hallazgos más relevantes es que solo el 12,3 % del hábitat idóneo estimado para *Selasphorus rufus* en México se encuentra bajo algún esquema de protección dentro del sistema de Áreas Naturales Protegidas (ANP). En particular, apenas el 14 % del hábitat de probabilidad alta está protegido. Estos resultados reflejan vacíos significativos en la representatividad del sistema de ANP, en concordancia con diagnósticos previos que han señalado la insuficiencia de estas áreas para resguardar la biodiversidad del país (Koleff *et al.*, 2009).

Los vacíos identificados se concentran en estados como Sinaloa, Durango, Sonora, Chihuahua y Guerrero, donde la especie presenta alta probabilidad de ocurrencia, pero carece de protección formal. Este escenario plantea la necesidad de incorporar criterios de conectividad y de conservación de sitios de escala migratoria en la planeación territorial (Balmford, 2002; NABCI, 2022). La inclusión de paisajes productivos bajo esquemas de manejo sustentable y la participación comunitaria son estrategias que pueden complementar los esfuerzos de conservación tradicionales basados únicamente en ANP.

Los resultados adquieren mayor relevancia si se consideran los escenarios de cambio climático. Diversos estudios han mostrado que las aves migratorias enfrentan riesgos por los desajustes entre la fenología floral y su ciclo migratorio, lo que podría

reducir la disponibilidad de recursos en las áreas de escala (Gillespie *et al.*, 2020; Rosenberg *et al.*, 2019). En este sentido, contar con diagnósticos actualizados de la distribución potencial y de los vacíos de conservación resulta esencial para diseñar estrategias de adaptación y manejo.

La integración de modelos climáticos futuros permitiría anticipar posibles desplazamientos de las áreas de idoneidad hacia latitudes o altitudes distintas, lo que subraya la necesidad de sistemas de conservación flexibles y adaptativos.

El enfoque aplicado en este trabajo, que combina modelación de nicho ecológico, análisis de cambios de cobertura y evaluación de vacíos de conservación, ofrece un marco metodológico replicable para otras especies migratorias. La posibilidad de integrar bases de datos de ciencia ciudadana (GBIF) con herramientas de modelación espacial (MaxEnt, ENMeval, Wallace) y Sistemas de Información Geográfica (SIG) refuerza la capacidad de generar diagnósticos útiles para la gestión territorial.

No obstante, es importante considerar que la resolución de los insumos (píxeles de 250 m en los mapas de cobertura) puede limitar la precisión en escalas locales (Fry *et al.*, 2011). Futuras investigaciones deberían incorporar imágenes de mayor resolución (por ej., Sentinel-2 o Landsat), así como variables fenológicas derivadas de sensores remotos, para capturar con mayor detalle la dinámica de los ecosistemas.

## CONCLUSIONES

El presente estudio confirma la utilidad de los Modelos de Distribución de Especies (SDM) como herramientas para evaluar el estado de conservación de especies migratorias. La aplicación del algoritmo MaxEnt, junto con un análisis espacial de cambios de cobertura y uso del suelo y de vacíos de conservación, permitió identificar con precisión áreas clave de hábitat para *Selasphorus rufus* en Norteamérica, con especial énfasis en las zonas de invernación del occidente de México. Los valores de desempeño alcanzados evidencian la robustez del modelo, reforzando su aplicabilidad para estudios de biogeografía y planificación territorial.

Los resultados de este trabajo documentan un proceso sostenido de transformación del paisaje en Norteamérica entre 2005 y 2015. La pérdida de bosques de coníferas subpolares (-4.52 %) y bosques mixtos (-2.13 %) se suma a la expansión de pastizales (+0.86 %) y al incremento de zonas urbanas (+5.57 %), confirmando la presión creciente de las actividades agropecuarias y las zonas urbanas sobre los ecosistemas forestales. Estas dinámicas no son aisladas, sino que responden a tendencias globales de deforestación y conversión de uso del suelo, con consecuencias directas sobre la conectividad ecológica y la disponibilidad de hábitats adecuados para las aves migratorias.

En el caso específico de *S. rufus*, la distribución espacial potencial mostró núcleos de idoneidad alta en los sistemas montañosos de la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM). En el occidente del país destacan zonas como la Sierra de Manantlán, la Sierra de Tapalpa y la Sierra de Cacoma, así como diversos sectores de la Sierra Madre del Sur. Sin embargo, se constató una fragmentación progresiva en diferentes pisos altitudinales, particularmente en paisajes de piedemonte, debido a la expansión de la frontera agrícola y al crecimiento urbano. Esta fragmentación reduce la disponibilidad de sitios de escala migratoria y pone en riesgo la migración de la especie.

El análisis de vacíos de conservación reveló un déficit crítico en la representatividad del sistema nacional de Áreas Naturales Protegidas (ANP). De los 1 997 455.55 km<sup>2</sup> de hábitat potencial estimados para *Selasphorus rufus* en México, solo 245 041.38 km<sup>2</sup> (12.3 %) se encuentran bajo algún esquema de protección. La situación es más preocupante en las áreas de alta probabilidad de presencia, donde apenas el 14 % está protegido, mientras que en las de probabilidad media la proporción se reduce al 11 %. Esto significa que más del 80 % del hábitat idóneo permanece desprotegido, con vacíos concentrados en estados como Sinaloa, Durango, Sonora, Chihuahua y Guerrero.

Desde una perspectiva metodológica, este estudio aporta un marco integrador que combina modelación de nicho ecológico, análisis de transición de cobertura y evaluación de vacíos de conservación. La articulación de estas técnicas genera

un diagnóstico más completo que los obtenidos mediante enfoques aislados. No obstante, se reconocen limitaciones derivadas de la resolución espacial de los insumos y del sesgo en los registros de ocurrencia, lo que plantea la necesidad de futuros estudios con imágenes satelitales de mayor resolución (Sentinel, Landsat) y con variables fenológicas asociadas a la disponibilidad de recursos florales.

De igual forma, las implicaciones del cambio climático añaden un nivel adicional de incertidumbre. La alteración de los patrones de temperatura y precipitación puede modificar tanto la distribución de las plantas nectaríferas como la sincronía entre la fenología floral y los ciclos migratorios de *S. rufus*. Por ello, la integración de escenarios climáticos en la modelación constituye una línea de investigación prioritaria, que permitiría anticipar desplazamientos de hábitat hacia latitudes o altitudes distintas.

En términos de conservación, los hallazgos resaltan la necesidad de replantear las políticas públicas más allá de la creación de ANP, incorporando estrategias complementarias como el establecimiento de corredores biológicos, la implementación de prácticas agroecológicas, el fortalecimiento de esquemas de conservación comunitaria y la cooperación transfronteriza para garantizar la conectividad continental. La conservación de *S. rufus* y de otras especies migratorias depende de la integración de múltiples escalas —local, regional y continental— y de la coordinación entre países que comparten rutas migratorias.

En síntesis, este estudio demuestra que la persistencia de *S. rufus* está estrechamente vinculada con la salud de los ecosistemas forestales y con la efectividad de las políticas de conservación en México y Norteamérica. Garantizar su supervivencia requiere un enfoque integral que combine ciencia, política pública y participación social, de manera que se logre un equilibrio entre la conservación de la biodiversidad, la conectividad ecológica y las necesidades de desarrollo de las comunidades humanas.

## REFERENCIAS

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B. y Anderson, R. P. (2015). spThin: An R pac-

- kage for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alejandro-Montiel, C., Galmiche-Tejeda, A., Domínguez-Domínguez, M. y Rincón-Ramírez, A. (2010). Cambios en la cubierta forestal del área ecoturística de la reserva ecológica de Agua Selva, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(3), 605–617.
- Arizmendi, M. C. y Ornelas, J. F. (1990). Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica*, 22(2), 172–180. <https://doi.org/10.2307/2388410>
- Arizmendi, M. del C. y Berlanga, H. (2014). Colibríes de México y Norteamérica = Hummingbirds of Mexico and North America. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). <https://doi.org/10.5962/bhl.title.112129>
- Balmford, A. (2002). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 297(5583), 958–959. <https://doi.org/10.1126/science.1075635>
- BirdLife International. (2021). *Selasphorus rufus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T22688108A175530563. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22688108A175530563.en>
- Bleiker, K. P., Carroll, A. L. y Smith, G. D. (2011). Mountain pine beetle range expansion: Assessing the threat to Canada's boreal forest by evaluating the endemic niche (Final report ver. 1.1). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service.
- Buermann, W., Graham, C. H., Hijmans, R. J., Cameron, S. E. y Moritz, C. (2011). Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1524–1535. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02515.x>
- Calder, W. A. (1993). Rufous Hummingbird (*Selasphorus rufus*). En A. Poole y F. Gill (Eds.), *The Birds of North America Online* (No. 53). Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bna.53>
- Cantú, C., Sánchez-Cordero, V., Medellín, R. A. y Lira-Torres, I. (2013). *Conservación de mamíferos en México. Vacíos y prioridades en el siglo XXI*. INECC–CONABIO.
- Chávez-González, E., López-Arévalo, H. y Ramírez-Barahona, S. (2020). Climatic niche shifts in hummingbirds: A comparative phylogenetic approach. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7), 1153–1165. <https://doi.org/10.1111/geb.13096>
- Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA). (2022). Atlas ambiental de América del Norte: Fronteras políticas (ed. 3.0). Datos geoespaciales vectoriales, escala 1:10,000,000. <https://www.cca.org/es/atlas-ambiental-de-america-del-norte/fronteras-politicas-2021/>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2025, 22 de abril). *Áreas naturales protegidas federales de México, abril 2025* (Conjunto de datos geoespaciales). Gobierno de México. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). (2020). Estimación de la tasa de deforestación bruta en México para el periodo 2001-2018 mediante el método de muestreo. Comisión Nacional Forestal <https://www.gob.mx/conafor/documentos/estimacion-de-la-tasa-de-deforestacion-bruta-en-mexico-para-el-periodo-2001-2018-mediante-el-metodo-de-muestreo>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2025). *Áreas naturales protegidas estatales, municipales, ejidales, comunitarias y privadas de México 2025* (Ed. 1) (Conjunto de datos geoespaciales). <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Contreras-Martínez, S., Arizmendi, M. C. y Berlanga, H. (2015). Migratory hummingbirds in western Mexico: Population trends and conservation needs. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 861–874. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.015>
- Correa-Lima, A., Francisco, M. y Vizentin-Bugoni, J. (2019). Nectar resources and stopover ecology of hummingbirds. *Ornitología Neotropical*, 30, 89–105.
- Danielson, J. J. y Gesch, D. B. (2011). Global multi-resolution terrain elevation data 2010 (GMTED2010). US Geological Survey Open-File Report 2011-1073. <https://doi.org/10.3133/ofr20111073>
- Davidson, C. W., Rahbek, C. y Morueta-Holme, N. (2021). Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence of the greatest threat to nature. *Global Change Biology*, 27(21), 5414–5429. <https://doi.org/10.1111/gcb.15846>
- Dietz, R. W. y Czech, B. (2005). Conservation deficits for the continental United States: An ecosystem gap analysis. *Conservation Biology*, 19(5), 1478–1487. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00224.x>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Elith, J. y Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. y Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*,

- 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (1996). *Forest Resources Assessment 1990: Survey of tropical forest cover and study of change processes*. Forestry Paper No. 130. FAO.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2010). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010*. FAO <https://www.fao.org/3/i1757s/i1757s.pdf>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2015). *Global Forest Resources Assessment 2015*. FAO <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/29b8ae23-99f9-4a05-b796-9a35d02af29d/content>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2018). *El estado de los bosques del mundo 2018: Las vías forestales hacia el desarrollo sostenible*. FAO. <https://doi.org/10.18356/419ad9c6-es>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. FAO. <https://doi.org/10.4060/ca9825en>
- Fielding, A. H. y Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Fraser, R. H., Abuelgasim, A. y Latifovic, R. (2005). A method for detecting large-scale forest cover change using coarse spatial resolution imagery. *Remote Sensing of Environment*, 95(4), 414–427. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.12.014>
- Fry, J. A., Xian, G., Jin, S., Dewitz, J. A., Homer, C. G., Yang, L., Barnes, C. A., Herold, N. D. y Wickham, J. D. (2011). Completion of the 2006 National Land Cover Database for the conterminous United States. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 77(9), 858–864.
- GBIF.org. (2026a, 2 de marzo). GBIF occurrence download. Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/dl.36bjm9>
- GBIF.org. (2026b, 2 de marzo). GBIF occurrence download. Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/dl.ewv9qd>
- GBIF.org. (2026c, 2 de marzo). GBIF occurrence download. Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/dl.vvswd6>
- GBIF.org. (2026d, 2 de marzo). GBIF occurrence download. Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/dl.75dac9>
- Gillespie, C. R., Contreras-Martínez, S., Bishop, C. A. y Alexander, J. D. (2020). *State of the Rufous Hummingbird Science and Conservation*. U.S. Forest Service, Universidad de Guadalajara, Western Hummingbird Partnership.
- Guisan, A. y Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3), 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Healy, S. y Calder, W. A. (2006). Rufous Hummingbird (*Selasphorus rufus*). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie y E. de Juana (Eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions.
- Kass, J. M., Muscarella, R., Galante, P. J., Bohl, C. L., Pinilla-Buitrago, G. E., Boria, R. A., Soley-Guardia, M. y Anderson, R. P. (2018). Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 1151–1156. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>
- Kass, J. M., Vilela, B., Aiello-Lammens, M. E., Muscarella, R., Merow, C. y Anderson, R. P. (2021). Wallace (Version 1.1.0) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=wallace>
- Kurz, W. A., Stinson, G., Rampley, G. J., Dymond, C. C. y Neilson, E. T. (2008). Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(5), 1551–1555. <https://doi.org/10.1073/pnas.0708133105>
- Lambin, E. F. y Geist, H. J. (Eds.). (2006). *Land-Use and Land-Cover Change: Local Processes and Global Impacts*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/3-540-32202-7>
- Lambin, E. F., Turner, B. L., Geist, H. J., Agbola, S. B., Angelsen, A., Bruce, J. W. y Xu, J. (2001). The causes of land-use and land-cover change: Moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11(4), 261–269. [https://doi.org/10.1016/S0959-3780\(01\)00007-3](https://doi.org/10.1016/S0959-3780(01)00007-3)
- Lopez-Segoviano, G., Arenas-Navarro, M., Villa-Galaviz, E., Diaz-Infante, S. y del Coro Arizmendi, M. (2021). Hummingbird-plant interactions along an altitudinal gradient in northwestern Mexico. *Acta Oecologica*, 112, 103762. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103762>
- Koleff, P., Tambutti, M., March, I. J., Esquivel, R., Cantú, C., Lira-Noriega, A. et al. (2009). Identificación de prioridades y análisis de vacíos y omisiones en la conservación de la biodiversidad de México (volumen II: Estado de conservación y tendencias de cambio) (pp. 651-718). En *Capital Natural de México*. CONABIO.

- Merow, C., Smith, M. J. y Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M. y Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Myers, B. M., Rankin, D. T., Burns, K. J. y Clark, C. J. (2019). Behavioral and morphological evidence of an Allen's × Rufous hummingbird (*Selasphorus sasin* × *S. rufus*) hybrid zone in southern Oregon and northern California. *The Auk: Ornithological Advances*, 136(4), ukz049. <https://doi.org/10.1093/auk/ukz049>
- NABCI. (2022). *Plan de conservación de aves terrestres de América del Norte 2021–2030*. North American Bird Conservation Initiative.
- Oliver, T. H. y Morecroft, M. D. (2014). Interactions between climate change and land use change on biodiversity: Attribution problems, risks, and opportunities. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 5(3), 317–335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Osorio, L. P., Mas, J.-F., Guerra, F. y Maass, M. (2015). Análisis y modelación de los procesos de deforestación: un caso de estudio en la cuenca del río Coyuquilla, Guerrero, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, (88), 60-74. <https://doi.org/10.14350/ig.43853>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Prieto-Torres, D. A., Nuñez-Rosas, L. E., Remolina-Figueroa, D. y del Coro, A. (2021). Most Mexican hummingbirds lose under climate and land-use change: Long-term conservation implications. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(3), 265–276. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.001>
- Ramankutty, N., Heller, E. y Rhemtulla, J. (2010). Prevailing myths about agricultural abandonment and forest regrowth in the United States. *Annals of the Association of American Geographers*, 100(3), 502–512. <https://doi.org/10.1080/00045601003788876>
- Reidsma, P., Tekelenburg, T., van den Berg, M. y Alkemade, R. (2006). Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114(1), 86–102. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.026>
- Roberts, D. R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M. S., Elith, J., Guillera-Aroita, G., Hauenstein, S., Lahoz-Monfort, J. J., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D. I., Wintle, B. A., Hartig, F. y Dormann, C. F. (2017). Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography*, 40(8), 913–929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M. y Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>
- Sauer, J. R., Hines, J. E., Fallon, J. E., Pardieck, K. L., Ziolkowski, D. J. y Link, W. A. (2008). *The North American Breeding Bird Survey, results and analysis 1966–2007*. USGS Patuxent Wildlife Research Center.
- Schuchmann, K. L. (1999). Family Trochilidae (Hummingbirds). En J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World* (vol. 5) (pp. 468–680). Lynx Edicions.
- SEMARNAT. (2003). *Informe de la situación del medio ambiente en México 2002*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Sullivan, B. L., Wood, C. L., Iliff, M. J., Bonney, R. E., Fink, D. y Kelling, S. (2009). eBird: A citizen-based bird observation network in biological sciences. *Biological Conservation*, 142(10), 2282–2292. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.006>
- Velázquez, A., Torres, A., Bocco, G. y Luna-González, L. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica*, 62, 21–37.
- Wang, R. L., Li, Q., Feng, C. H. y Shi, Z. P. (2017). Predicting potential ecological distribution of *Locusta migratoria tibetensis* in China using MaxEnt ecological niche modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 37(24), 8556–8566. (Em chino con resumen en inglés). <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>