



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Sistemática y Biodiversidad

**Causas de los patrones de endemismo en colibríes del
Nuevo Mundo (Trochilidae): importancia de la historia,
ambiente y espacio.**

Tesis para optar al grado de Doctor en Sistemática y Biodiversidad

REINALDO JAVIER RIVERA JARA

CONCEPCIÓN-CHILE

2019

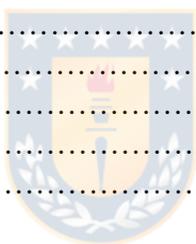
Profesor Guía: Cristián E. Hernández Ulloa¹.

Profesor Co-Guía: Dra. María Grazia Pennino².

1. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Zoología, Universidad de Concepción.
2. Instituto Español de Oceanografía, Centro Oceanográfico de Vigo, España.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE FIGURAS TABLAS.....	ii
ÍNDICE DE TABLAS.....	iv
ÍNDICE DE ANEXOS.....	vi
AGRADECIMIENTOS.....	viii
RESUMEN GENERAL.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	4
CAPÍTULO 1.....	12
RESUMEN CAPÍTULO 1.....	12
INTRODUCCIÓN.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
RESULTADOS.....	36
DISCUSIÓN.....	51
CAPÍTULO 2.....	60
RESUMEN CAPÍTULO 2.....	60
INTRODUCCIÓN.....	62
MATERIALES Y MÉTODOS.....	70
RESULTADOS.....	81
DISCUSIÓN.....	93
CONCLUSIÓN GENERAL.....	102
BIBLIOGRAFÍA.....	104
ANEXOS.....	122



ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1	Variación latitudinal de la riqueza específica de Trochilidos a resolución de 1°.36
Fig. 2	Mapas de riqueza específica y cluster espaciales. a) Riqueza específica, b) Diversidad Beta, c) Hots y Coldspot de riqueza y d) Cluster locales de riqueza (Anselin I de Moran).39
Fig. 3	a) Predicción geográfica de la riqueza de Trochilidos mediante modelo SAR a resolución de 1°, b) Distribución de residuales de modelo SAR.41
Fig. 4	Mapa de riqueza específica predicha por modelo iCAR a resolución 1°, a) riqueza predicha, y b) efecto espacial.44
Fig. 5	a) Variación geográfica de la historia única de Trochilidos, b) Tendencia latitudinal de la historia única en función de la latitud, c) relación de la riqueza de especies explicada por la historia única.47
Fig. 6	a) Variación geográfica de la historia compartida de Trochilidos, b) Tendencia latitudinal de la historia compartida en función de la latitud, c) relación de la riqueza de especies explicada por la historia compartida.47
Fig. 7	Diagrama de vías y coeficientes para la riqueza de especies (resolución 1°), considerando efectos directos e indirectos de las variables ambientales, espaciales e históricos (historia única e historia compartida $X^2_{(10)}=6.771$; RMSEA=0.168 [0.164 - 0.173]. Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada vía. Líneas continuas indican relaciones significativas ($p<0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p>0.05$).50
Fig. 8	Diagrama de flujo para el Análisis Bayesiano de Endemismo (BAE).74
Fig. 9	Modelos de endemismo usados para estimar el largo de rama total del árbol que representa el modelo “verdadero” (Q01 raíz 1) señalado por la línea continua roja. Para cada modelo se indica el valor medio del largo de rama de la muestra Bayesiana y el intervalo del 95 % de la densidad de probabilidad mayor (HPD por su sigla en inglés). a) resolución 1°, b) resolución 2°, c) resolución 3°, d) resolución 4°, e) resolución 5°.83
Fig. 10	Mapas de endemismo de Trochilidae inferido por el BAE. a) resolución 1°, b) resolución 2°, c) resolución 3°, d) resolución 4°, e) resolución 5°, f) Sobreposición de áreas de endemismo. Color rojo indica máxima sobreposición de áreas de endemismo, color azul indica mínima sobreposición.88
Fig. 11	Áreas de endemismo inferidas a través del método Endemismo ponderado corregido (CWE).89

- Fig. 12 Áreas de endemismo inferidas a través de Interpolación Geográfica de Endemismo (GIE), basado en la interpolación espacial del Kernel.90
- Fig. 13 Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 1°). Se indican las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (historia, ambiente, topografía y componente espacial). a) historia única, $X^2(5) = 0.160$; RMSEA= 0.126.92



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Hipótesis macroecológicas evaluadas para explicar la riqueza de Trochilidae en el nuevo mundo, predictores ambientales asociados y referencia bibliográfica17
Tabla 2	Resumen de los porcentajes de varianza explicada (pseudo-R ²) de las hipótesis ecológicas evaluadas a través de SAR y seleccionadas por $\Delta AICc$, considerando distintas resoluciones espaciales.40
Tabla 3	Comparación de las hipótesis macroecológicas por categorías de rangos geográficos.43
Tabla 4	Proporción de varianza explicada por modelo ambiental para distintos rangos geográficos (1° a 4° cuartil). En negrita valores superiores al 50% de variación explicada por modelo SAR.43
Tabla 5	Resumen de hipótesis seleccionadas para explicar el patrón de riqueza específica, en base a modelos iCAR bayesiano.44
Tabla 6	Resultados de Meta-análisis para evaluar la homogeneidad de las pendientes de la relación riqueza específica -variables ambientales y/o topográficas, considerando cinco escenarios de resolución espacial.46
Tabla 7	Modelos de generales aditivos GAM + RAC, para modelar la relación entre riqueza específica de Trochilidos y predictores históricos (historia única y compartida).48
Tabla 8	Modelos de endemismo generados a partir de las combinatorias de los modelos de cambio (n=3: Q10 + Q01, Q10, y Q01), uso de frecuencia de ocurrencia (n=3: $Pi0 = Pi1$, $Pi0 \neq Pi1$, y sin uso de frecuencia) y tipo de grupo externo (n=2: raíz a un estado ausente “0” o presente “1”).72
Tabla 9	Modelos de endemismo seleccionados de acuerdo al criterio de información de Akaike, se indica modelo seleccionando por resolución espacial.81
Tabla 10	Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 1°.84
Tabla 11	Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 2°.85
Tabla 12	Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 3°.85
Tabla 13	Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 4°.86
Tabla 14	Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 5°.86

Tabla 15 Hipótesis ambientales para explicar el patrón de riqueza de especies91
endémicas a través de método SAR (resolución 1°). En negrita
modelo con mejor ajuste y mayor R².



ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo		
I	Listado exhaustivo de variables ambientales y topográficas, se indica base de datos y autor.123
II	Selección de variables ambientales y/o topográficas mediante factor de inflación de varianza (VIF) utilizada en modelos de análisis de vías.124
III	a) Correlogramas I de Moran para la riqueza específica a distintas resoluciones (1 a 5°), b) Valores observados I de Moran y valores de p.125
IV	Estadístico I de Moran (bajo aleatorización) para la evaluación de autocorrelación espacial de los residuales de regresión (OLS) entre la riqueza de especies y diferentes predictores ambientales.126
V	Listado de especie presentes en la filogenia.127
VI	Relación entre la distancia raíz-tips y el número de nodos.128
VII	Análisis de componentes principales para evaluación de hipótesis ecológicas para descripción del patrón de riqueza de especies.129
VIII	Test de Normalidad multivariada basado en Kurtosis para matriz de datos patrón de riqueza de Trochilidos.130
IX	Variación de la riqueza de especies en función de la latitud a distinta resolución espacial.131
X	Distribución del tamaño de rango geográfico de las especies de la familia Trochilidae. a) Histograma de frecuencias de la distribución de valores de tamaño de rango geográfico. b) Variación geografía promedio de los tamaños de los rangos geográficos.132
XI	a) Riqueza de especies (diversidad α) por banda latitudinal de un grado, b) Diversidad β por banda latitudinal de un grado.133
XII	Relación entre la diversidad Beta y diversidad Alpha. El modelo de regresión fue corregido por el efecto de la latitud.134
XIII	Mapas de riqueza específica predicha, cluster espaciales (Hotspot) de riqueza específica y cluster locales de puntos calientes, fríos y valores atípicos (I Anselin local de Moran).135
XIV	Resumen hipótesis para evaluar el patrón de riqueza de Trochilidae. Se indica resolución espacial y método de análisis (OLS, GLM y SAR). En letras negras modelo seleccionado por el AICc.138
XV	Predicción geográfica de modelos de regresión de, a) riqueza predicha, y b) residuales de regresión.143
XVI	Análisis de regresión para riquezas de especies por rangos de distribución (1er, 2°, 3° y 4° cuartil). Valores en negrita indican modelos seleccionados a través de AICc.157
XVII	Variación geográfica de los tamaños de los rangos geográficos medidos como cuartiles: a) Primer cuartil, rango pequeño, b) 2° rango pequeño a mediano, c) 3° rango mediano a grande y d) 4° tamaño grande.158

XVIII	Resumen de los efectos fijos de la distribución posterior para los mejores modelos iCAR para las cinco resoluciones estudiadas. Se indica media, desviación estándar e intervalos de credibilidad al 95%, intervalo central contiene el 95% de la probabilidad en la distribución posterior ($Q_{0.0025}$ - $Q_{0.975}$).159
XIX	Representación geográfica de la historia única (a), e historia compartida (b) de Trochilidos para resoluciones de 2 a 5°.160
XX	Análisis de componentes principales, para variables utilizadas en análisis BAE (PCA 1).163
XXI	Test de Normalidad multivariada basado en Kurtosis para matriz de datos Análisis Bayesiano de Endemismo.164
XXII	Siglas utilizadas en las simulaciones escenarios de endemismo.165
XXIII	Modelos de regresión espacial (SAR) para evaluar patrón de riqueza de especies endémicas (BAE) a resoluciones de 2, 3, 4 y 5°. En letras negras y cursiva modelo seleccionado en base a AICc.166
XXIV	Análisis de vías para evaluación de relaciones directas e indirectas de factores ambientales, espaciales e históricos (Estabilidad climática) sobre la riqueza de especies endémicas.168



AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mi familia por su constante apoyo en todos los proyectos que me propuesto y que siempre han estado a mi lado. Agradezco muy especialmente a Carol Muñoz, compañera de muchos años que siempre me ha motivado en seguir adelante.

Agradezco de manera especial a mi tutor el profesor Dr. Cristián E. Hernández, quien aceptó el desafío de acogerme como su alumno hace ya varios años y que tuvo la paciencia de guiarme y brindar su apoyo constante durante la realización de esta tesis. Así mismo extendiendo mis agradecimientos al grupo de laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática, quienes de alguna u otra manera me han apoyado a desarrollar esta tesis (Don Erwin, Garen, Oscar, Jorge, Nicolás y Sandra). A profesor Dr. Enrique Rodríguez por motivarme y apoyarme durante mi doctorado.

Mis agradecimientos a beca para doctorado Nacional CONICYT 21160866, así como también a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por el apoyo en cursos y pasantías.



Un agradecimiento especial a Matilde Mella, secretaria del Departamento de Zoología quien siempre ha estado a disposición para brindar su valiosa ayuda.

No puedo dejar de agradecer a mi amiga y profesora la Dra. María Grazia Pennino (Instituto Español de Oceanografía) quien me ayudó y motivó a terminar este gran desafío, así como por su preocupación y dedicación durante mi pasantía en España.

A mis conocidos y amigos del programa de doctorado en Sistemática y Biodiversidad con quienes de una u otra forma hemos compartido durante estos años, especialmente a Katy, Javier y Alex.

A todos muchísimas gracias.

RESUMEN GENERAL

Uno de los patrones más conspicuo de la biodiversidad es el gradiente latitudinal de diversidad, patrón que consiste en el incremento de la diversidad de especies hacia los trópicos y una disminución hacia los polos, siendo uno de los más generales y estudiados en ecología y biogeografía. Existen numerosas hipótesis que tratan de explicar la singularidad de este patrón y que se pueden agrupar en dos grandes familias, el determinismo climático y mecanismos evolutivos. No obstante, a la fecha no existe un consenso respecto a cuál es el principal mecanismo estructurador de la riqueza. Por otro lado, otro interesante fenómeno de la biodiversidad es la ocurrencia de especies endémicas y la distribución espacial de las áreas de endemismo, dado sus implicancias en biogeografía, así como en biología de la conservación, que al igual que en el caso de la riqueza de especies, las causas que lo originan y mantienen son aun inciertas.

Por lo anterior y para aportar evidencias empíricas al gradiente latitudinal de especies y los patrones de endemismo, es que esta tesis doctoral se estructuró en dos capítulos aplicando un enfoque integrador considerando explícitamente tres explicaciones generales fundamentales: ambiente, historia y espacio. El primer capítulo se denominó “Patrones y procesos que modulan el patrón de riqueza de Trochilidos en el Nuevo Mundo”, donde se evalúa la importancia relativa de estos tres componentes, que históricamente han sido considerados de manera independiente en la literatura. Por ello, el objetivo central fue evaluar qué factores (ambiente/historia/espacio) es o son los moduladores de la riqueza Trochilidos. Dado que en patrones de diversidad a gran escala geográfica la componente histórica debería ser más relevante, la hipótesis planteada en este capítulo indica que “el conservatismo histórico de nicho ecológico genera una agrupación significativa de especies, con un efecto histórico por sobre los componentes ambientales (e.g. temperatura, precipitación) y espaciales (e.g. autocorrelación)”. Las predicciones derivadas de esta hipótesis señalan que la agregación regional de especies se correlacionaría positivamente con el componente histórico, y que componentes ambientales y espaciales tendrían menor importancia como mecanismo de agregación de especies. Para evaluar esta hipótesis se generaron modelos espacialmente explícitos para predecir y explicar los patrones de riqueza, en

base a múltiples predictores, y bajo un enfoque multiescala, evaluando vías directas e indirectas de los factores causales de la riqueza de especies.

Los resultados indican que la riqueza de Trochilidos sigue un patrón latitudinal significativo, con mayor riqueza observada y predicha en regiones tropicales de los Andes y Amazonía. La hipótesis macroecológica de productividad fue la mejor soportada, sin embargo, para especies de rangos restringidos la hipótesis de heterogeneidad de hábitat fue la más plausible. Los análisis Bayesianos y de regresión espacial reconocen un fuerte efecto espacial en la distribución de la riqueza, lo que revelaría la presencia de procesos ecológicos (e.g. competencia). Respecto al efecto histórico, existe un marcado gradiente latitudinal de las historias únicas, con mayores valores en los Andes tropicales, indicando que las especies han evolucionado de manera independiente, generándose una alta co-ocurrencia de especies, acompañada de un bajo recambio espacial. Sin embargo, de acuerdo con la integración de los tres componentes, el efecto conjunto del componente espacial en primer lugar, la productividad en segundo e historia única en tercer orden de importancia modularían los patrones actuales de riqueza. Nuestros resultados permiten sustentar la hipótesis de que la agregación regional de especies se relacionó positivamente con el componente histórico (historia única), entregando evidencias respecto a que el conservatismo de nicho ecológico sería un mecanismo histórico importante para explicar la variación regional de riqueza de Trochilidos. Sin embargo, el conservatismo del nicho constituiría un mecanismo histórico complementario a explicaciones de tipo ecológicas, dado que componentes idiosincráticos del ambiente como la productividad y el efecto del espacio (autocorrelación) también constituyen estructuradores del patrón geográfico de la riqueza de Trochilidos.

El segundo capítulo denominado “Patrón geográfico y causas que originan y mantienen el endemismo en Trochilidos”, trata de responder la pregunta ¿qué factor ambiental, histórico-climático y/o espacial, estructura los patrones de riqueza de endemismo? Dado que la formación de ambientes variables topográficamente ha favorecido los procesos de especiación, la hipótesis de este capítulo señala que la distribución actual de los patrones de endemismo se encontraría estructurada geográficamente en zonas climáticamente estables y variables topográficamente, existiendo una relación positiva con paisajes heterogéneos. Las predicciones derivadas indican

que el patrón de endemismo se relacionaría positivamente con la variabilidad geográfica y climática, lo que otorgaría argumentos a favor de hipótesis de heterogeneidad de hábitat y variabilidad climática, y que componentes relacionados con la productividad y energía tienen una menor importancia como mecanismo de la agregación de especies endémicas. Para evaluar la hipótesis se determinaron las áreas de endemismo para aves de la familia de Trochilidae utilizando nuevas mejoras en métodos Bayesianos previos para la determinación de áreas de endemismo, al cual se denominó “Análisis Bayesiano de Endemismo” (BAE por sus siglas en inglés). Luego, mediante regresiones espaciales se evaluaron distintas hipótesis ambientales e histórico-climáticas, integrando mediante análisis de vías los efectos directos e indirectos de todos los factores sobre el patrón de endemismo.

Los resultados indicaron que el método BAE detecta un mayor número de endemismo que métodos no probabilísticos, pero geográficamente explícitos. Adicionalmente, los modelos BAE más probables de endemismo a baja resolución (1°) indicarían que, los procesos de dispersión son los más probables. Sin embargo, a mayores resoluciones (2 a 5°), los procesos de extinción o especiación serían igualmente plausibles. Desde una perspectiva ecológica, el patrón de endemismo se encuentra vinculado a paisajes altamente heterogéneos, siendo estos ambientes promotores de la acumulación de especies endémicas. Desde un punto de vista histórico-climático, la estabilidad es un potente predictor y estructurador del endemismo, el cual en conjunto con factores ambientales como energía y productividad constituyen mecanismos contemporáneos que explicarían la mantención de endemismo en el reciente.

Palabras clave: Gradiente latitudinal de especies, relación riqueza-ambiente, conservatismo de nicho, endemismo, Análisis Bayesiano, autocorrelación espacial, escala.

INTRODUCCION GENERAL

Patrón Biogeográfico de riqueza de especies

Uno de los patrones más conspicuo de la biodiversidad es el gradiente latitudinal de diversidad (en adelante GLD). Este patrón consiste en el incremento de diversidad de especies hacia los trópicos (Willing et al. 2003), siendo uno de los más generales y estudiados en ecología y biogeografía (Hawkins 2001; Willing et al. 2003; Brown 2014). Es por ello que existe un importante número de hipótesis (c.a. 32 hipótesis) que tratan de explicar la singularidad de este patrón (Willing et al. 2003, Brown 2014; Lomolino et al. 2010), las cuales están agrupadas en dos grandes familias: las de determinismo climático y las que asocian mecanismos evolutivos (Currie 1991; Stephens & Wiens 2003; Stevens 2006; Mittelbach et al. 2007; Morales-Castilla & García-Valdez 2014).

A pesar de que este patrón es consistente para diferentes tipos de hábitat y grupos taxonómicos (Hillebrand 2004), este no es universal, existiendo numerosos ejemplos que lo contradicen (Kindlmann et al. 2007; Rivadeneira et al. 2011; Morales-Castilla & García-Valdés 2014; Brown 2014). No obstante, el GLD sigue siendo un patrón interesante, con estudios basados en hipótesis ecológicas (e.g. Rabeck et al. 2007; Francis & Currie 2003) y evolutivas (Ricklefs 2006; Kozak & Wiens 2010). Sin embargo, a pesar de las numerosas propuestas y debates acerca de su origen y mantención, a la fecha existe poco consenso respecto de los mecanismos subyacentes de este patrón (Brown 2014). Por ejemplo, estudios que solo consideran la componente ambiental han demostrado que la variación global de la riqueza vertebrados puede ser explicada en un alto porcentaje ($\pm 70\%$) por dichos factores (Hawkins & Porter 2003; Hawkins et al. 2003a), y que el componente histórico puede explicar entre un 8 y 13% de la variabilidad en mamíferos y aves del Neártico (Hawkins & Porter 2003), pero en otros casos hasta un 58% de varianza de la riqueza de aves a escala mundial (Hawkins et al. 2003a).

En concordancia con lo anterior, autores como Cardillo (1999), Stephens & Wiens (2003), Stevens (2006), Mittelbach et al. (2007) y Wiens et al. (2006, 2010), han dado un mayor peso a mecanismos evolutivos como predictores de la riqueza de especies. Algunos de estos mecanismos incluyen hipótesis como: el conservatismo de nicho (Wiens & Graham 2005; Stevens 2011); tiempo para especiación (Stephens & Wiens 2003; Wiens et al. 2006, Stevens

2006, 2011); centro de origen (Stevens 2006); glaciaciones plio-pleistocénicas (Hortal et al. 2011); tasas diferenciales de especiación, extinción o colonización (Graham et al. 2014); y velocidad evolutiva (Gillman & Wright 2014) entre otras. Sin embargo, a la fecha existen escasas aproximaciones que han incorporado en un mismo marco teórico y metodológico elementos del ambiente climático y mecanismos evolutivos (e.g. historia filogenética de los taxa) en modelos para explicar los patrones de diversidad (Kerr & Currie 1999; Hawkins & Porter 2003; Hawkins et al. 2003a). Esto evidencia la necesidad de mayores esfuerzos para refinar los análisis que incorporan el componente histórico o evolutivo en los patrones de riqueza (Kerr & Currie 1999; Hawkins et al. 2003a). Adicionalmente, dado que los mecanismos implicados para explicar el GLD actúan a distintas escalas temporales y espaciales (Brown 2014), es fundamental entender cuáles son los mecanismos subyacentes de los patrones de riqueza de especies mediante la evaluación integrada de los efectos de la historia y el ambiente, para conocer cuál(es) de estos componentes de manera individual o conjunta constituyen los principales predictores de la riqueza de especies en el espacio (Wiens & Graham 2005; Mittelbach et al. 2007; Stevens 2011). Esta integración no es simple, ya que predictores como el clima contemporáneo pueden forzar múltiples grupos a mostrar similares patrones de diversidad incluso cuando las trayectorias evolutivas difieren (Hawkins et al. 2012), siendo necesario la integración de los componentes relativos de la historia filogenética de los taxa y sus mecanismos ambientales para identificar los principales estructuradores de los patrones de riqueza.

Un tercer elemento poco considerado a la fecha en los estudios de los grandes patrones geográficos de la biodiversidad es el espacio *per se*, es decir, las relaciones espaciales de las unidades de estudio (i.e. celdas, registros de presencia), las cuales son un elemento importante para considerar en los trabajos que hacen uso de información georreferenciada. Tradicionalmente las hipótesis ecológicas (e.g. especies-energía, productividad, entre otras), han sido estudiadas bajo estadística no espacial, la cual no toma en cuenta los efectos que puede generar la autocorrelación espacial, es decir, la similitud entre muestras para una determinada variable como función de la distancia espacial (Legendre 1993). Este es un fenómeno común en datos biogeográficos, ecológicos y ambientales (Legendre 1993; Koenig 1999; Diniz-Filho et

al. 2003), y sus implicancias pueden ser consideradas como un problema cuando invalidan las pruebas estadísticas (Dormann 2007). No obstante, la autocorrelación espacial también puede ser considerada como un nuevo paradigma en investigación (Legendre 1993) cuando ayuda a entender la baja capacidad predictora de un modelo, o cuando ayuda a inferir procesos ecológicos como la dispersión y contagio, entre otros (Legendre 1993; Koenig 1999; Diniz-Filho et al. 2003). A la luz de estos antecedentes, los análisis de patrones de la riqueza en general deben hacer uso de herramientas que incorporen la autocorrelación como componente estructural de los modelos, y de esta manera dar cuenta de procesos que operan a escala local, regional o continental (Diniz-Filho et al. 2003). Actualmente, aproximaciones provenientes de otras áreas del conocimiento, permiten analizar patrones espaciales considerando la estructura propia de la información geográfica, además de modelar de manera espacialmente explícita patrones de la biodiversidad, obteniendo una mejor aproximación de los predictores o factores que los generan. Métodos como los filtros espaciales (e.g. SEVM, Diniz-Filho & Bini 2005), matrices de vecindad de coordenadas principales (PCNM, Borcard et al. 2004), modelos autoregresivos (Tognelli & Kelt 2004) y aproximaciones bayesianas (Latimer et al. 2006; Dorazio et al. 2006; Kéry & Royle 2008), permiten un mejor uso de la información para predecir y explicar los patrones de diversidad, ayudando a discernir cuanta varianza de un modelo es explicado por componentes ambientales y/o cuanto es explicado por factores espaciales (Borcard et al. 2004; Dray et al. 2006), permitiendo identificar los principales moduladores de los patrones de riqueza específica observados.

Por lo anterior, para evaluar la importancia relativa de estos moduladores de la diversidad de especies es necesario integrar en un marco metodológico único los elementos del ambiente abiótico (e.g. temperatura, precipitación), historia evolutiva (relaciones filogenéticas) y del espacio (e.g. filtros espaciales). De esta forma se podría identificar vías directas e indirectas de estos componentes sobre los patrones de riqueza específica. A la fecha, la integración de estos tres componentes no ha sido aplicada para evaluar patrones de riqueza, sin embargo, se han usado aproximaciones multicausales para explicar riesgo de extinción (Safi & Pettorelli 2010), rasgos macroecológicos como tamaño corporal y tamaños de los rangos geográficos (Terribile et al. 2012; Chen 2014; Morales-Castilla et al. 2013; Freckleton & Jetz 2009; Olalla-Tárraga et

al. 2009), y gradientes de diversidad (Jetz & Fine 2012). Considerando estos antecedentes, el primer capítulo de esta tesis busca integrar los tres elementos estructuradores (i.e. ambiente, historia y espacio) para explicar los patrones de riqueza específica en un grupo de aves del Nuevo Mundo (Trochilidae) integrando sus posibles causas en un mismo modelo. Las hipótesis ecológicas evaluadas, bases de datos y detalles metodológicos son descritas *in extenso* en el Capítulo 1 de esta tesis.

Patrón de Endemismo.

Las especies endémicas y las áreas de endemismo han sido objeto de interés central de la biogeografía para naturalistas y biogeógrafos desde el siglo XIX. En la actualidad las definiciones de endemismo son numerosas, sin embargo, es ampliamente aceptado que un taxón endémico es básicamente aquel que se encuentra en un área particular (Morrone 2014) y que presenta una distribución geográfica restringida (Anderson 1994; Peterson & Watson 1998). Respecto a las definiciones existentes de endemismo, sólo algunas de ellas consideran aspectos filogenéticos (Harold & Mooi 1994), o espaciales (Platnick 1991; Morrone 2014). Si bien, existe un relativo consenso en su definición, las aplicaciones del concepto han ocasionado confusiones en su interpretación (Anderson 1994). A pesar de lo anterior, la mayoría de estas definiciones coinciden en que el endemismo implica una restricción geográfica (Parenti & Ebach 2009; Noguera-Urbano 2017), siendo el criterio primario para establecer un área de endemismo el tamaño de dicha área (e.g. Hobohm & Tucker 2014; Peterson & Watson 1998). Otro aspecto, en el cual no se ha llegado a un consenso son los mecanismos involucrados en el origen del endemismo, los cuales incluirían procesos históricos, ecológicos, propiedades biológicas de los taxa o combinaciones de estos (Nelson & Platnick 1981).

Desde un punto de vista biogeográfico y de la biología de la conservación, las áreas de endemismo son importantes por dos motivos: Primero, constituyen la unidad básica de análisis en biogeografía, siendo fundamentales para evaluar hipótesis acerca de la historia de unidades biogeográficas y su biota (Sigrist & Barros de Carvalho 2008); Segundo, las áreas de endemismo

son de enorme importancia para realizar regionalizaciones biogeográficas (Posadas & Miranda 1999; Escalante 2009) y establecer áreas de conservación, dado que especies endémicas con distribuciones restringidas, son más sensibles a perturbaciones del hábitat y mayormente vulnerables a la extinción (Peterson & Watson 1998), constituyendo una prioridad para dirigir los esfuerzos de conservación. En este mismo ámbito, por su implicancia para la conservación de la biodiversidad, un aspecto que ha recibido importantes esfuerzos es la relación o congruencia espacial entre riqueza de especies, endemismo y áreas amenazadas (Kerr 1997; Ceballos & Ehrlich 2006; Orme et al. 2005; Lamoreux et al. 2006), en donde al existir congruencia entre estos patrones (e.g. áreas ricas en especies serían un sustituto de áreas endémicas), se podría hacer más eficiente la búsqueda de patrones generales y causas subyacentes a la biodiversidad en general. Sin embargo, esta congruencia no ha sido soportada por evidencia empírica (Ceballos & Elrich 2006; Kier et al. 2009), por lo cual, distintos procesos ecológicos o históricos operarían en estos tres aspectos de la biodiversidad (i.e. riqueza de especies, endemismo y áreas amenazadas) (Orme et al. 2005), siendo además altamente dependientes de la escala espacial utilizada (Whittaker et al. 2001; Holloway & Miller 2015). Dos argumentos para explicar esta baja congruencia son la predominancia de especies de amplia distribución y que los predictores ambientales de la riqueza de especies no tienen suficiente poder explicativo para especies de rango restringido (Jetz & Rahbeck 2001; Lennon et al. 2004; Rahbek et al. 2007). Por lo anterior, los actuales modelos utilizados para explicar los patrones generales de riqueza de especies (e.g. regresión) serían ineficientes para predecir la riqueza de taxa con rangos geográficos restringidos (Rahbeck et al. 2007), como en el caso de especies endémicas. Esta situación es de suma importancia, ya que, por ejemplo, especies con rangos geográficos pequeños constituyen gran parte de la avifauna de Sudamérica (Orme et al. 2005; Rahbeck et al. 2007), siendo necesario la búsqueda de mecanismos propios que expliquen los patrones de endemismo (Rahbeck et al. 2007). La evidencia de la literatura nos indica que el rol de procesos ecológicos y evolutivos que determinan el patrón de riqueza de especies de amplio y restringido rango geográfico son en primera instancia diferentes (Rahbeck et al. 2007; Tello & Steven 2010), por lo cual discernir sus singularidades es de fundamental importancia para entender los mecanismos estructuradores de los patrones de endemismo.

Así mismo, el proceso de delimitación de áreas de endemismo es de enorme importancia y se deberían usar aproximaciones metodológicas bien fundamentadas que rescaten los elementos propios de la heterogeneidad en la distribución de especies endémicas en el paisaje. Al respecto, la aproximación más clásica para delimitar áreas de endemismo es el análisis de parsimonia de endemismo (PAE por su sigla en inglés, Morrone 1994, 2014), el cual no ha estado exento de críticas (Peterson & Watson 1998; Brooks & Van Veller 2003; Santos 2005; Nihei 2006; Garzón-Orduña et al. 2008), pero continua a la fecha como uno de los métodos más utilizados para identificar áreas de endemismo (Morrone 2014).

La última década, ha estado marcada por un considerable aumento en el número de métodos para la delimitación de áreas de endemismo (e.g. Szumick et al. 2002; Szumick & Goloboff 2004; Oliveira et al. 2015), lo cual ha ido acompañado de una mayor disponibilidad de bases de datos (e.g. GBIF, VertNet, UICN, Birdlife, e-bird). Si bien estas aproximaciones, hacen un mejor uso de la información georreferenciada de los organismos, estas son conceptual y metodológicamente muy diferentes. Algunos ejemplos corresponden a métodos geográficamente explícitos como el análisis de endemidad (NDM) (Szumick et al. 2002; Szumick & Goloboff 2004), algoritmos de interpolación (Oliveira et al. 2015), análisis de ordenación y clasificación (Moline & Linder 2005; Casazza & Minuto 2009), endemismo ponderado (Guerin et al. 2015), y endemismo filogenético (Rosauer et al. 2009). Si bien parte de estas aproximaciones incorporan explícitamente la georreferencia de los organismos (e.g. NDM), a la fecha no existen métodos con base probabilística que puedan primero delimitar las áreas con independencia del sesgo del observador, y segundo que puedan dar cuenta de la robustez e incerteza de las áreas endémicas encontradas. Dadas estas limitaciones metodológicas, en este trabajo se propone una nueva aproximación denominada “análisis bayesiano de endemismo” (en adelante BAE, por su sigla en inglés). Dicha aproximación utiliza modelos explícitos en conjunto con la información *a priori* de la distribución de los endemismos para estimar la probabilidad *a posteriori* de las áreas de endemismo, implementando algoritmos para estimar la distribuciones de probabilidad basado en cadenas de Markov y Monte Carlo (véase Vanderpoorten et al. 2010; Guerrero et al. 2011 para una primera aplicación), y de esta manera resolver la necesidad de delimitar bajo criterios objetivos (i.e. probabilísticos) las áreas de endemismo. Los detalles del método y su implementación computacional se encuentran descrita en el Capítulo 2 de esta tesis.

Área y grupo modelo de estudio e historia natural.

De manera general las aves neotropicales constituyen un buen modelo de estudio para evaluar patrones y causas de la distribución espacial de la riqueza de especies, así como para evaluar patrones de endemismo, ya que constituyen un grupo diverso en términos ecológicos, además tienen un origen evolutivo conocido con diversos clados que han radiado en el neotrópico (Morales-Castilla et al. 2013). Para efectos de esta tesis, se utilizó como grupo modelo de estudio aves de la familia Trochilidae (colibríes), siendo la segunda familia más grande del Nuevo Mundo constituyendo un grupo monofilético con alrededor de 338 especies (McGuire et al. 2014). Este grupo posee una abundante literatura filogenética, morfológica y ecológica (del Hoyo et al. 1999; Rahbek & Graves 2000; McGuire et al. 2014; Graham et al. 2009; Rangel et al. 2015). Taxonómicamente la familia Trochilidae posee dos subfamilias Phaethornithinae y Trochilinae, con nueve clados reconocidos (i.e. Topazes, Hermits, Mangoes, Andean clade, Coquettes, Brilliants, Mountain gems, Bees, Emeralds; ver MacGuire et al. 2009). Adicionalmente, esta familia destaca por el hecho de presentar una baja relación de especies y géneros (~331 especies en ~104 géneros) y un gran número de géneros monotípicos (~46) (McGuire et al. 2007, 2009). Ecológicamente son un grupo diverso, con comunidades caracterizadas por especies simpátricas, llegando a co-ocurrir 80 especies en un mismo sitio (Rahbek & Graves 2000), y alcanzando la mayor riqueza en los Andes Ecuatoriales (Rahbeck & Graves 2000). Biogeográficamente, ocurren desde Alaska (61°N) a Tierra del Fuego (55°S), distribuyéndose altitudinalmente desde el nivel del mar hasta zonas montañosas, alcanzando elevaciones superiores a los 3500 msnm (Sierra-Morales et al. 2016). Destacan además por mostrar una estrecha relación con los patrones de floración y fenología de las plantas de las cuales obtienen su alimento (Sierra-Morales et al. 2016; Sonne et al. 2016). Otros aspectos de la historia natural de gran relevancia de este grupo son los relacionados a su metabolismo, y capacidad de vuelo (del Hoyo et al. 1999). Respecto a su metabolismo, los Trochilidos destacan por poseer alta metabólica, una de las más altas del reino animal, la cual es mantenida por una constante alimentación en base a azúcares principalmente glucosa y frutosa proveniente del recurso floral disponible. Sin embargo, durante la noche disminuyen su actividad hacia un estado denominado “torpor”, disminuyendo su ritmo cardiaco, disminución de la temperatura

corporal de unos 40 °C a unos 18-20°C (Krüger et al. 1982; Suarez & Welch 2017). Respecto a comportamientos como la migración, a pesar de su pequeño tamaño, los colibríes son capaces de realizar largas migraciones gracias a la energía y grasas sintetizadas acumuladas a partir de azúcar, proceso conocido como “engorde premigratorio” (Suarez 2013), lo que permite soportar dicho viaje. Por otra parte, para la mayoría de los biólogos, la característica más sorprendente de lo Trochilidos es su capacidad de vuelo estacionario, dado el esfuerzo metabólico y la alta energía empleada para esta tarea. Otros aspectos que también han recibido mayores esfuerzos han sido dirigidos al estudio de la anatomía o morfología alar, comportamientos y mecánica de vuelo (Altshuler & Dudley 2002), aspectos que no son comprobables con ningún otro tipo de aves.

Dado sus características morfológicas, alta especialización y dependencia del uso de recursos vegetacionales, es considerada una de las familias más carismáticas de la avifauna del Nuevo Mundo (Abrahamczyk & Kessler 2010; Dalsgaard et al. 2011; Maglianesi et al. 2014). Todo lo anterior justifica el uso de este grupo para evaluar patrones de diversidad y endemismo, con la finalidad de inferir mecanismos ecológicos, históricos o espaciales que mantienen su distribución geográfica y las causas que originan sus patrones de biodiversidad.

La presente tesis se estructura en dos capítulos, el primero titulado “Patrones y procesos que modulan el patrón de riqueza de Trochilidos en el Nuevo Mundo”, donde se estudian bajo aproximaciones estadístico-espaciales y multi-escala las relaciones entre la riqueza y diversos predictores. En el segundo capítulo denominado “Patrón geográfico y causas que originan y mantienen el endemismo en Trochilidos”, se propone una mejora en la determinación de áreas de endemismo en un marco Bayesiano, además se estudian las causas o mecanismos (ambiental, histórico y espacial) involucrados en el origen y mantención de los patrones de endemismo.

Capítulo N°1

Patrones y procesos que modulan el patrón de riqueza de Trochilidos en el Nuevo Mundo

RESUMEN

Uno de los patrones más conspicuo de la biodiversidad es el gradiente latitudinal de diversidad, el cual describe un incremento del número de especies hacia los trópicos, siendo uno de los patrones más generales y estudiados en ecología y biogeografía. Explicaciones de este patrón son el factor climático y los mecanismos evolutivos, aunque no existe consenso en la importancia relativa de estos factores. En este capítulo evaluamos la importancia relativa de los tres componentes fundamentales que estructuran la diversidad: el ambiente, la historia y el espacio, los cuales han sido considerados de manera independiente en la literatura. Para evaluar esta problemática se generaron modelos espacialmente explícitos del patrón de riqueza de aves Trochilidos, utilizando análisis Bayesianos y de regresión espacial de distintos predictores bajo un enfoque multiescala en base a múltiples hipótesis macroecológicas, así como el uso de análisis de vías para identificar los factores causales de la riqueza de especies. Los resultados indican que los Trochilidos presentan un significativo patrón latitudinal de riqueza, con mayores valores observados en las regiones tropicales de los Andes y Amazonía. A escala macroecológica, la hipótesis productividad fue soportada, sin embargo, para especies de rangos restringidos la hipótesis de heterogeneidad de hábitat fue la más plausible. Se identificó un fuerte efecto espacial en la distribución de la riqueza, lo que revelaría la presencia de procesos ecológicos (e.g. competencia). Respecto al efecto histórico, existe un gradiente latitudinal de las historias únicas, con altos valores en los Andes tropicales, indicando orígenes evolutivos independientes de las especies que ahí habitan, con alta co-ocurrencia y un bajo recambio espacial. La integración de los tres componentes, indicaron un marcado efecto de la productividad, la historia única y componentes espaciales que modularían los patrones actuales de riqueza. Estos resultados sustentan la hipótesis de que la agregación regional de especies se relaciona positivamente con el componente histórico asociado al conservatismo de nicho

ecológico. Sin embargo, el conservatismo del nicho ecológico constituiría un mecanismo histórico complementario a explicaciones de tipo ecológicas, dado que componentes del ambiente como la productividad y el efecto del espacio (autocorrelación), también constituyen importantes estructuradores del patrón geográfico de la riqueza de Trochilidos. El enfoque propuesto en este trabajo constituye la primera aproximación a escala macroecológica en donde se integró en un mismo marco metodológico tres componentes que estructuran la agregación regional de riqueza de especies (ambiente, historia y espacio), permitiendo conocer su importancia individual y conjunta como moduladores de regional de riqueza.



INTRODUCCION

Algunas de las preguntas más relevantes en ecología, biogeografía y biología evolutiva son ¿Por qué algunas regiones son más diversas que otras? y ¿cuáles son los mecanismos que originan y mantienen esta diversidad? (Brown, 1981; Stevens 2006; Wiens & Graham, 2005). En ese sentido, uno de los patrones más generales y conspicuos de la biodiversidad es el gradiente latitudinal de diversidad (GLD, en adelante) (Hillebrand, 2004), en el cual la riqueza de especies disminuye desde los trópicos hacia los polos. Al respecto, numerosos y complejos mecanismos han sido propuestos para explicar este patrón (e.g. Rohde 1992; 1998; Willing et al. 2003; Stevens 2006), los cuales pueden ser agrupados por la escala temporal a la que actúan como: ecológicos (e.g. disponibilidad de energía, agua, heterogeneidad espacial, área, interacciones bióticas), e históricos o evolutivos (e.g. conservatismo de nicho, centros de origen, dinámica de especiación, dispersión y extinción, barreras geográficas, glaciaciones) (Nelson & Platnick 1981; Fraser & Currie, 1996; Ricklefs & Schluter 1993; Ricklefs 1987; Steven 2006). Estas hipótesis han sido discutidas por décadas, así como en años recientes, para explicar los mecanismos generales involucrados en el GLD (Rohde 1992; Huston 1979; Gaston & Blackburn 2000; Willing et al. 2003; Allen & Gillooly, 2006; Stephens & Wiens 2003; Wiens & Donoghue 2004). Sin embargo, aún no existe un consenso sobre los mecanismos con mayor soporte empírico para explicar los patrones de riqueza observados (Brown 2014). Si bien el origen de cualquier patrón biogeográfico no es completamente histórico ni completamente ecológico, sino más bien el resultado de una combinación de ambos tipos de procesos (Morrone & Crisci 1995), los principales mecanismos y/o causas de los patrones de riqueza de especies pueden agruparse en:

1) Causas macroecológicas.

Numerosas hipótesis ecológicas han sido propuestas para explicar los gradientes de riqueza de especie (Willing et al. 2003), vinculando principalmente aspectos del ambiente abiótico como: 1) hipótesis especie-energía (Currie 1991; Evans et al. 2005), 2) disponibilidad de agua

(Rodríguez et al. 2005), 3) balance de agua-energía (Hawkins et al. 2003b; Rodríguez et al. 2005), 4) productividad (Hutchinson 1959), 5) heterogeneidad de hábitat (Kerr & Packer 1997; Stein et al. 2014, 2015), 6) variabilidad climática (Currie 1991; Kerr & Packer 1997), y 7) relación especies-área (Rosenzweig 1995). La **hipótesis especie-energía** indica que la riqueza de especies varía como función del número total de individuos en un área, y la productividad primaria limitaría el número de individuos, donde el clima afecta directamente la productividad (Currie et al. 2004). Por otra parte, la **hipótesis disponibilidad de agua** (Rodríguez et al. 2005), indica que la disponibilidad de energía, en conjunto con la disponibilidad hídrica se vinculan estrechamente a la variación a gran escala de la biodiversidad. De manera, similar a la hipótesis anterior, **el balance de agua-energía** (Hawkins et al. 2003b; Rodríguez et al. 2005), está basada en la necesidad de los animales para acceder al agua, así como la temperatura que pueden tolerar, siendo mayormente importante en climas cálidos (Rodríguez et al. 2005). Esta hipótesis está conformada por dos componentes, productividad y energía, las cuales de manera directa o indirecta (a través de la productividad de las plantas) son un importante predictor de la riqueza de especies. Junto con lo anterior, la hipótesis de **productividad** (Hutchinson 1959), es una de las más antiguas para explicar los patrones de biodiversidad a gran escala. Esta hipótesis señala que regiones altamente productivas tienen una alta diversidad, dado que un mayor número de especies pueden obtener suficientes recursos para mantener poblaciones viables (Brown 2014), permitiendo además una mayor co-existencia de especies (Pianka 1966). Por otra parte, la hipótesis de **heterogeneidad de hábitat** señala que ambientes heterogéneos y físicamente complejos permiten soportar un mayor número de especies (Painka 1966), dado que generan una mayor cantidad de hábitat, aumentando los nichos disponibles y permitiendo una mayor co-existencia de especies (e.g. Currie 1991); ejerciendo además un efecto amortiguador frente a cambios climáticos (Sandel et al. 2011); y aumentando a su vez la probabilidad de eventos de especiación (e.g. Rosenzweig 1995).

La hipótesis de variabilidad climática (Currie 1991; Kerr & Packer 1997), surge de la idea seminal de Janzen (1967) quien sugiere que las montañas actúan como barreras a la dispersión de especies tropicales, predicción derivada de que ambientes tropicales presentan históricamente una baja variabilidad climática (Stevens 2006). Este patrón se denominó hipótesis de variabilidad climática, la cual predice que especies de ambientes templados pueden habitar extensas áreas geográficas a diferencia de especies tropicales en donde ocurren especies de

rangos más acotados (Stevens 1989). Finalmente, la última hipótesis o **relación especies-área**, es decir, la relación entre área y el número de especies encontradas en dicha área (Rosenzweig 1995; Lomolino 2001), es una de las más antiguas y frecuentemente estudiada de la naturaleza. Dicha hipótesis señala un incremento en el número de especies al incrementar el área. Las explicaciones causales para este patrón son multifactoriales incluyendo múltiples procesos tanto geográficos como ecológicos (i.e. inmigración, extinción) (Lomolino 2001).

De las hipótesis ecológicas antes citadas, destaca la hipótesis de heterogeneidad ambiental, la cual ha reunido mayor soporte empírico por constituir un potente predictor de la riqueza de especies (Kerr & Packer 1997; Stein et al. 2014; Stein & Kreft 2015). La relación riqueza de especies-heterogeneidad ambiental ha mostrado ser positiva, siendo soportada para numerosos taxa, en diversos ambientes y sobre un amplio rango de escalas espaciales (Stein & Kreft 2015), existiendo más de 165 métricas para su evaluación (Stein & Kreft 2015). La utilidad de esta hipótesis para explicar los patrones de riqueza de especies radica en que la heterogeneidad ambiental (climática o topográfica) promueve la diversidad de especies a través de tres mecanismos: i) generando una mayor cantidad de hábitat, recursos y complejidad estructural, aumentando los nichos disponibles y permitiendo que más especies coexistan (e.g. Currie 1991); ii) ambientes heterogéneos proporcionan mayor cantidad de refugios ante condiciones adversas y cambios climáticos, favoreciendo la persistencia de las especies (Fjeldså et al. 2012), ejerciendo un efecto amortiguador frente a cambios climáticos (Sandel et al. 2011); y iii) a mayor heterogeneidad, la probabilidad de eventos de especiación resultantes de aislamiento o adaptación a diversas condiciones ambientales aumenta (e.g. Rosenzweig 1995; Stein et al. 2014, 2015). Esta hipótesis en particular presentaría especial importancia al constituir un potente mecanismo de la distribución de especies que presentan rangos geográficos restringidos como en el caso de las aves neotropicales (Orme et al. 2005; Rahbeck et al. 2007) y que ocurren en áreas geográficas muy específicas (e.g. especies endémicas).

A pesar de que las hipótesis señaladas anteriormente han sido soportadas por la evidencia empírica, a la fecha existen pocos antecedentes en la literatura sobre aproximaciones que hayan evaluado directamente el rol comparativo del ambiente y la historia como moduladores de los

patrones de diversidad (Terribile et al. 2012; Olalla-Tárraga et al. 2009; Jetz & Fine 2012). Adicionalmente, las hipótesis ambientales tradicionalmente han sido evaluadas a través de correlaciones o regresiones entre la riqueza de especies y distintos predictores ambientales o topográficos, no revelando información sobre la importancia relativa de procesos histórico-evolutivos (e.g. especiación, extinción y dispersión) sobre la generación y mantención de la riqueza de especies (Rahbeck et al. 2007; Graham et al. 2014). Lo anterior se manifiesta en la importante cantidad de varianza sin explicar de los modelos, la cual ha sido comúnmente atribuida a factores históricos o espaciales sin una evaluación explícita (véase Rahbeck et al. 2007 para un ejemplo). Si bien, el uso de aproximaciones de regresión no revela información sobre las influencias de procesos histórico-evolutivos sobre la generación y mantención de zonas de alta riqueza específica, constituyen una primera aproximación para describir los patrones de diversidad e hipotetizar causas desde un punto de vista ecológico.

Tabla 1. Hipótesis macroecológicas evaluadas para explicar la riqueza de Trochilidae en el Nuevo Mundo, predictores ambientales asociados y referencia bibliográfica.

Hipótesis	Predicción de la relación riqueza/variable	Variable(s)	Referencia
1) Especie-energía	Positiva	Radiación UV, Potencial de evapotranspiración (PET), temperatura media anual (BIO1)	Currie (1991)
2) Disponibilidad de agua	Positiva	Déficit de agua (IA), precipitación media anual (BIO12)	Rodríguez et al. (2005)
3) Balance agua-energía	Positiva	Evapotranspiración actual (AET)	Hawkins et al. (2003b) Rodríguez et al. (2005)
4) Productividad	Positiva/negativa/Unimodal	Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI)	Hutchinson (1959) Mittelbach et al. (2001)
5) Heterogeneidad de hábitat	Positiva	Rango altitudinal, Índice de Vegetación Mejorado (EVI), Índice de rugosidad, Índice de humedad topográfica.	Pianka (1966), Kerr & Packer (1997), Stein et al. (2014, 2015), Tuanmu & Jetz (2015)
6) Variabilidad climática	Positiva	Estacionalidad de la precipitación y temperatura (BIO4 y BIO15)	Currie (1991)
7) Especie-área	Positiva	Área en Km ²	Rosenzweig (1995)

2) Efecto del espacio

Un amplio cuerpo de evidencias indica que los determinantes de la riqueza de especies son escala dependiente (Wiens 1989; Rahbek & Graves 2000; Holloway & Miller 2015), siendo hipotetizado que diferentes procesos actuarían a diferentes escalas espaciales (Cowling & Samways 1994; Whittaker et al. 2001). Por lo anterior, aspectos espaciales, como la proximidad geográfica de las especies podría jugar un importante rol para explicar los patrones de riqueza. Adicionalmente, la evaluación de las hipótesis ecológicas, han sido tradicionalmente realizadas mediante estadística no espacial, la cual no toma en cuenta los efectos que puede generar la autocorrelación espacial (Legendre 1993), fenómeno comúnmente presente en datos biogeográficos, ecológicos y ambientales (Legendre 1993; Koenig 1999; Diniz-Filho et al. 2003). A la luz de estos hechos, los análisis de patrones de la riqueza en general deben hacer uso de herramientas que incorporen la autocorrelación como componente estructural de los modelos y que puedan dar cuenta de procesos que operan a escala local, regional o continental (Diniz-Filho et al. 2003). Actualmente, nuevas aproximaciones permiten analizar patrones espaciales considerando la estructura propia de la información geográfica, además de modelar de manera espacialmente explícita patrones de biodiversidad, permitiendo obtener una mejor aproximación de los mecanismos o factores que los generan. Algunas de estas aproximaciones corresponden a filtros espaciales (e.g. SEVM, Diniz-Filho & Bini 2005); matrices de vecindad de coordenadas principales (PCNM por sus siglas en inglés, Borcard et al. 2004); modelos autoregresivos (Tognelli & Kelt 2004); y modelos bayesianos (Latimer et al. 2006; Dorazio et al. 2006; Kéry & Royle 2008), los cuales incorporan la autocorrelación espacial como un componente en la estructura de los modelos. Estos métodos permiten un mejor y correcto uso de la información para predecir y explicar los patrones observados (Dormann et al. 2007; Kühn 2007), mediante el uso de modelos para evaluar los componentes ambientales y espaciales (e.g. Borcard et al. 2004; Borcard & Legendre 2002), identificando los moduladores más importantes del patrón de riqueza de especies.

3) Causas Históricas

Dentro de los principales mecanismos históricos o evolutivos implicados en patrones de riqueza de especies se encuentra el conservatismo de nicho, centros de origen y tiempo para especiación (Stevens 2006), dinámica de especiación, dispersión y extinción, barreras geográficas y glaciaciones (Ricklefs & Schluter 1993; Ricklefs 1987; Stevens 2006). Estos mecanismos han sido propuestos por su contribución para explicar principalmente los altos niveles de riqueza de especies y endemismo en los trópicos (Kier et al. 2009). Dada la multiplicidad de causas que podrían explicar el GLD, un marco conceptual que puede vincular fenómenos ecológicos y evolutivos es el “conservatismo de nicho ecológico” (Wiens & Graham 2005; Wiens et al. 2006). Esta hipótesis explica por qué muchos grupos tienen más especies en los trópicos, y por qué las especies tropicales no dispersan a regiones templadas dado sus limitaciones para sobrevivir en regiones frías, contribuyendo a mantener la disparidad en la riqueza de especies entre regiones tropicales y templadas (Wiens & Graham 2005; Buckley et al. 2010). En general, el conservatismo de nicho ecológico es una hipótesis coherente con los estudios ecológicos que reportan gradientes de riqueza de especies, con mayor número de especies en los trópicos, dada la mayor temperatura, humedad, energía disponible y productividad presente en estas regiones (Willing et al. 2003). Si bien esta no es la única hipótesis involucrada para explicar el GLD, a la fecha es una de las hipótesis que ha recibido mayor soporte empírico (Wiens & Graham 2005; Hawkins et al. 2007; Buckley et al. 2010).

4) Integrando ambiente espacio e historia.

A la fecha son pocos los estudios que han integrado explícitamente la historia evolutiva, factores ambientales y espaciales para explicar los patrones actuales de biodiversidad (e.g. Jetz & Fine 2012), siendo necesario incorporar estos mecanismos en un marco de modelamiento integrador. Por lo anterior, la combinación en una misma aproximación de componentes relativos del ambiente, historia, y espacio en los patrones de diversidad, permitiría identificar y comparar explícitamente múltiples mecanismos que originan y mantienen el patrón de riqueza de especies.

Dado los antecedentes mencionados, este trabajo plantea como hipótesis que: “El alto conservatismo histórico del nicho ecológico genera una agrupación significativa de especies, por lo que el efecto histórico en el patrón de distribución de la riqueza de Trochilidos estaría por sobre las componentes idiosincráticas ambientales (e.g. temperatura, precipitación) y espaciales (e.g. autocorrelación)”. Las predicciones derivadas de esta hipótesis indicarían que:

-La generación de agregación regional de especies se correlacionaría positivamente con el componente histórico (i.e. historias únicas o compartidas),

-Los componentes ambientales y espaciales tienen una menor importancia relativa como mecanismo de agregación de especies.

En este estudio, evaluamos específicamente: a) si el patrón de riqueza de la familia Trochilidae se ajusta al gradiente latitudinal de especies, b) potenciales mecanismos y/o predictores ambientales (e.g. precipitación, temperatura), históricos (i.e. historia única y compartida), y/o espaciales (i.e. filtros espaciales) que explican los patrones de riqueza observados. Para ello, en nuestro estudio planteamos los siguientes objetivos: 1) Generar modelos espacialmente explícitos del patrón de riqueza específica, en base a predictores ambientales, espaciales e históricos, y 2) evaluar vías directas e indirectas de los factores causales de la riqueza de especies.

En esta tesis se utilizó como grupo modelo de estudio la familia Trochilidae. De manera general, las aves neotropicales constituyen un buen modelo de estudio, ya que son un grupo diverso en términos de ecología (Rahbek & Graves 2000), y tienen un origen evolutivo conocido con clados que han radiado en el neotrópico (Morales-Castilla et al. 2013). Este taxón constituye un grupo monofilético con alrededor de 338 especies (McGuire et al. 2007), siendo la segunda familia más grande del Neotrópico con nueve clados bien reconocidos (McGuire et al. 2009). Ecológicamente son un grupo diverso, con comunidades caracterizadas por especies simpátricas con sitios habitados con cerca de 80 especies (Rahbek & Graves 2000), alcanzando la mayor riqueza en los Andes Ecuatoriales (Rahbeck & Graves 2000). Biogeográficamente, ocurren desde Alaska (61°N) a Tierra del Fuego (55°S), distribuyéndose altitudinalmente desde el nivel

del mar hasta zonas montañosas, alcanzando elevaciones superiores a los 3.500 msnm (Sierra-Morales et al. 2016). La familia Trochilidae, constituye un grupo idóneo para evaluar hipótesis biogeográficas y patrones espaciales dado que los rangos geográficos de estas especies se encuentran bien estudiados, y los inventarios taxonómicos se encuentran cercanos a estar completos (Rahbek & Graves 2000). Sin embargo, respecto a los patrones biogeográficos, estos se encuentran menos estudiados (Fjeldså et al. 1999; Rahbek & Graves 2000; Martín-González et al. 2015), encontrándose los mecanismos que explican dichos patrones pobremente evaluados.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y base de datos de distribución.

Se utilizaron mapas de distribución de 344 especies obtenidas de la base de datos Birdlife International (<http://www.birdlife.org>). Esta es la más exhaustiva base de datos de mapas de distribución geográfica de Trochilidos (BirdLife International y NatureServe 2015). Sin embargo, las distribuciones geográficas propuestas por BirdLife International, fueron cotejadas con las distribuciones geográficas propuestas en el Handbook of the Birds of the world Vol 5 (del Hoyo et al. 1999). La extensión geográfica de este estudio fue el Nuevo Mundo, dado que la familia Trochilidae se extiende latitudinalmente desde los 61.6°N hasta los 55°S. Para fines analíticos se excluyeron especies presentes en islas.

La riqueza de especies (diversidad Alpha) fue obtenida sobreponiendo los mapas de distribución de las especies (Hurlbert & Jetz 2007; Hortal 2008), en grillas de 1, 2, 3, 4 y 5 grados para evaluar los efectos de la escala de análisis en los patrones de riqueza. Conjuntamente se calculó la diversidad Beta para estimar el cambio en la composición de las comunidades o grado de diferenciación entre comunidades (Calderón et al. 2012), a través del paquete “betapart” (Baselga & Orme 2012) en el programa R. Todos los análisis fueron realizados considerando cinco resoluciones espaciales. Sin embargo, las interpretaciones de patrones macroecológicos se discutieron a 1°, dado que no se observaron diferencias cualitativas entre las distintas resoluciones. Los análisis y manipulación de datos espaciales fueron realizados en el programa ArcGIS 10.2 (ESRI 2016).

Para evaluar el gradiente latitudinal de riqueza específica se generó un modelo lineal simple entre la riqueza de especies y la latitud. Para considerar el efecto del área se dividió el área de estudio en bandas latitudinales de 1° de resolución, calculando el área de cada banda considerando una proyección continental de Behrmann; y la relación riqueza de especies (diversidad Alpha) en función de la latitud fue ponderada por los residuales del área de cada banda latitudinal. El mismo procedimiento fue realizado para calcular la relación diversidad beta (i.e. recambio de especies) en función de la latitud y ponderada por el área geográfica.

Determinación de Hotspot de diversidad.

Se determinaron puntos calientes (i.e. hotspots) de biodiversidad, para describir el patrón de biodiversidad basado en un criterio estadístico-espacial, lo cual es fundamental para extraer información y realizar la toma de decisiones en conservación en base a criterios probabilísticos (ver Webb & Copsey 2011) y no en base a criterios arbitrarios (e.g. 2.5% de celdas más ricas en especies; Orme et al. 2005). En este estudio se evaluó la existencia de celdas con valores de riqueza específica que fueran significativamente alta y/o baja, además de celdas con valores atípicos de riqueza específica (i.e. outliers). Para esto se desarrolló un protocolo basado en la probabilidad de detectar hotspots de biodiversidad (véase Vallejos-Garrido et al. 2017 para similar aproximación). Para determinar los hotspots se utilizó una métrica que detecta celdas o grupos de celdas que contienen valores de riqueza mayor que la esperada por azar (i.e. cluster espacial). Primero se determinó la riqueza de Trochilidos para todo el rango de distribución (61.6° N a 55.9° S), la cual exhibió una alta y positiva autocorrelación espacial. Complementariamente, la presencia de autocorrelación espacial negativa y significativa indica escenarios de alta dispersión mayor que la esperada por azar. La no existencia de autocorrelación espacial indica que las unidades espaciales vecinas presentan valores de manera aleatoria (Celemín 2009). La definición de hotspots espaciales se realizó a través del estadístico G_i^* (Getis & Ord 1992) que identifica concentraciones espaciales de una entidad (e.g. riqueza) que contienen altos valores. Un hotspots significativo, ocurre cuando una entidad tiene altos valores rodeados por otras celdas con valores altos. La suma local para una entidad y su vecindario es comparada proporcionalmente con la suma de todas las entidades, para evaluar si la suma local es extremadamente diferente de lo esperado por azar mediante el estadístico Z score. Valores significativos de $Z > 0$ proveen evidencia para hotspots, mientras que valores de $Z < 0$ proveen evidencia para grupos de entidades que tienen valores más bajos que lo esperado por azar (i.e. coldspots). Los análisis de hotspots fueron realizadas en el programa ARCGIS 10.2 (ESRI, 2016).

Para la detección de patrones locales de asociación espacial de riqueza específica, y evaluar la existencia de celdas de riqueza con patrones anómalos, es decir, outliers espaciales de riqueza

específica, se llevó a cabo un análisis LISA (i.e. Local Indicators of Spatial Association). Esta aproximación permite descomponer indicadores globales de autocorrelación como I de Moran (e.g. Getis & Ord 1992) en la contribución de cada observación (Anselin 1995), identificando clusters espaciales de entidades con valores altos o bajos, y valores atípicos espaciales. Esta aproximación tiene dos objetivos: obtener indicadores locales de no-estacionariedad o hotspots (similar a estadísticas G y G_i^* de Getis & Ord 1992), y evaluar la influencia de ubicaciones individuales en la magnitud de la estadística global para identificar “valores atípicos”. Para esto, se calculó un valor I de Moran local, una puntuación z, y un pseudovalor p, que representa la significancia estadística de los valores de índice calculados (Mitchell 2005). Un valor positivo para I indica que una celda de riqueza tiene celdas vecinas con valores altos o bajos similares; conformando un clúster. Un valor negativo para I indica que una celda tiene entidades vecinas con valores diferentes; conformando un valor atípico o “outliers espacial”. Este análisis distingue entre cluster de valores altos (AA), cluster de valores bajos (BB), y valor atípico en el que un valor alto está rodeado principalmente por valores bajos (AB) o un valor bajo rodeado por valores altos (BA) (Mitchell 2005).

Patrón de riqueza específica, escala de análisis y evaluación de hipótesis macroecológicas.

Dado que los patrones de diversidad dependen del rango de distribución geográfica de las especies y son influenciados significativamente por la escala espacial de análisis (Wiens 1989; Rahbek & Graves 2000; Holloway & Miller 2015), la relación riqueza de especies y predictores ambientales se estimó mediante métodos autoregresivos simultáneos (SAR) contrastando las 7 hipótesis macroecológicas principales (Tabla 1), considerando distintos rangos de distribución geográfica de las especies. Para esto dividimos los rangos en cuartiles, donde: el 1^{er} cuartil representa especies de tamaño geográfico reducido (11.815 - 134.919 Km²), 2^{do} cuartil, rango geográfico reducido a mediano (134.974 – 396.063 Km²), 3^{er} cuartil, tamaño mediano a grande (403.325 – 1.092.235 Km²) y 4^{to} cuartil, rango geográfico grande (1.106.498 – 12.168.930 Km²). Los cálculos de los tamaños de rangos geográficos se realizaron a través del paquete “LetsR” (Vilela & Villalobos 2005).

Base de datos de predictores ambientales en hipótesis macroecológicas.

Se compiló una extensa base de datos climáticos y topográficos (Anexo I), la cual fue utilizada en los análisis de regresión para la evaluación de hipótesis macroecológicas y análisis de vías. La selección de variables se realizó en función de las hipótesis macroecológicas a evaluar (véase Tabla 1). Para el análisis de regresión y vías se seleccionaron variables ambientales que no fueran colineales mediante el factor de inflación de varianza (VIF), reteniendo aquellas con un $VIF < 10$ (Quinn & Keough 2002). Los análisis de VIF se realizaron a través del paquete “FuzzySim” (Barbosa 2015) (Anexo II). Las variables utilizadas por cada hipótesis macroecológica se describen en la Tabla 1.

1. Hipótesis Especie-energía

La racional implicada en la hipótesis especie-energía indica que la riqueza de especies está limitada por el particionamiento de energía entre especies (Currie 1991). La predicción de esta hipótesis indica una relación positiva entre riqueza de especies y energía. Para la evaluación de esta hipótesis se utilizó la radiación solar UV como indicador de energía, la cual fue obtenida desde la base de datos glUV (Beckmann et al. 2014), disponible en <http://www.ufz.de/gluv/>. Se utilizaron las variables radiación UV anual y estacionalidad de la radiación como indicadores de la tendencia anual y variabilidad de la radiación. El potencial de evapotranspiración (PET) fue obtenido de la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Zomer et al. 2007, 2008), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/global-aridity-and-pet-database/>. Otro indicador de energía fue la temperatura media anual (BIO1), obtenida de la base de datos Wordclim (Hijmans et al. 2005) disponible en <http://www.worldclim.org/>.

2. Hipótesis Disponibilidad de agua

La importancia de evaluar esta hipótesis radica en que la diversidad está influenciada por la disponibilidad de agua y energía, siendo el agua fundamentalmente importante por las implicaciones fisiológicas para ciertos taxa (e.g. anfibios) (Rodríguez et al. 2005). Para evaluar esta hipótesis se utilizó el índice de aridez (IA) como proxy de déficit de agua, el cual fue obtenido de la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Zomer et al. 2007, 2008), y disponible en <https://cgiarcsi.community/data/global-aridity-and-pet-database/>. Otra variable considerada como fue precipitación media anual (BIO12) obtenida desde la base de datos Wordclim (Hijmans et al. 2005), disponible en <http://www.worldclim.org/>.

3. Hipótesis balance agua-energía

Dado que los patrones de la biodiversidad a gran escala están mediados por la combinación de la disponibilidad de agua y energía (Rodríguez et al. 2005), debido a las necesidades de obtención de agua y rangos de temperaturas ambientales que son favorables para las especies (Hawkins et al. 2003), se evaluó la hipótesis o balance de agua-energía utilizando la variable evapotranspiración actual (AET), disponible en la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Trabucco & Zomer 2010) <https://cgiarcsi.community/data/global-high-resolution-soil-water-balance/>.

4. Hipótesis Productividad

La hipótesis de productividad, señala que ambientes altamente productivos tienen una alta biodiversidad dado que las especies cuentan con mayores recursos para sostener poblaciones viables y por consiguiente permitir una mayor co-existencia (Pianka 1966; Brown 2014). Para evaluar esta hipótesis se utilizó como variable de productividad el índice de vegetación de diferencia normalizado (NDVI), el cual representa la cantidad, calidad y desarrollo de la vegetación, cuyos valores se encuentran en un rango de -1 a 1, donde -1 representa vegetación no saludable o zonas desérticas, 0 indica no vegetación y 1, representa presencia de vegetación. El índice NDVI se obtuvo de la geoplataforma EDIT (European Distributed Institute of

Taxonomy) (Lobo, 2007) disponible en <http://edit.csic.es/Soil-VegetationLandCover.html>. Esta base de datos representa el promedio anual por un período de 18 años (1982 a 2000).

5. Hipótesis Heterogeneidad de hábitat

La hipótesis de heterogeneidad de hábitat, señala que ambientes altamente heterogéneos desde el punto de vista topográfico permiten soportar un mayor número de especies, dado la cantidad de hábitat, refugios y nichos disponibles, favoreciendo además procesos de especiación (Pianka 1966; Rosenzweig 1995; Sandel et al. 2011). Para la evaluación de esta hipótesis se utilizó la variable altitud, a partir de la cual se obtuvo el rango altitudinal por celda como indicador heterogeneidad topográfica (Kerr & Packer 1997; Stein et al. 2014). La altitud fue obtenida desde la base de datos SRTM 90m Digital Elevation Database v4.1 (Jarvis et al. 2008), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/srtm-90m-digital-elevation-database-v4-1/>. Adicionalmente se obtuvieron métricas de heterogeneidad basados sobre rasgos texturales del índice EVI (Enhanced Vegetation Index), desde la base de datos EarthEnv (Tuanmu & Jetz 2015), disponibles en <https://www.earthenv.org/>. Se seleccionaron las variables Rango (rango de EVI), Shannon (diversidad de EVI) y desviación estándar (dispersión de EVI) como indicadores adicionales de la heterogeneidad de hábitat. Complementariamente se utilizaron como indicadores de la variabilidad topográfica el índice de rugosidad del terreno e índice de humedad topográfica (Kerr & Packer 1997, Stein et al. 2014). Estas últimas variables se obtuvieron de la base de datos ENVIREM (Title et al. 2017), disponible en <http://envirem.github.io/>.

6. Hipótesis Variabilidad climática

Esta hipótesis indica que ambientes menos variables climáticamente, han permitido acumular un mayor número de especies a través del tiempo, dado que no han estado expuestos a la estocasticidad ambiental histórica, a diferencia de lo observado en zonas templadas y frías (Pianka 1966). Para evaluar esta hipótesis, se utilizó como predictores la estacionalidad de la temperatura y precipitación (BIO4 y BIO15 respectivamente). La variable BIO 4 es una medida de cambio de temperatura durante un año y BIO 15 indica el porcentaje de variabilidad de

precipitación anual. Ambos predictores fueron obtenidos de la base de datos Wordclim (Hijmans et al. 2005), y disponibles en <http://www.worldclim.org/>.

7. Hipótesis Especie-área

Los mecanismos que operan tras esta hipótesis son multicausales (Lomolino 2001), siendo los procesos geográficos (e.g. superficie disponible) o ecológicos (e.g. inmigración, extinción) los factores frecuentemente aludidos. La predicción de esta hipótesis señala una relación positiva entre el número de especies y el área (Rosenzweig 1995; Lomolino 2001). Para evaluar esta hipótesis se calculó el área de cada celda en Km² utilizando una proyección continental de Behrmann (Jetz & Fine 2012). Luego se evaluó la relación riqueza de especies en función del área de cada celda. Una relación positiva y significativa indica soporte para la hipótesis (Rosenzweig 1995). Los cálculos se realizaron en el programa ARCGIS 10.3 (ESRI 2016).

Base de datos de predictores para evaluar la influencia del espacio.

Se realizó un análisis de coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM) para generar variables predictoras espaciales del patrón de riqueza de Trochilidos. Estas variables permiten detectar y cuantificar patrones espaciales sobre un amplio rango de escalas (Bocard & Legendre 2002). Los PCNM se generaron a través de un análisis de coordenadas principales (PCoA) de la matriz de distancias truncada. Los autovectores corresponden a la representación de la matriz de distancias, los cuales fueron utilizados como predictores espaciales en los análisis de regresión y análisis de vías (Bocard & Legendre 2002; Dray et al. 2006). Brevemente, las etapas del análisis involucraron: 1) construcción de matriz de distancia euclidiana sobre los centroides de cada celda en donde existe un valor de riqueza específica; 2) definición de umbral que indica el valor máximo de distancia a retener, eligiéndose el criterio de árbol de tendido mínimo (mimimun-spanning tree); y 3) análisis de coordenadas principales de la matriz de distancia truncada. Estas coordenadas principales (i.e. autovectores) fueron utilizadas como predictores espaciales en los análisis de regresión y análisis de vías (ambos descritos más adelante). De manera simplificada, estos eigenvectores representan diferentes gradientes

espaciales, donde altos eigenvalores representan amplios gradientes espaciales, mientras que pequeños eigenvalores caracterizan gradientes de pequeña escala (Borcard & Legendre 2002).

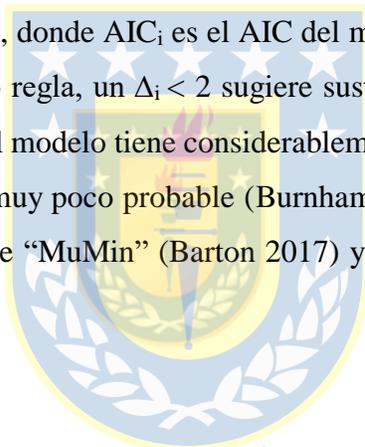
Se generaron distintos sets de PCNM para cinco resoluciones de análisis (desde 1 a 5°) para evaluar los efectos de estos predictores a distintas escalas de análisis. Dado el alto número de variables espaciales generadas, se procedió a seleccionar aquellos PCNM que exhibieran positiva y significativa correlación (nivel de significancia del 95%) (Borcard et al. 2011) los cuales fueron utilizados en los modelos de regresión (*sensu* Diniz-Filho & Bini 2005) y análisis de vías. Los análisis se realizaron utilizando los paquetes “PCNM” (Legendre et al. 2013) para el análisis de coordenadas principales y “packfor” (Dray et al. 2013) para la selección de PCNM.

Evaluación de hipótesis macroecológicas y efecto del espacio.

Previo a la evaluación de las hipótesis macroecológicas se evaluó la existencia de autocorrelación espacial de la riqueza específica con el fin de verificar independencia de los valores en el espacio. Para esto se utilizaron correlogramas I de Moran, los cuales indicaron que en todas las resoluciones espaciales (i.e. 1 a 5°), la riqueza de especies presentó autocorrelación espacial positiva y significativa (Anexo IIIa y b), así como también en los residuales de las regresiones lineares exploratorias (Anexo IV). Con estos antecedentes, los análisis de hipótesis macroecológicas fueron realizados mediante métodos que toman en cuenta la autocorrelación, como SAR (Simultaneous autoregressive) e iCAR (Vieilledent et al. 2014), dado que estos incorporan la autocorrelación espacial en la estructura del modelo (Dormann et al. 2007; Kissling & Carl 2008). Adicionalmente, dado su amplio uso en estudios macroecológicos (Hortal et al 2008; Terribile et al 2009; Nogués-Bravo 2009; Dormann et al. 2007) se generaron modelos no espaciales con la finalidad de comprar el rendimiento de estos modelos con aquellos que toman en cuenta explícitamente la autocorrelación de los datos. Los métodos no espaciales fueron regresión por mínimos cuadrados ordinarios (OLS), y modelos lineales generalizados (GLM). Para los modelos GLM se utilizó una distribución de Poisson (O’Hara & Kotze 2010). Los análisis autoregresivos (i.e. SAR) se realizaron en el paquete “spdep” (Bivand & Piras

2015). Dado que los R^2 no son directamente proporcionados por los modelos GLM, se calculó un pseudo- R^2 el cual se obtuvo a través del paquete “rcompanion” (Mangiafico 2017).

Se generaron múltiples modelos por cada una de las hipótesis macroecológicas (Tabla 1) y la selección de estos se realizó a través del criterio de información de Akaike (AICc). El AICc es una medida de ajuste relativo, proporcional al likelihood del modelo y el número de parámetros usado para generarlo (Burnham & Anderson 2002), donde el modelo con mejor ajuste es uno con el menor valor de AICc (Burnham & Anderson 2002) dado que representa la mejor relación entre ajuste y complejidad. La comparación de las hipótesis macroecológicas para explicar el patrón de riqueza de Trochilidos (Tabla 1) se realizó mediante el delta AIC (Δ_i), el cual es una medida de cada modelo en relación con el mejor modelo. Este se calculó a través de la siguiente fórmula $\Delta AIC = AIC_i - \min AIC$, donde AIC_i es el AIC del modelo i , y $\min AIC$ es el valor de AIC del “mejor” modelo. Como regla, un $\Delta_i < 2$ sugiere sustancial evidencia para el modelo, valores entre 3 y 7 indican que el modelo tiene considerablemente menor soporte, mientras que $\Delta_i > 10$ indica que el modelo es muy poco probable (Burnham & Anderson 2002). Los análisis se realizaron a través del paquete “MuMin” (Barton 2017) y considerando cinco resoluciones espaciales (i.e. desde 1 a 5°).



Modelo predictivo bayesiano para evaluar las hipótesis macroecológicas y el efecto del espacio.

Respecto al componente espacial intrínseco de la riqueza de especie, este ha sido el factor menos explorado, a pesar de existir abundante literatura que indica la utilidad teórica y práctica de incorporar las relaciones espaciales (Legendre & Legendre 1998; Legendre 1993; Borcard & Legendre 2002; Bocard et al. 2004; Pennino et al. 2017), permitiendo identificar procesos espaciales (e.g. dispersión, comportamiento) o extrínsecos (e.g. dependencia espacial), que operan como moduladores de la diversidad (véase Bocard et al. 2004; Miller et al. 2007).

Para separar el efecto de la contribución de las distintas variables ambientales y predictores espaciales en los patrones de riqueza se utilizó un modelo condicional autoregresivo intrínseco

Bayesiano (iCAR) que toma en cuenta explícitamente la autocorrelación espacial (Latimer et al. 2006) para ajustar un proceso ecológico en donde la riqueza de especies es explicada por la idoneidad de hábitat (Vieilledent et al. 2014). El proceso ecológico incluye un modelo condicional intrínseco para la autocorrelación entre observaciones, asumiendo que el valor de una determinada celda en un sitio depende del valor de otra celda en sitios vecinos, donde:

$$y_i \sim \text{Poisson}(\lambda_i, t_i)$$

$$\log(\lambda_i) = X_i\beta + \rho_{j(i)}$$

X_i : Matriz de covariables.

β : Vector de coeficientes de regresión.

$\rho_{j(i)}$: Efecto espacial aleatorio de la observación i en la celda j (i.e. matriz de vecinos).

j_i : Índice de la entidad espacial para observación i .

Luego para incluir la autocorrelación espacial, se usa un modelo condicional autoregresivo intrínseco (iCAR) tal que:

$$\rho_j \sim \text{Normal} \left(\mu_j, \frac{V_\rho}{n_j} \right)$$

ρ_j : Efecto espacial aleatorio

μ_j : Media de ρ_j , en el vecindario de j .

V_ρ : Varianza del efecto espacial aleatorio.

n_j : Número de vecinos para la entidad espacial j .

Para todos los parámetros involucrados en ambos procesos (ecológico y espacial) se utilizó un prior no informativo centrado a cero con una varianza fija de 100, mientras que para la varianza del efecto espacial fue utilizada una distribución uniforme (Pennino et al. 2017). Se generaron distintos modelos según las hipótesis macroecológicas descritas en la Tabla I. Las hipótesis

seleccionadas fueron aquellas con el valor más bajo de DIC (Deviance Information Criteria) (Spiegelhalter et al. 2002). Los análisis fueron realizados a través del paquete “hSDM” (Vieilledent et al. 2014).

Efecto de la escala de análisis sobre la evaluación de las hipótesis macroecológicas.

Dado que los patrones de biodiversidad han demostrado ser escala dependiente (Wiens 1989; Hurlbert & Jetz 2007), es decir, el patrón encontrado a una escala puede ser distinto a otra resolución de análisis (Holloway & Miller 2015), se evaluó el efecto de la escala sobre la evaluación de las hipótesis macroecológicas. Para considerar este efecto realizó un meta-análisis para evaluar la homogeneidad de las pendientes de la relación entre riqueza de Trochilidos y distintos predictores ambientales y topográficos vinculados a las distintas hipótesis macroecológicas (véase Tabla I), considerando cinco escenarios de resolución espacial (i.e. desde 1 a 5°).

Luego de obtener los coeficientes de los modelos (pendiente y error estándar) se evaluó una pendiente común (i.e. con todas las relaciones compartiendo una pendiente única) a partir del enfoque de meta-análisis descrito por Hawkins et al. (2007). Primero se calculó una pendiente ponderada promedio calculando los recíprocos de los errores estándar al cuadrado ($1/EE^2$) de las pendientes como ponderaciones (Hawkins et al. 2007). Luego se calculó el estadístico de homogeneidad Q (Cochran 1954), para evaluar la homogeneidad de las pendientes de todas las relaciones estudiadas (i.e. resolución). El rechazo de la hipótesis de homogeneidad indica que el efecto podría ser considerado aleatorio y la pendiente ponderada promedio no podría ser considerada una estimación de la pendiente común (Hawkins et al. 2007; Zeka et al. 2003). La hipótesis nula de esta prueba indica que la variación entre las distintas resoluciones es cero, considerándose heterogeneidad cuando el valor de p es menor a 0.05. Los análisis se realizaron a través del paquete “metafor” (Viechtbauer 2010).

Filogenia y predictores históricos

Las relaciones filogenéticas entre las especies de Trochilidos fueron extraídas de la base de datos www.birdtree.org (Jetz et al. 2012). Esta filogenia (filograma) incorpora 336 especies de Trochilidos, siendo a la fecha la más completa y actualizada. Filogenias previas como la de McGuire et al (2014), solo consideraron 284 especies (árbol ultramétrico). Se optó por la filogenia de Jetz et al. (2012), dado que el número de especies utilizado para su reconstrucción es cercano a número de especies con datos de distribución geográfica provenientes de Birdlife International (i.e. 344 especies continentales). El listado de especies utilizado en la filogenia se describe en el Anexo V.

La obtención de predictores históricos consistió en el cálculo de la distancia desde la raíz a los tips (historia individual de cada taxón). Esta métrica es usada como una medida de la tasa de divergencia de los taxa (Kerr & Currie 1999). De igual manera se calculó el número de nodos desde los tips a la raíz como indicador del nivel de desarrollo evolutivo (Kerr & Currie 1999). La relación entre la distancia raíz-tips y el número de nodos evidenció un coeficiente de correlación de 0.995, y dado que ambos índices indican igual cantidad de cambio que ha ocurrido desde la raíz a cada especie se optó por utilizar la distancia raíz-tips como variable histórica (Anexo VI). Los cálculos de la distancia raíz-tips se realizaron a través del paquete “adephylo” (Jombart & Dray et al. 2010) mediante la función “distRoot”. Esta función calcula la distancia de un conjunto de tips a la raíz. Complementariamente se estimó la historia compartida de los taxa, es decir, la longitud de ramas compartidas por dos o más especies desde la raíz hasta el ancestro común más reciente (MRCA por su sigla en inglés), para obtener una medida de cuan similares evolutivamente son las especies por unidad de análisis (i.e. celda). El cálculo de la historia compartida se realizó de acuerdo al largo de rama compartido por las especies que se encontraban presentes en una celda determinada. Los cálculos fueron realizados con la función findMRCA del paquete “phytools” (Revell 2012). Los resultados de ambos análisis (i.e. historia individual e historia compartida) fueron mapeados a resoluciones de 1 a 5 grados para ser utilizados como predictores históricos en los análisis de regresión y análisis de vías para explicar los patrones la diversidad de Trochilidos.

Relación Riqueza de especies, predictores históricos y espacio.

Dado que análisis exploratorios previos evidenciaron relaciones no lineales, además de la presencia de significativa de autocorrelación espacial, la relación entre la riqueza de especies y predictores históricos (i.e. historia única y compartida) se evaluó a través de modelos generales aditivos (GAM; Hastie & Tibshirani 1986) en el paquete “mgcv” (Wood 2018). Se utilizó el thin plate regression splines como función de smoothing (Wood 2003), limitando los smoothing a 4 grados de libertad para cada spline para evitar sobreajuste. Para tomar en cuenta la autocorrelación espacial, se utilizó la aproximación de residuos autocovariados (“RAC”; residuals autocovariate) (Crane et al. 2012). La autocorrelación espacial fue incluida en los modelos GAM agregando otro término al modelo (i.e. autocovariable), que representa la influencia de observaciones vecinas sobre la variable respuesta en una ubicación particular. Primero, se generó un modelo GAM con el predictor histórico (historia única o compartida) de manera individual y otro modelo integrando ambas variables. Los residuales de los modelos GAM fueron calculados y utilizados para calcular la autocovariable. Luego estos residuales provenientes de las autocovariables fueron utilizados como variables predictoras en los modelos. En todos los escenarios se evaluó la autocorrelación espacial mediante el índice I de Moran utilizando simulaciones de Monte-Carlo (999 iteraciones). Los cálculos se realizaron en el paquete “spdep” (Bivand & Piras 2015).

Integrando ambiente, historia y espacio para explicar la riqueza de especies.

Se utilizaron modelos análisis de vías (Path analysis) para evaluar los efectos directos e indirectos de cada variable explicativa (i.e. ambiental, espacial e histórica) sobre la riqueza de Trochilidos. Para reducir el alto número de variables ambientales y topográficas, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) para reducir el número de variables y que a su vez explicaran alta variabilidad (Anexo VII). A partir del análisis de PCA, se obtuvieron eigenvectores de los componentes ambientales y topográficos los cuales en conjunto con los predictores históricos (i.e. historia única e historia compartida) se incorporaron en el análisis de vías (Path Analysis) (Shipley 2000).

Se incluyó una combinación lineal de PCNM, donde se estimó el valor predicho de la regresión lineal entre la variable de respuesta riqueza específica y los PCNM seleccionados a través de la función `forward.sel` del paquete “`packfor`” (Dray et al. 2016). El valor predicho de esta regresión fue utilizado como un vector el cual representa el componente espacial del patrón de riqueza de Trochilidos. Los análisis consideraron las siguientes vías:

- 1) Riqueza ~ Historia única + Historia compartida + AET+ NDVI + PCA (ambiente) + PCA (topografía) + Valor predicho (PCNM)
- 2) NDVI ~ Historia compartida + PCA (topografía)
- 3) PCA (ambiente) ~ AET + Historia única
- 4) Historia única ~ Historia compartida

Los análisis de vías fueron realizados en el paquete “`Lavaan`” (Rosseel 2012) en el programa R. Para evaluar la significancia del modelo de vía general se usó la prueba de X^2 de ajuste de modelo basada en razón de verosimilitud (LRT). En el LRT se comparó el modelo actual (H_0) (i.e. modelo propuesto) con el modelo saturado (sin estructura) (H_1), es decir, se evaluó la diferencia entre la matriz de covarianza observada y esperada derivada del modelo. Se utilizó el estadístico χ^2 escalado de Satorra-Bentler dado que los datos no seguían una distribución normal (Canavero et al. 2018) (véase Anexo VIII). Si el test entrega un valor de p significativo, nuestro modelo (H_0) es rechazado, es decir, modelo ajustado es significativamente peor que un modelo sin estructura. Si el test no es significativo, nuestro modelo (H_0) no es rechazado, i.e. se ajusta de manera equivalente a un modelo full (Shipley 1997). Todas las variables fueron transformadas a logaritmo natural previo a los análisis, y los diagramas de vías fueron dibujados en el programa CmapTools (<http://cmap.ihms.us>).

RESULTADOS

Patrón geográfico observado de la riqueza de Trochilidos y tamaño de rango geográfico

La variación de la riqueza específica en relación a la latitud evidenció un marcado gradiente geográfico con un máximo de riqueza en el trópico (i.e. 38 especies), disminuyendo hacia mayores latitudes (Fig. 1). Esta tendencia es consistente a otras resoluciones espaciales (Anexo IX).

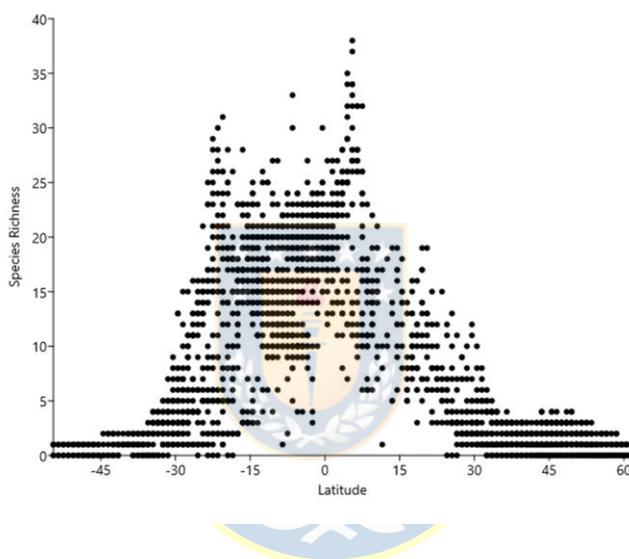


Figura 1. Variación latitudinal de la riqueza específica de Trochilidos a resolución de 1°.

El patrón geográfico de riqueza específica a resolución de 1° indicó que la máxima riqueza observada se situó en los Andes Norte, Bosque Atlántico y bosque húmedo de las Guayanas (Escudo Guayanés) (Fig. 2a). La menor riqueza específica se observó en el hemisferio norte en USA y Canadá, y para el hemisferio sur en Argentina y Chile (Fig. 2 a). De manera adicional el patrón de riqueza específica observado a distintos grados de resolución (i.e. desde 2 a 5°) fue cualitativamente similar, evidenciando los máximos y mínimos de riqueza en las mismas zonas descritas para resolución de 1° (Anexo XIII). El mapa de diversidad Beta (i.e. el recambio de especies) indicó que el mayor recambio de especies se presenta en los Andes Norte y centrales,

y norte de Argentina. Adicionalmente se observó un moderado recambio de especies en Mesoamérica y sur de EEUU (Fig. 2b).

La distribución de los tamaños de los rangos geográficos de las especies de la familia Trochilidae indicó una distribución asimétrica sesgada hacia la derecha (skewness=3.15; n=344) (Anexo X), indicando que la mayoría de las especies de Trochilidos presentan rangos geográficos reducidos (i.e. $< 12.298 \text{ Km}^2$). El tamaño mínimo de rango geográfico fue de 11.8 Km^2 (*Discosura letitiae*), y el máximo de $12.168.930 \text{ Km}^2$ (*Thalurania furcata*). El tamaño de rango geográfico promedio para Trochilidos fue de $1.165.554 \text{ Km}^2$.

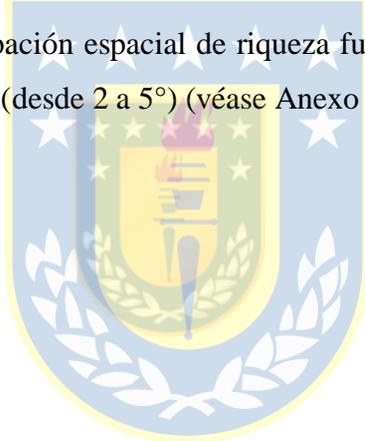
La representación espacial de los tamaños de rangos geográficos indicó que los rangos pequeños se sitúan siguiendo un cordón latitudinal desde México siguiendo la cordillera de los Andes. Por otro lado, las especies con rangos geográficos grandes se sitúan principalmente en el hemisferio norte, en la región este de Canadá y EEUU, y en el hemisferio sur en la Amazonia y el Chaco (Anexo X).

La riqueza de especies (Alpha) cuantificada por bandas latitudinales indicó una relación negativa y no significativa con la latitud ($m=-0.02$; $p=0.168$), explicando solo un 1% de la variabilidad. Al incorporar en el modelo el efecto del área de cada banda latitudinal la relación fue positiva y significativa ($m=0.02$; $p<0.05$) con una variabilidad explicada del 96%. La representación geográfica indicó que la riqueza específica mostró un máximo en los trópicos disminuyendo hacia mayores latitudes, patrón que se acentúa en el hemisferio Sur (Anexo XI). Respecto a la diversidad Beta, es decir, el recambio de especies, los resultados indican que la diversidad Beta evidenció una relación negativa y no significativa con la latitud ($m=-0.00003$; $p=0.943$). No obstante, al ponderar dicha relación por el área de las bandas latitudinales (i.e. residuales) el modelo explicó un 99% de la variación, indicando un fuerte efecto de la disponibilidad del área sobre el recambio de especies. La representación geográfica indicó que las zonas de mayor recambio se ubicaron principalmente en centro América y el Caribe, además de una zona discreta entre los $30 - 32^\circ\text{S}$ (véase Anexo XI).

La relación entre la diversidad Beta y Alpha fue negativa y significativa ($m = -0.006$; $p < 0.001$), indicando que aumentos de la diversidad Alpha son acompañados de una disminución significativa de la diversidad Beta (Anexo XII).

Análisis de clúster de riqueza específica

El análisis de clúster geográfico, Getis-Ord* indicó la existencia de 5 grupos de alta riqueza específica con probabilidades superiores al 95%, de igual manera se observaron zonas con una baja riqueza específica menor a la esperada por azar, principalmente en Canadá y Patagonia Argentina (Fig. 2 c). Por otra parte, el indicador de autocorrelación local Anselin Moran I, mostró una significativa agrupación de altos valores de riqueza formando un gran cluster en la región Amazónica, y dos agrupaciones discretas en Honduras y sur de México (Fig. 2 d). Los patrones geográficos de la agrupación espacial de riqueza fueron cualitativamente similares a distintas resoluciones espaciales (desde 2 a 5°) (véase Anexo XIII).



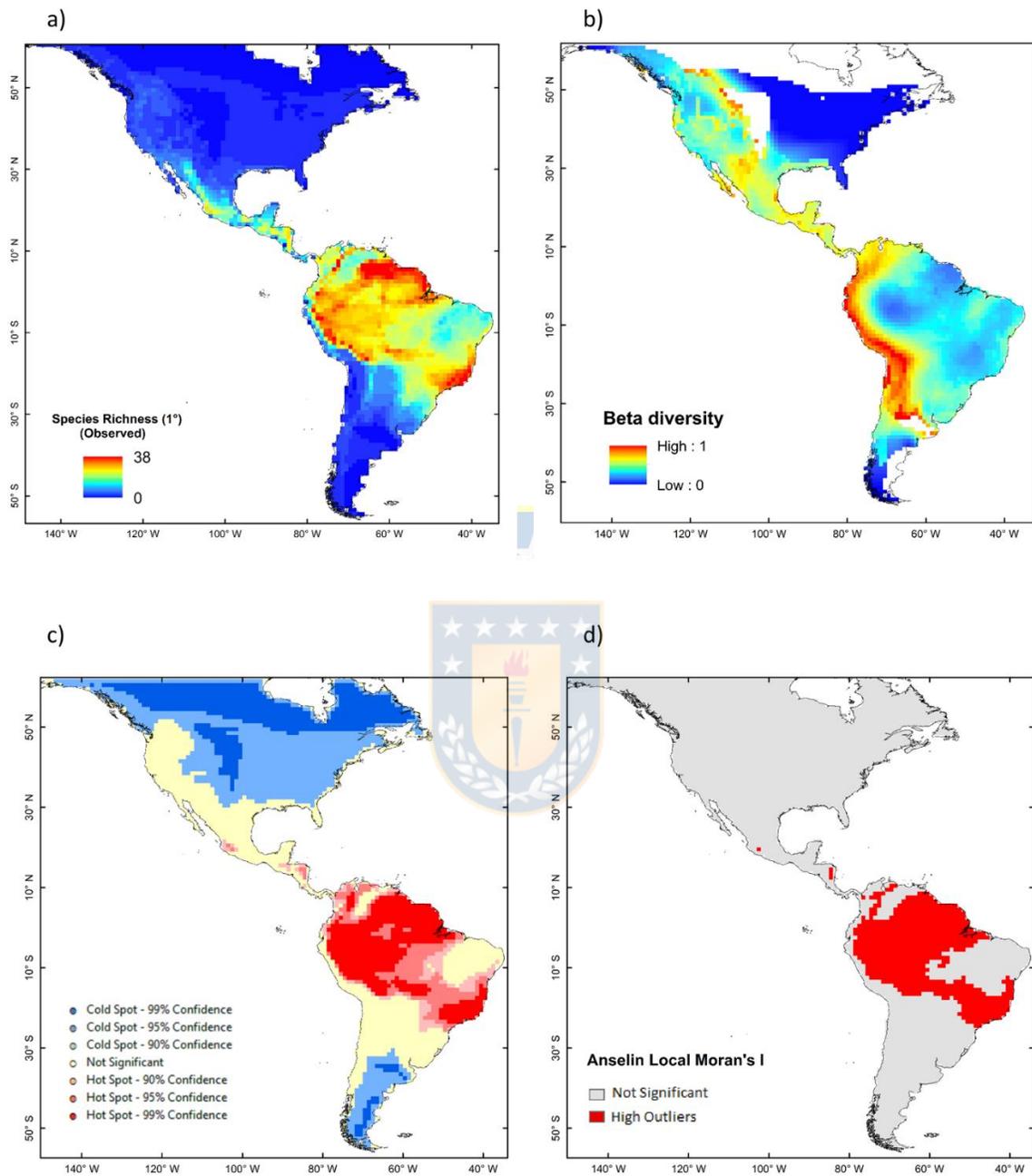


Figura 2. Mapas de riqueza específica y cluster espaciales. a) Riqueza específica, b) Diversidad Beta, c) Hots y Coldspot de riqueza y d) Cluster locales de riqueza (Anselin I de Moran).

Evaluación de hipótesis macroecológicas (modelos autoregresivos SAR)

Dado que los modelos autoregresivos (i.e SAR) presentaron un mejor ajuste en términos de bondad de ajuste (i.e. R^2), siendo además más homogéneos a las cinco resoluciones de análisis (1 a 5°) se optó por presentar los resultados de los modelos SAR, el detalle de los parámetros estimados por OLS, GLM y SAR se describen en el Anexo XIV.

Los resultados de los modelos de regresión SAR y considerando una resolución espacial de 1°, indicaron que las hipótesis macroecológicas que mejor explican el patrón de riqueza de Trochilidos fueron: 1) productividad y 2) variabilidad climática (Tabla II). A mayores resoluciones, estas hipótesis presentaron un $\Delta AIC < 2$, evidenciando sustancial apoyo para ambas hipótesis. Se exceptúa la resolución a 4° la cual entregó soporte a las hipótesis especie-energía y disponibilidad de agua (Anexo XIV), siendo igualmente plausibles y no diferenciándose de la hipótesis de productividad.

La variabilidad explicada por los modelos fue mayor a escalas más finas decreciendo a mayores resoluciones desde 92% a 54% (Tabla 2). Las variables involucradas en la hipótesis de productividad fue el NDVI y en la hipótesis de variabilidad climática correspondió a la estacionalidad de la temperatura (Bio 4) y estacionalidad de la precipitación (Bio15).

Tabla 2. Resumen de los porcentajes de varianza explicada (pseudo- R^2) de las hipótesis ecológicas evaluadas a través de SAR y seleccionadas por $\Delta AICc$, considerando distintas resoluciones espaciales.

	Resolución 1°	Resolución 2°	Resolución 3°	Resolución 4°	Resolución 5°
Hipótesis	Productividad	Variabilidad climática	Productividad	Productividad	Productividad
pseudo-R^2	0.92	0.78	0.66	0.64	0.54

Los mapas de las predicciones geográficas del modelo macroecológico, estimado a través de SAR indica de manera general, e independientemente de la escala espacial, una mayor riqueza específica en los Andes norte, Escudo Guayanés y El Bosque Atlántico (Fig. 3 a). Los residuales

del modelo indican que estos se distribuyen de manera heterogénea en el paisaje, con altos valores observados en los Andes Norte, indicando que el modelo si bien presenta un buen ajuste ($R^2=0.92$; $p < 0.05$), este no presenta una buena capacidad predictiva en dicha región (Fig. 3 b). Los modelos a distinta resolución espacial (Anexo XV) indicaron un patrón similar al descrito anteriormente, donde la riqueza predicha fue similar a la observada, pero con altos residuales observados en los Andes Norte.

En el Anexo XIV se describe un resumen de todos los modelos (OLS; GLM y SAR) por resolución. Se observó un mejor ajuste y rendimiento en términos de variabilidad explicada para los modelos SAR versus los métodos no espaciales. Adicionalmente, las predicciones geográficas de los modelos, indicaron que los valores predichos de los modelos SAR fueron los más cercanos a los valores observados de riqueza, y que los residuales de dichos modelos de distribuyeron de manera más homogénea versus los modelos no espaciales (Anexo XV).

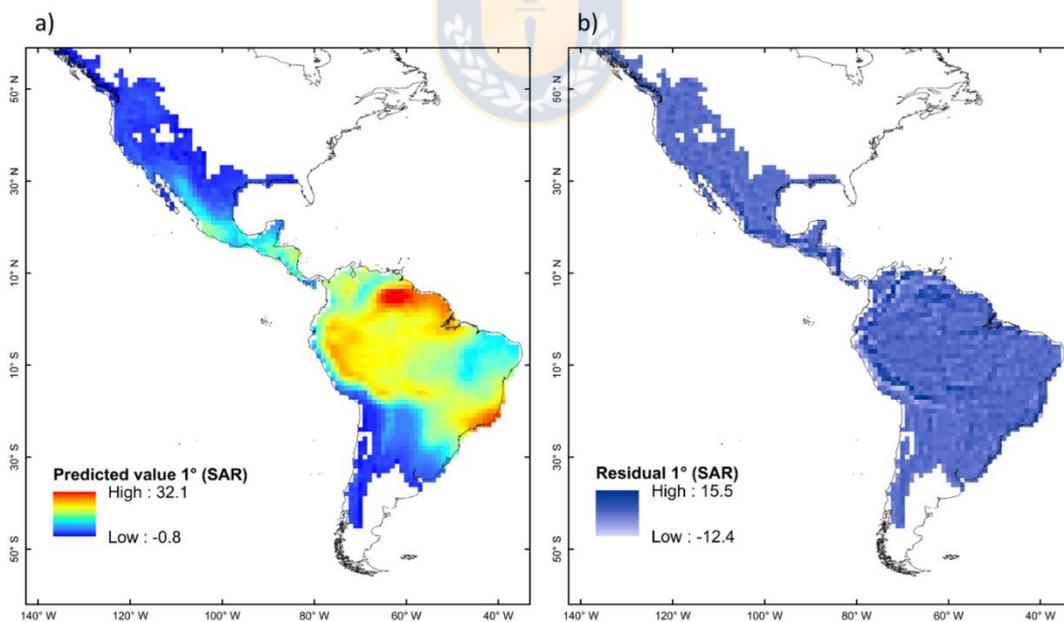


Figura 3. a) Predicción geográfica de la riqueza de Trochilidos mediante modelo SAR a resolución de 1°, b) Distribución de residuales de modelo SAR.

Patrón de riqueza específica por rangos geográficos (cuartiles).

El análisis del patrón de riqueza específica clasificando los rangos geográficos en cuartiles (1^{er}, rango reducido, 2^{do} reducido a mediano, 3^{er} mediano a grande y 4^{to} rango geográfico grande), indicó que, para las especies de pequeño, reducido a mediano y mediano a rango geográfico el patrón es explicado por la hipótesis de heterogeneidad de hábitat (Tabla 3). Para las especies de amplio rango geográfico (4^o cuartil) la hipótesis con mayor apoyo fue la hipótesis de disponibilidad de agua, siendo disponibilidad de este recurso el factor ambiental más importante para explicar el patrón de riqueza de especies de amplia distribución (Tabla 3).

La varianza explicada por los modelos para los distintos rangos geográficos indicó que la mayor variación explicada fue observada para especies de amplia distribución (4^o cuartil). Si bien la variación explicada para los rangos geográficos pequeños a mediano fue menor, la heterogeneidad de hábitat fue consistente y evidenció mayores coeficientes de determinación respecto al resto de las hipótesis (Tabla 4). La variación geográfica de los tamaños de los rangos geográficos (Anexo XVII) indicó que las especies de pequeño y pequeño a mediano rango geográfico se sitúan principalmente en los Andes, Llanos de Venezuela y Bosque Atlántico. Las especies con rangos medianos indicaron un patrón similar al anterior con una mayor riqueza en Los Andes Norte y Central, región del Caribe y Bosque Atlántico. Las especies de rangos geográficos grandes (i.e. 4^o cuartil, Anexo XVII) mostraron un patrón similar a la riqueza observada general (Fig. 1a), con máximos en los Andes del Norte, bosque Atlántico y el bosque húmedo de las Guayanas.

Tabla 3. Comparación de las hipótesis macroecológicas por categorías de rangos geográficos.

Cuartil	Hipótesis	variable(s)	df	Log likelihood	AICc	R ²
1°	Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad EVI (std)	4	-13.006	30.01	0.23
2°	Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad EVI (Shannon, std), Índice humedad topográfica, índice rugosidad topográfica	7	-282.491	578.98	0.18
3°	Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad EVI (Shannon, std, rango), Índice humedad topográfica, índice rugosidad topográfica	8	-1628.984	3274	0.33
4°	Disponibilidad de agua	Índice de aridez + Precipitación anual	5	-6567.868	13145	0.74

Tabla 4. Variabilidad explicada por modelo ambiental para distintos rangos geográficos (1° a 4° cuartil). En negrita valores superiores al 50% de variación explicada por modelo SAR.

Hipótesis	1° cuartil	2° cuartil	3° cuartil	4° cuartil
	R ²	R ²	R ²	R ²
Especie energía	0.02	0.09	0.21	0.60
Disponibilidad de agua	0.03	0.11	0.15	0.74
Balance de agua-energía	0.01	0.02	0.15	0.71
Productividad	0.00	0.04	0.12	0.60
Heterogeneidad de hábitat	0.23	0.18	0.33	0.52
Variabilidad climática	0.04	0.07	0.23	0.73
Especies - Área	0.02	0.04	0.18	0.65

Modelos predictivos Bayesiano, hipótesis macroecológicas y efecto espacial.

A diferencia de los modelos no espaciales los modelos Bayesianos iCAR indican que a todas las resoluciones espaciales estudiadas la máxima riqueza se encuentra situada principalmente en Los Llanos de Venezuela (Fig. 4). Respecto al efecto espacial, es decir, la variabilidad explicada del modelo sin considerar los predictores ambientales sobre el patrón de riqueza indicó un marcado efecto espacial, principalmente en la zona de máxima riqueza observada, además de las regiones del El Cerrado y Bosque Atlántico (Fig. 4). En las demás resoluciones el efecto espacial es más pronunciado en el hemisferio sur, en una extensa región situada en la vertiente occidental de los Andes y en las regiones de El Cerrado y el bosque Atlántico (Fig. 4). Respecto a la hipótesis macroecológica con mejor apoyo seleccionada por este método

correspondió en el caso de resolución de 1° fue la hipótesis especie-energía, y a resoluciones más gruesas (2 a 5°), correspondió a las hipótesis de productividad y especie-energía (Tabla 5). Adicionalmente a todas las resoluciones de análisis, se observó un significativo efecto espacial (i.e. Rho), lo cual denota un importante efecto espacial sobre la riqueza de especies (Anexo XVIII).

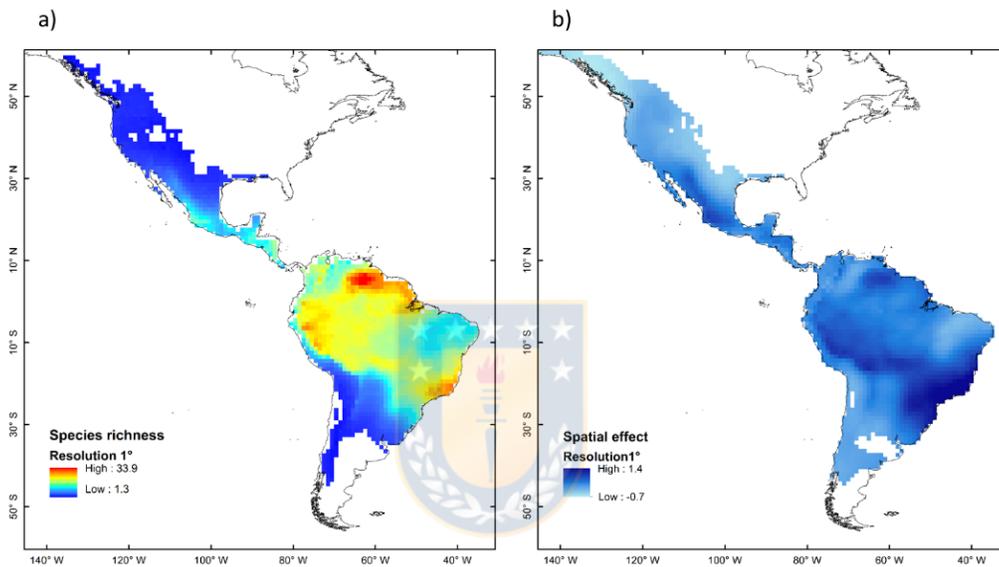


Figura 4. Mapa de riqueza específica predicha por modelo iCAR a resolución 1 °, a) riqueza predicha, y b) efecto espacial.

Tabla 5. Resumen de hipótesis seleccionadas para explicar el patrón de riqueza específica, en base a modelos iCAR bayesiano.

Resolución	Hipótesis ambiental	Deviance (mean)	Deviance (std)
1°	Especie-energía	8066	31.7
2°	Productividad	2009	20.63
3°	Especie-energía	977	15.7
4°	Especie-energía	555	13
5°	Productividad	341	11.6

Efecto de la escala y método de análisis sobre la evaluación de hipótesis macroecológicas

Respecto al efecto de la escala de análisis sobre las distintas hipótesis macroecológicas evaluadas, indicaron que 11 de 18 variables ambientales y topográficas estudiadas, mostraron pendientes homogéneas independientemente de la resolución espacial de los análisis, indicando que la relación entre variable dependiente y predictores es la misma independiente de la resolución de análisis (Tabla 6). Se excluyen de esta tendencia el PET, heterogeneidad (desv. estándar) y humedad topográfica (Tabla 6).

Respecto al método de estimación de parámetros (i.e. OLS, GLM y SAR), se observó que estos predicen un menor número de especies en relación a la riqueza observada, además en ningún caso se sobreestimó la riqueza específica. En general, los modelos no espaciales, presentaron altos residuales lo que indica una menor capacidad predictiva de estos métodos respecto a modelos que integran la autocorrelación espacial (i.e. SAR, iCAR) (Anexo XV).



Tabla 6. Resultados de Meta-análisis para evaluar la homogeneidad de las pendientes de la relación riqueza específica -variables ambientales y/o topográficas, considerando cinco escenarios de resolución espacial.

Hipótesis	Variabes	Estimado	Error estándar	Q	p valor	Variación
1) Especie-energía	Radiación UV (media)	8.6	13.519	7.390	0.117	homogéneo
	Radiación UV (estacionalidad)	0	5.224	2.033	0.730	homogéneo
	PET	22.4	23.574	15.616	0.004	heterogéneo
	Temperatura media (BIO 1)	0	5.271	0.051	1	homogéneo
2) Disponibilidad de agua	Déficit de agua (IA)	0	5.145	0.045	1	homogéneo
	Precipitación media anual (BIO 12)	0	5.134	0.013	1	homogéneo
3) Balance agua-energía	AET	0	0.919	0.002	1	homogéneo
4) Productividad	NDVI	0	5.060	0.69	0.953	homogéneo
5) Heterogeneidad de hábitat	Altitud	0	5.152	0.110	0.999	homogéneo
	Rango altitud	0	5.148	0.141	0.998	homogéneo
	Heterogeneidad (Shannon)	0	5.262	0.320	0.989	homogéneo
	Heterogeneidad (Rango)	11.6	15.898	9.175	0.057	homogéneo
	Heterogeneidad (Desv. Estándar)	246.6	166.980	153.914	< 0.0001	heterogéneo
	Índice rugosidad topográfica	0	5.083	0.654	0.957	homogéneo
	Índice de humedad topográfica	21.51	22.997	15.213	0.004	heterogéneo
6) Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación (BIO15)	0	5.179	0.198	0.995	homogéneo
	Estacionalidad Temperatura (BIO 4)	0	5.293	0.56	0.967	homogéneo
7) Especie-área	Área	0	5.200	0	1	homogéneo

Riqueza de especies de Trochilidos y predictores históricos.

El patrón geográfico de las historias únicas en celdas de 1° indicó una distribución de altos valores principalmente en los Andes (Fig. 5a) evidenciando un marcado gradiente latitudinal con máximos en zonas tropicales, específicamente a lo largo de los Andes Centrales y Norte (Fig. 5b). La historia única mostró una relación positiva y significativa con la riqueza de especies (OLS, $m=0.38$; $R^2=0.55$; $p<0.05$) (Fig. 5c). Respecto a la variación latitudinal de las historias compartidas, los mayores valores observados se distribuyen a mayores latitudes (Fig. 6 b). La distribución geográfica de las historias compartidas se ubicó en cuatro zonas discretas (tres en el hemisferio norte y una en el hemisferio sur, la primera en la costa Pacífico de Canadá, Baja California (México) y Texas (EEUU), así como en el norte de Chile (Fig. 6 a). La relación entre

riqueza específica e historias únicas fue negativa y significativa (OLS, $m=-34.4$; $R^2=0.5$; $p<0.05$) (Fig. 6c).

Por otra parte, las tendencias en el patrón geográfico de la historia única, e historia compartida reportadas a 1° de resolución fueron similares a las tendencias detectadas a mayores resoluciones. Los mapas de la variación geográfica de la historia única e historia compartida a resolución de 2 a 5° se describen en el Anexo XIX.

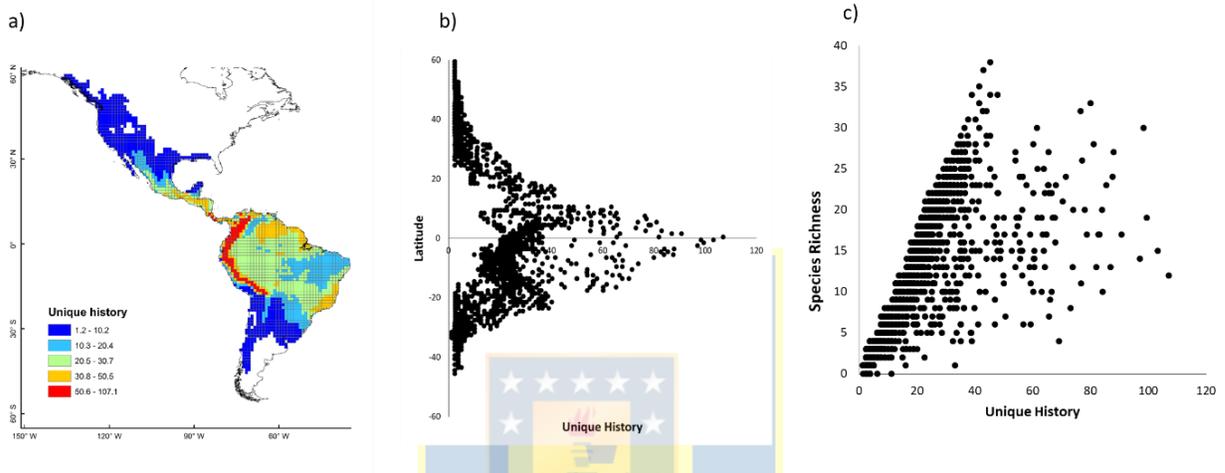


Figura 5. a) Variación geográfica de la historia única de Trochilidos, b) Tendencia latitudinal de la historia única en función de la latitud, c) relación de la riqueza de especies explicada por la historia única.

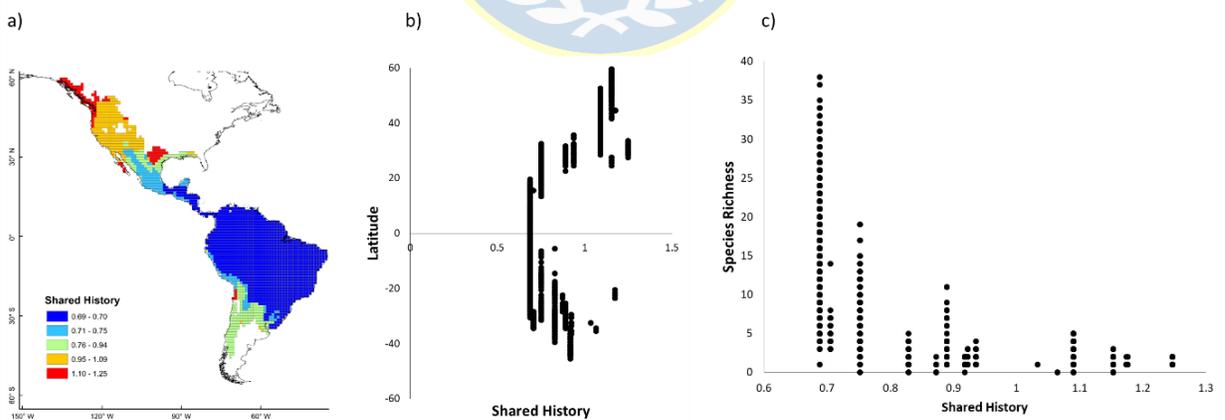


Figura 6. a) Variación geográfica de la historia compartida de Trochilidos, b) Tendencia latitudinal de la historia compartida en función de la latitud, c) relación de la riqueza de especies explicada por la historia compartida.

Al considerar la no linealidad de la relación riqueza- historia y el efecto de la autocorrelación espacial, los modelos GAM+RAC mostró una relación positiva y significativa de la riqueza e historia única, con un alto porcentaje de variación explicada (>78%) (Tabla 7). Al considerar el efecto de la autocorrelación mediante la adición de una autocovariable, el modelo GAM+RAC alcanzó un 90% de variación explicada. Por otra parte, la relación de la riqueza con la historia compartida fue negativa y significativa con un menor porcentaje de varianza explicada (66%) (Tabla 7). Al incorporar el efecto de la autocorrelación espacial, el porcentaje de variación explicada por el efecto de la historia compartida sobre la riqueza alcanzó un 90% de varianza explicada (Tabla 7).

Los modelos que consideraron interacciones entre los predictores históricos (historia única + historia compartida), revelaron un alto porcentaje de variación explicada (>83%, Tabla 7), aumentando de manera importante al considerar la autocovariable espacial (92%). De acuerdo con el criterio de información de Akaike, el modelo con mejor ajuste correspondería a aquel que considera la historia única + compartida + autocovariable (AICc=8472.95). En todos los modelos se observó una baja, pero significativa autocorrelación espacial (Moran's I $p < 0.001$) (Tabla 7).

Tabla 7. Modelos de generales aditivos GAM + RAC, para modelar la relación entre riqueza específica de Trochilidos y predictores históricos (historia única y compartida).

Variable	Predictor	% DE	R ²	Moran's I	p valor	AICc	ΔAIC
Riqueza de Especies	Historia Única	83.2	0.781	0.149	0.001	9680.602	1207.652
	Historia Única + autocovariable	91	0.898	0.027	0.001	8623.815	150.865
	Historia compartida	72.8	0.658	0.072	0.001	10992.573	2519.623
	Historia compartida + autocovariable	89.8	0.900	0.019	0.001	8772.917	299.966
	Historia única + Historia compartida	86.7	0.829	0.039	0.001	9236.232	763.282
Historia única + Historia compartida + autocovariable	92.2	0.918	0.011	0.001	8472.95	0	

%DE= porcentaje de Devianza total explicada por cada modelo; R²= pseudo coeficiente de determinación; Moran's I = índice I de Moran por cada modelo estimado con 999 simulaciones de Monte Carlo y p valor asociado; AICc= criterio de Información de Akaike corregido y ΔAIC=delta Akaike.

Análisis de vías para explicar el patrón de riqueza de especies (Path Analysis) en función de predictores ambientales, espaciales e históricos.

Los análisis de vías considerando predictores ambientales/topográficos, espaciales y predictores históricos (historia única, historia compartida) indicaron que para una resolución de 1°, la riqueza específica es explicada significativamente por la historia única, productividad (NDVI) y componentes espaciales (i.e. PCNM) (Fig. 7). La historia compartida del grupo no evidenció relación significativa con la riqueza de especie de Trochilidos. Por otra parte, el predictor espacial mostró una importancia significativa, además de presentar el coeficiente más alto (> 0.5). De manera similar, otra importante vía fue la relacionada a la productividad, siendo el NDVI un predictor significativo, favoreciendo el apoyo de la hipótesis de “Productividad” como un potencial mecanismo ecológico que explicaría el patrón geográfico de riqueza de Trochilidos.



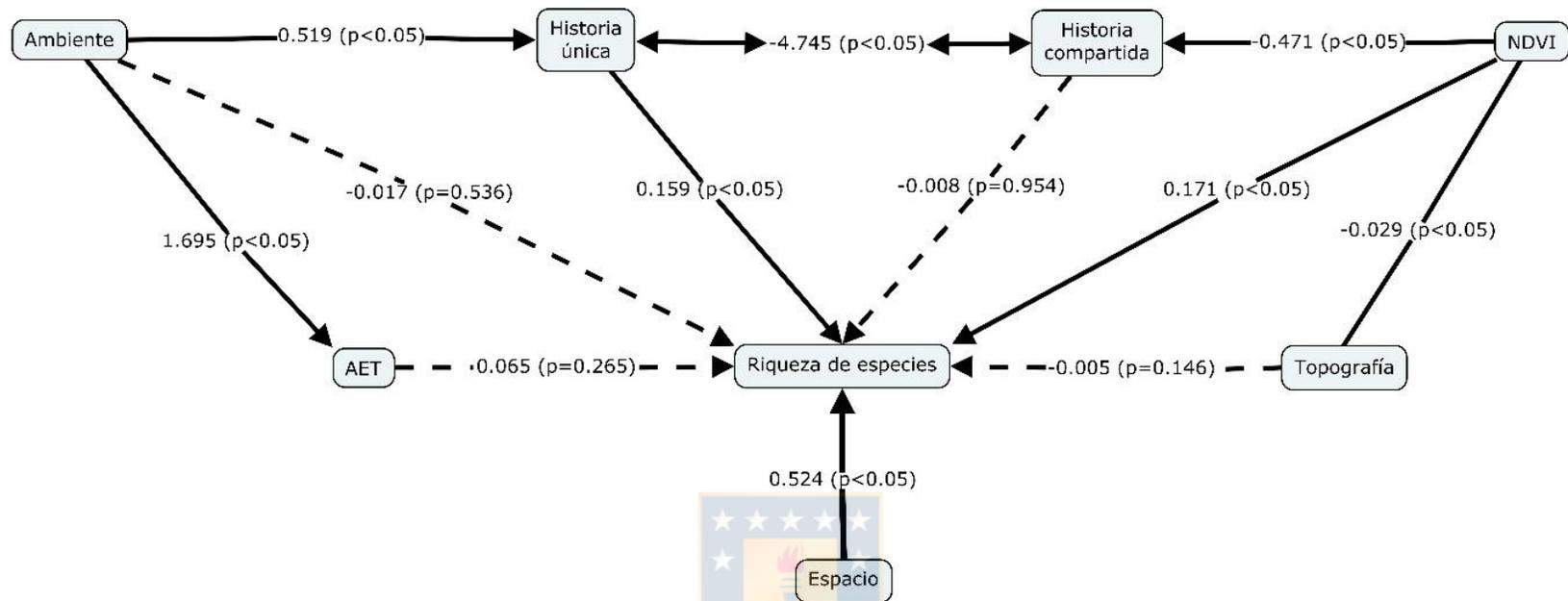


Figura 7. Diagrama de vías y coeficientes para la riqueza de especies (resolución 1°), considerando efectos directos e indirectos de las variables ambientales, espaciales e históricos (historia única e historia compartida $X^2_{(10)}=6.771$; RMSEA=0.168 [0.164 - 0.173]). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada vía. Líneas continuas indican relaciones significativas ($p < 0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p > 0.05$).

DISCUSION

Patrón geográfico de la riqueza de Trochilidos

El patrón biogeográfico de los Trochilidos es consistente e independiente de la escala espacial, con mayor riqueza de especies en los trópicos y una disminución paulatina hacia los polos, lo cual concuerda con lo previamente descrito para avifauna en general (e.g. Blackburn & Gaston 1996a; Orme et al. 2005, 2006; Rahbeck et al. 2007). Específicamente, este patrón de riqueza concuerda con el reportado para Trochilidos por Rahbeck & Graves (2000), a pesar de que estos autores solo consideraron una parte del rango total de distribución de los Trochilidos (i.e. Sudamérica). Por lo cual, el máximo observado en los Andes Norte, Bosque Atlántico y Escudo Guayanés y una menor riqueza en el hemisferio norte (i.e. USA y Canadá) constituiría un patrón consistente espacial y temporalmente (Fig. 2a). Cabe destacar que este patrón de riqueza es concordante con lo reportado para mamíferos y anfibios (Jenkins et al. 2013), entregando evidencia adicional empírica al denominado patrón latitudinal de especies (Rohde 1992; Willig et al. 2003; Gaston 2007; Hurlbert & Stegen 2014), el cual sería taxa independiente.

El patrón de riqueza espacial es consistente a diferentes escalas espaciales de análisis y evidenció un alto recambio en los Andes Norte y Centrales, y norte de Argentina (Fig. 2b), en conjunto con una menor riqueza total por área, revelando que las zonas con alta diversidad beta están asociadas a una baja diversidad alpha, por lo que zonas con alto recambio espacial de especies acumulan menor número de especies (véase Anexo XII). Aspecto que por primera vez se describe en la familia Trochilidae, aunque concuerda con lo descrito para aves de Europa (Koleff & Gaston 2002). De acuerdo a Baselga (2008), la independencia entre riqueza y recambio se debería a que faunas menos diversas son consecuencia de recolonización postglacial, eventos que generarían fragmentación de hábitat y recolonizaciones heterogéneas en el paisaje, generando un mosaico de especies con acotados rangos de distribución. De hecho, este tipo de eventos climáticos, en conjunto con el levantamiento de los Andes y la formación del Istmo de Panamá, tuvieron un reconocido

impacto en los patrones de diversificación de Trochilidos (MacGuire et al. 2014; Oüvernay et al. 2018). Esto podría explicar el mayor recambio de especies de Trochilidos observado en los Andes y su vertiente oriental asociado a la complejidad topográfica propia de estas regiones (*sensu* Melo et al. 2009), situación descrita también para otros vertebrados (Melo et al. 2009; Maestri & Patterson 2016). Aunque en particular para Trochilidos también se asociaría al alto grado de especialización mutualista observado en zonas tropicales de Bosques montanos (Costa Rica, Colombia, Bosques Atlánticos Brasileños) (Dalsgaard et al. 2011). Por otra parte, las zonas con mayor riqueza de especies están fuertemente determinadas por el área disponible (véase Anexo XI), es decir, la mayor riqueza alpha ocurre cuando la disponibilidad de área es mayor y la diversidad beta cuando el área disponible es más reducida pero heterogénea. En el primer caso la mayor riqueza alpha obedece a la reconocida relación biogeográfica especie-área (Lomolino 2001), para lo cual se enumeran numerosas explicaciones causales (Rosenzweig 1995; Lomolino 2001), las cuales no se evaluaron en este trabajo, pero dejan la puerta abierta para futuros trabajos en este tema.

La agrupación de zonas significativas de alta riqueza (Fig. 2c), o Hotspot de diversidad, que presentan un menor recambio espacial, denotan que el espacio *per se* (autocorrelación espacial endógena) actúa de manera importante en estas áreas, indicando que factores ecológicos como dispersión, contagio entre otros son relevantes (Legendre 1993; Miller et al. 2007) y modularían la riqueza observada en dichos Hotspots. En consecuencia, la asociación del patrón observado a la relación especie-área se debería a que cuando existe alta disponibilidad de área total las especies tienden a ocupar las mismas zonas, pero en menor abundancia y mayor dispersión espacial en el área total, lo cual disminuiría la presión generada por interacciones biológicas negativas de escala local y favorecería la coexistencia en el paisaje. Esta hipótesis podría explicar la existencia de la macrozona de alta riqueza en el Amazonas (i.e. Hotspot) y algunas zonas de alta riqueza secundaria en el hemisferio norte (Honduras y sur de México), denotando un importante factor espacial en el origen de los cluster de alta riqueza (Anselin 1995; Mitchell 2005; Martínez & van der Hoek 2018), tendencia consistente para las distintas resoluciones espaciales en Trochilidos (véase Anexo

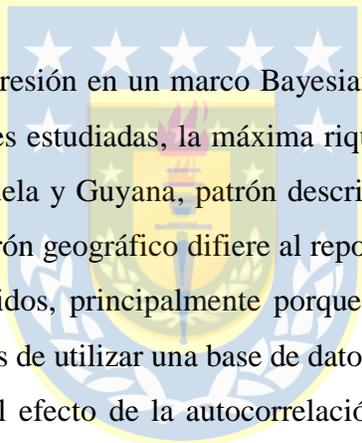
XV), indicando que el efecto espacial se encuentra presente independientemente de la escala de trabajo.

Hipótesis macroecológicas

Basados en la evidencia proveniente de aplicar un enfoque multi-escala, regresión espacial, y selección de modelos, las hipótesis macroecológicas más plausibles que explicarían el patrón de riqueza específica fueron la de productividad y variabilidad climática, siendo los predictores NDVI (hipótesis de productividad), y estacionalidad de la temperatura y precipitación (hipótesis de variabilidad climática), los factores ambientales que modularían la riqueza de Trochilidos independientemente de la escala utilizada. Nuestros resultados adhieren a la mayoría de estudios que demuestran la significativa relación riqueza-productividad (Pianka 1966; Rohde 1992; Rosenzweig 1995; Mittelbach et al 2001; Blackburn & Gaston 1996b; H-Acevedo & Currie 2003; Hawkins et al. 2007; Jetz & Fine 2012), por lo que esta hipótesis constituye un potente mecanismo para explicar la distribución espacial de la riqueza de Trochilidos. Particularmente, la productividad primaria estimada través del índice NDVI manifiesta una estrecha relación entre con el metabolismo de los colibríes. Este grupo posee las tasas metabólicas más altas del reino animal (Pearson 1950; Krüger et al. 1982), por lo cual, la disponibilidad permanente de ambientes ricos en energía y productivos ambientalmente, como sucede en los trópicos es imprescindible para mantener poblaciones estables y con los requerimientos nutricionales necesarios, principalmente néctares ricos en azúcares que son utilizados para mantener su alto metabolismo, así como para generar reservas energéticas en forma de grasas para volar grandes distancias (Suarez 2013; Suarez & Welch 2017).

Por otra parte, la hipótesis de variabilidad climática, ha sido asociada a ambientes climáticamente estables que a lo largo de la historia han favorecido una mayor acumulación de especies (Pianka 1966; Jablonski 1991; Gaston & Blackburn 1996; Hawkins et al. 2006; Brown 2014). En efecto, la alta riqueza de Trochilidos (Fig. 1a) se encuentra asociada a climas tropicales estables a lo largo del tiempo (Brown 2014), como la cuenca Amazónica,

aunque también a ambientes más dinámicos climáticamente como los Andes, donde se podrían haber favorecido procesos históricos de especiación en la banda extremadamente larga y estrecha de hábitat de línea arbórea andina caracterizada por los fenómenos meteorológicos locales y estocásticos que promueven la fragmentación (Graves 1988, Fjeldsa et al. 1999). Por otra parte, zonas de menor riqueza se vinculan a ambientes extratropicales o templados mayormente expuestos a los efectos de la variabilidad climática (Hawkins et al. 2007) y una menor cantidad total de área disponible. Por lo anterior, la mayor riqueza de Trochilidos desde un punto de vista macroecológico se asocia a amplios ambientes productivos, pero climáticamente variables a escala local y regional los cuales son capaces de soportar un mayor número de especies dado que favorecerían las relaciones locales de especialización mutualista que son fundamentales para la sobrevivencia de Trochilidos.



La aproximación de regresión en un marco Bayesiano (i.e. iCAR), identificó que a todas las resoluciones espaciales estudiadas, la máxima riqueza se situó principalmente en tierras altas del este de Venezuela y Guyana, patrón descrito para aves del Nuevo Mundo (Hawkins et al. 2006). Este patrón geográfico difiere al reportado previamente por Rahbeck & Graves (2000) para Trochilidos, principalmente porque estos autores ocupan distintos predictores ambientales, además de utilizar una base de datos de distribución más pequeña y no considerar explícitamente el efecto de la autocorrelación espacial. Adicionalmente, se apreció un marcado efecto espacial principalmente en las zonas de máxima riqueza observada, además de las regiones del El Cerrado y Bosque Atlántico. Desde un punto de vista ecológico, el efecto espacial puede ser vinculado a la variabilidad espacial intrínseca de la riqueza (*sensu* Pennino et al. 2017), reflejando la existencia de una estructura espacial propia. Por lo anterior, la presencia de efecto espacial de la riqueza indicaría que esta podría estar regulada por procesos biológicos estructurados espacialmente, como por ejemplo competencia, reproducción, procesos de agregación, dispersión (Legendre 1993), así como preferencias de hábitat dentro de gradientes ambientales espacialmente estructurados (Miller et al. 2007; Miller 2012) y que estarían operando y modulando la riqueza de especies de Trochilidos. En particular para Trochilidos las fuertes relaciones mutualistas que prestan con la flora local podrían estar espacialmente estructuradas para permitir la coexistencia en el

paisaje local de áreas amplias y productivas. Esto también podría explicar por qué la hipótesis de especie-energía (Wright 1983; Currie 1991) jugaría un papel fundamental a resolución de 1° y mayores (véase Tabla 5), dado que las relaciones mutualistas de Trochilidos están asociadas a la obtención de energía desde las flores que mantienen su metabolismo extremo y único (Suarez et al. 1986; Suarez et al. 1990; Ortiz-Pulido et al. 2012). Estos resultados complementan lo reportado por el método SAR (i.e. hipótesis productividad y variabilidad climática), dado que las variables predictoras de energía como AET, PET o NDVI han sido indistintamente ocupadas como buenos proxy tanto de la hipótesis de energía como productividad (Wright 1983; Hawkins et al. 2007). Por lo cual, si bien modelos iCAR y SAR tienen un marco estadístico distinto, ambas aproximaciones convergen en que la productividad es clave para explicar los patrones geográficos de Trochilidos, como también ha sido reportado para aves del Nuevo Mundo (Hawkins et al. 2007). Claramente nuestros resultados reafirman la idea que los métodos que consideran el espacio en la evaluación de las hipótesis macroecológicas son los más apropiados (Rangel et al. 2010), dado que muestran menor variación residual y una mejor capacidad predictiva en términos de bondad de ajuste respecto a métodos no espaciales (Tognelli & Kelt 2004; Dormann et al. 2007). Particularmente, los modelos SAR e iCAR son los más idóneos para predecir y explicar los patrones de riqueza observados (e.g. Tognelli & Kelt 2004; Bahn et al. 2006; Bahn et al. 2006; Dormann et al. 2007; Kuhn 2007), por lo cual modelos ecológicos y/o biogeográficos que hacen uso de información espacial, deben obligatoriamente utilizar estas aproximaciones (e.g. Holloway & Miller 2015), dada su idoneidad para tratar con datos espaciales de la biodiversidad.

Un interesante patrón biogeográfico propio de los Trochilidos es que la mayoría de los Trochilidos presentan rangos geográficos pequeños (i.e. $< 12.298 \text{ Km}^2$), considerando como referencia los 50.000 Km^2 como límite para determinar especies con rangos geográficos restringidos (Peterson & Watson 1998). El patrón de rangos de los Trochilidos es concordante con lo descrito para avifauna del neotrópico, los cuales presentan en su mayoría rangos geográficos reducidos (Orme et al. 2005). Así también, se pudo observar que las regiones de montañas son aquellas con mayor presencia de especies de rangos geográficos

reducidos (véase Anexo XVII), concordando con lo reportado por Orme et al. (2006), quienes indican que la ubicación geográfica de rangos geográficos pequeños se sitúa en islas, así como en áreas montañosas. Explicaciones a este hallazgo podría ser la mayor disponibilidad de recursos, hábitat y refugios proporcionados por ambientes heterogéneos propio de áreas montañosas (De Bonilla et al. 2012; Stein et al. 2014, 2015), favoreciendo la mantención y acumulación de una mayor diversidad con relación a ambientes homogéneos (e.g. Zizka & Antonelli 2018; Antonelli et al. 2018).

Si bien existen múltiples hipótesis macroecológicas para explicar los patrones generales de riqueza (Rohde 1992; Willing et al. 2003; Brown 2014), las hipótesis que explican los patrones de distribución de riqueza considerando categorías de rangos geográficos (e.g. cuartiles de distribución), son distintas a las señaladas para explicar los patrones globales de diversidad (e.g. Orme et al. 2006; Rahbeck et al. 2007), así como también los predictores de dichas hipótesis (Rahbeck et al. 2007). En este trabajo se encontró evidencia que para pequeños a medianos rangos geográficos (i.e. 1 a 3° cuartil) la hipótesis con mejor soporte fue la heterogeneidad de hábitat, siendo la variable heterogeneidad del índice de vegetación mejorado (EVI por sus siglas en inglés), el predictor ambiental más plausible para explicar la riqueza de Trochilidos de rango geográfico pequeño. En consecuencia, para estas especies ocupar áreas con alta heterogeneidad de hábitat podría disminuir la presión generada por interacciones biológicas negativas de escala local y favorecería la coexistencia de las relaciones mutualistas propias de cada especie en el paisaje. Otros trabajos sobre diversidad de Trochilidos, también indican la importancia de la heterogeneidad de hábitat para especies de rango geográficos reducidos (Rahbek & Graves 2000), constituyendo uno de los mecanismos estructuradores claves para explicar su riqueza, dado que la heterogeneidad se asocia estrechamente a una mayor disponibilidad de recursos, refugios y nichos disponibles (Stein et al. 2014, 2015). La heterogeneidad de hábitat tendría profundas implicancias en los requerimientos de Trochilidos, como por ejemplo la presencia de refugios, zonas de alimentación, y sitios de nidificación (Stirnemann et al. 2015), todos aspectos de hábitat que les brindan mayores oportunidades ante eventos extremos (véase Borchsenius 1997 para un ejemplo en plantas). Un punto importante a considerar es que, si

bien se reconoce la importancia de la heterogeneidad de hábitat para especies de rangos restringidos, este es aún más importante cuando existe una mayor disponibilidad energética (Kerr & Packer 1997), situación observada en Trochilidos, cuya mayor diversidad observada y predicha ocurre en los trópicos (véase Fig. 1a; Anexo XV). Es decir, ambientes con mayor disponibilidad energética y heterogéneos topográficamente serían los sitios donde co-ocurren un mayor número de especies de Trochilidos de rangos geográficos reducidos.

En otro extremo las especies de rangos geográficos grandes (i.e. 4° cuartil), presentan un patrón geográfico similar al conjunto de todas las especies y al observado en avifauna del neotrópico en general (Rahbeck et al. 2007) (véase Fig. 1a; Anexo XV). Esto indica que, si bien la mayoría de las especies de Trochilidos tienen rangos restringidos, el patrón general de riqueza de especies es dominado por las especies de amplio rango geográfico (véase Anexo XVI y XVII) (Rahbeck et al. 2007). Para estas especies la hipótesis de disponibilidad de agua (Rodríguez et al. 2005) es la que mejor explica su riqueza en el paisaje, coincidiendo con Rahbeck et al. (2007). En nuestro caso, la disponibilidad hídrica constituye un factor ambiental que explica el patrón de riqueza de especies de amplia distribución (i.e. $> 1.106.498 \text{ Km}^2$), pero no fue el factor más importante cuando se consideraron todas las especies de Trochilidos, adhiriendo a la evidencia que indica que las variables ambientales para explicar los patrones de distribución de especies de rangos geográficos pequeños y grandes son distintas (H-Acevedo & Currie 2003).

Predictores históricos y conservatismo de nicho ecológico

El mayor número de historias únicas observado en zonas tropicales montañosas, que explican un 83,2% de la variabilidad de la riqueza específica (91% considerando el efecto espacial intrínseco), sustenta que la mayor acumulación de especies en el paisaje está dada por especies que han evolucionado de manera independiente, generándose una alta co-ocurrencia de especies, acompañada de un bajo recambio espacial (véase Fig. 1b y 5). Esto se puede explicarse ecológicamente por segregación local de los ejes de nicho, particularmente de recursos tróficos, y de esta manera, las áreas hotspots se generarían por baja competencia por recursos que favorece la co-existencia de Trochilidos, lo cual es coherente con su alto grado de especialización en las redes tróficas de relaciones plantas-colibríes, las cuales están

asociadas a la riqueza de especies, precipitación y velocidad de cambio climático del cuaternario (Dalsgaard et al. 2011). Explicaciones evolutivas de este patrón indican que clados basales (i.e. posición basal en la filogenia) están presentes o confinados en zonas tropicales, dado que estos se originaron y se han adaptado a ambientes cálidos y húmedos (Hawkins et al. 2005, 2006, 2007), lo cual genera la incapacidad de colonizar ambientes templados más fríos, producto del alto conservatismo de su nicho ecológico (Wiens & Donoghue 2004; Wiens & Graham 2005). Por lo anterior, el patrón observado de mayores historias únicas en los Andes tropicales, entrega evidencia que el conservatismo de nicho ecológico constituye un mecanismo evolutivo plausible y que ha acumulado un importante sustento empírico para distintos taxa de vertebrados e invertebrados (Hawkins & DeVries 2009; Wiens & Graham 2005; Buckley et al. 2010; Kozak & Wiens 2010).

La distribución de historias compartidas mostró un patrón geográfico distinto al de las historias únicas, exhibiendo una relación negativa con la latitud, y situándose principalmente en zonas extratropicales en ambos hemisferios. Este predictor histórico explicó un 72% de la variabilidad aumentando a un 90% cuando se consideró el efecto espacial de la riqueza, indicando al igual que la historia única, que las historias compartidas se encuentran agrupadas o estructuradas espacialmente en el paisaje, pero en zonas templadas. Por lo anterior, las agrupaciones geográficas de las historias compartidas indican que la baja diversidad observada en zonas templadas obedece a que las especies presentes en estas regiones comparten características por historias evolutivas con ancestría común y menor diferenciación en los ejes de nicho, lo que aumentaría el efecto de la competencia modulada rasgos biológicos que influyen en la habilidad de las especies para co-existir (Webb et al. 2002). Este fenómeno fue descrito hace décadas y se denominó hipótesis de Darwin, o hipótesis “competencia por parentesco” la cual predice que la similitud en el uso de recursos se debe a la ascendencia compartida, que genera que especies estrechamente relacionadas muestren una mayor competencia por recursos que especies más distantes filogenéticamente (Cavender-Bares et al. 2009), y por tanto, tienden a co-ocurrir menos (véase Fig. 6 y 1b).

Integrando las evidencias

Finalmente, la integración de los predictores de distinta naturaleza (i.e. ambientales, espaciales e históricos) en un único marco metodológico (i.e. Análisis de vías), permitió sustentar la hipótesis que la agregación regional de especies se relacionó positivamente con el componente histórico (historia única), entregando evidencias para inferir que el conservatismo de nicho ecológico sería un mecanismo histórico para explicar la variación regional de riqueza de Trochilidos. Sin embargo, el conservatismo del nicho ecológico constituiría un mecanismo histórico complementario a explicaciones de tipo ecológicas, dado que componentes idiosincráticos del ambiente como la productividad y el efecto del espacio (autocorrelación) también constituyen estructuradores del patrón geográfico de la riqueza de Trochilidos. En consecuencia, el efecto significativo de la historias únicas, por sobre la historia compartidas (véase Fig. 7; Tabla 7), en conjunto con componentes ambientales como la productividad (NDVI) y el espacio (PCNM), son importantes moduladores de la riqueza específica. Siendo en el caso de la productividad un factor ampliamente reconocido para explicar la riqueza de especies (Pianka 1966; Waide et al 1999; Mittelbach et al. 2001), y previamente reconocido por modelos espaciales (i.e. SAR) como la hipótesis macroecológica que por sí sola es la más plausible para explicar el patrón geográfico de riqueza de Trochilidos, así como también para avifauna neotropical en general (Hawkins et al. 2007). Respecto al efecto espacial significativo, este corroboró que el patrón de riqueza se encuentra espacialmente estructurado en el paisaje, y que explica una parte importante de la variabilidad observada como ha sido descrito para diversos grupos de vertebrados (Tognelli & Kelt 2004, Dormann et al. 2007; Miller et al. 2007).

Capítulo N°2

Patrón geográfico y causas que originan y mantienen el endemismo en Trochilidos

RESUMEN

Las especies endémicas y la distribución espacial de las áreas de endemismo han sido objeto de estudio de la biogeografía desde los primeros naturalistas y biogeógrafos del siglo XIX. Respecto a las causas que originan y mantienen el endemismo son numerosas, reconociéndose que los factores históricos-evolutivos originan los patrones de endemismo y los factores ambientales, como el clima y la heterogeneidad del paisaje mantienen dichos patrones. Sin embargo, la evaluación de la importancia relativa de estos mecanismos para explicar los patrones de endemismo es aún desconocido, ignorándose además el efecto del espacio en los patrones descritos a la fecha. Por ello, en el presente capítulo, usando como modelo de estudio las aves Trochilidos del Nuevo Mundo, se evaluó la pregunta central de ¿qué mecanismo ambiental, histórico-climático y espacial estructura los patrones de riqueza de endemismo? Inicialmente se propuso que dado que la formación histórica de ambientes variables topográficamente ha favorecido procesos de especiación y por lo tanto debería haber una relación positiva de la riqueza con paisajes heterogéneos y productivos. Para evaluar esta hipótesis, primero se determinaron las áreas de endemismo de especies de la familia de aves Trochilidae utilizando una mejora en Análisis Bayesiano de Endemismo previos (BAE). Luego mediante regresiones espaciales se evaluaron hipótesis ambientales e histórico-climáticas, y mediante análisis de vías se integraron los efectos directos e indirectos de los componentes ambientales, histórico-climáticos y espaciales.

Los resultados indicaron que el método BAE detecta un mayor número de endemismo que métodos no probabilísticos. Los modelos más probables de endemismo a menor resolución (1°) indicaron que procesos de dispersión son los más probables. Sin embargo, a mayores resoluciones espaciales (2 a 5°), los procesos de extinción o especiación serían igualmente probables. Desde un punto de vista ecológico, el endemismo se asocia a ambientes altamente heterogéneos, favoreciendo la hipótesis de heterogeneidad de hábitat como la más plausible.

Sin embargo, factores como la alta energía y productividad jugarían un rol fundamental como predictores del endemismo, indicando que los patrones de endemismo no obedecen a un mecanismo único, sino que es explicado por factores multicausales tanto ecológicos como históricos. Este capítulo no solo se propone una mejora en el método de determinación de áreas de endemismo bajo un marco Bayesiano, sino también se proponen los procesos ecológicos, histórico-climáticos y espaciales que estructuran el endemismo a escala biogeográfica.



INTRODUCCION

Las especies endémicas y la distribución espacial de las áreas de endemismo han sido objeto de interés central de la biogeografía desde los primeros naturalistas y biogeógrafos del siglo XIX (Parenti & Ebach 2009). En la actualidad las definiciones de endemismo son numerosas, sin embargo, es ampliamente aceptado que un taxón endémico es básicamente aquel que se encuentra restringido a un área geográfica particular (Morrone 2014; Hobohm & Tucker 2014). El endemismo *per se* es un concepto relativo dependiente de la escala espacial empleada y la jerarquía taxonómica utilizada para su definición (Cowling & Samways 1994; Morrone 1994). En conjunto con la identificación de los taxa endémicos y su importancia como unidad biogeografía básica, la delimitación geográfica de las áreas de endemismo (i.e. áreas donde ocurre una restricción coincidente de dos o más taxa (*sensu* Laffan & Crisp 2003) constituyen uno de los mayores desafíos de la biogeografía (Espinosa et al. 2001). Dada su importancia, en la literatura se encuentran numerosas definiciones, aunque en las revisiones de Posadas & Miranda (1999) y Parenti & Ebach (2009) coinciden en indicar que las áreas de endemismo son áreas geográficamente pequeñas que presentan un número significativo de especies que no están presentes en ninguna otra área, y que además presentan distribuciones relativamente congruentes (Platnick 1991). Una definición complementaria a las anteriores es la de Morrone (1994), quien agrega que un área de endemismo presenta una congruencia distribucional no aleatoria entre diferentes taxa con áreas anidadas dentro de áreas más grandes (Morrone 2009) lo que resulta en una tendencia para concentrar áreas que contienen especies únicas (i.e. especies endémicas). Otras definiciones incorporan un contexto filogenético, como la de Harold & Mooi (1994) quienes indican que las áreas de endemismo corresponden a regiones geográficas que comprenden la distribución de dos o más taxa monofiléticos que exhiben congruencia de distribución geográfica y filogenética. Esta definición cumple con una de las premisas más importantes respecto a las áreas de endemismo, la cual indica que las especies en un área de endemismo comparten una historia única y tienen similares relaciones biogeográficas (Linder 2001). Las numerosas definiciones de especies endémicas y área de endemismo dan cuenta de la importancia de este atributo de la biodiversidad (Orme et al. 2005), y por tanto constituye un aspecto clave en estudios

biogeográficos y su aplicación en la conservación de la biodiversidad. Consecuentemente, es de suma importancia trabajar con una definición operacional que involucre métodos de evaluación objetiva y estadísticamente rigurosa.

Aproximaciones metodológicas para el estudio de los patrones de endemismo.

Junto con una definición operacional clara e integradora de lo que es una especie endémica y un área de endemismo, es de fundamental importancia establecer criterios replicables y comparables para la definición de áreas de endemismo. Algunos de los métodos usados en la actualidad son claramente subjetivos, como por ejemplo utilizar un porcentaje arbitrario de celdas ocupadas cuando el área de estudio es dividida en cuadrantes (e.g. Kier et al. 2009, Ceballos & Ehrlich 2006; Jetz et al. 2004; Orme et al. 2005) o extensiones geográficas reducidas (e.g. Cowling & Samways 1994; Jetz et al. 2004; Hobohm & Tucker 2014). Por lo anterior, y como señalan Morrone (1994) y Sigrist & Barros de Carvalho (2008), la definición de áreas de endemismo no es sencilla, básicamente por aspectos metodológicos y la escala espacial utilizada en los análisis (Laffan & Crisp 2003).

Las actuales aproximaciones para delimitar áreas de endemismo han ido de la mano de una mayor disponibilidad de bases de datos de distribución de especies (Escalante et al. 2000) y el desarrollo de métodos de análisis geográficos explícitos, como el análisis de endemidad (NDM) (Szumick et al. 2002; Szumick & Goloboff 2004), algoritmos de interpolación (Oliveira et al. 2015), análisis de ordenación y clasificación (Moline & Linder 2005; Casazza & Minuto 2009), endemismo ponderado (Guerin et al. 2015), y endemismo filogenético (Rosauer et al. 2009). Si bien estas aproximaciones resuelven cuestiones metodológicas, como la incorporación explícita de la georreferencia de los organismos (e.g. NDM, interpolación), a la fecha no existen métodos de base probabilística que puedan dar cuenta de la robustez e incerteza de las áreas encontradas. Por esto, en este estudio se propone una nueva aproximación denominada “análisis bayesiano de endemismo” en adelante BAE, por su sigla en inglés. Dicha aproximación implementa algoritmos para muestrear distribuciones de probabilidad basado en cadenas de Markov y Monte Carlo (véase Vanderpoorten et al.

2010; Guerrero et al. 2011 para una primera aplicación). La ventaja comparativa de esta aproximación respecto a otros métodos es la implementación de una aproximación bayesiana que permite estimar valores de probabilidad (*a posteriori*) en vez de estimar sólo valores de soporte (Felsteintein 1985). En general, un análisis bayesiano genera una distribución de probabilidad *a posteriori* de un parámetro, un modelo basado en la probabilidad *a priori* de ese parámetro y la función de verosimilitud de los datos (Holder & Lewis 2003). Esta actualización y/o mejora del método presentaría varias ventajas, entre ellas hacer uso de mayor cantidad de información disponible, lo que implica resultados más consistentes que los obtenidos por métodos clásicos, resolviendo a su vez problemas más complejos y la posibilidad de usar información *a priori* (Holder & Lewis 2003). El método propuesto en esta tesis es una adaptación del modelo de sustitución Jukes & Cantor (1969) para caracteres binarios (Lewis 2001; Vanderpoorten et al. 2010), inicialmente diseñado para modelar cambios en los estados de carácter entre rasgos morfológicos. En un contexto biogeográfico “ganar” (i.e. transición del estado 0 al estado 1), representa la dispersión de un área a otra o especiación *in situ*; y “perdida” (i.e. transición del estado 1 al estado 0), representa extinción o falta de colonización (Vanderpoorten et al. 2010). Desde un punto de vista metodológico, aproximaciones clásicas como el PAE (Análisis de Endemismo por Parsimonia) no permite modelar dichas transiciones, y asume que “0” es el estado primitivo (Santos 2005). No obstante, Bisconti et al. (2001) señalan que un área hipotética “0” se opondría a un modelo dispersalista, asumiendo que la vicarianza es el principal proceso responsable de la distribución de especies (Brooks & van Veller 2003; Peterson & Watson 1998), pasando por alto la posibilidad de procesos de dispersión (Santos 2005). Dada estas limitaciones, el método propuesto en esta tesis no solo permite evaluar simultáneamente numerosos escenarios de transición (i.e. q_{01} , q_{10} , entre otros), si no también, considerar la importancia de las presencias (frecuencia de 1) y ausencias (frecuencia de 0), el área ancestral hipotética que mejor se ajusta a los datos y finalmente la entrega de evidencia probabilística de los patrones de endemismo observados.

Causas o mecanismos involucrados en los patrones de endemismo.

Como se mencionó anteriormente, si bien la definición y determinación de áreas de endemismo no es simple, las causas del origen del endemismo son aún más complejas, dado que la restricción de un taxón a una región geográfica particular es consecuencia de diversos procesos ecológicos y evolutivos (Cowling & Samways 1994; Brown & Lomolino 1998) que operan en distinto tiempo y espacio. Respecto a los mecanismos o factores de tipo históricos/evolutivos propuestos para explicar por qué organismos son endémicos, Lomolino et al. (2010) señalan los siguientes: a) el taxón se originó en un determinado lugar y nunca dispersó, b) todo su rango ha cambiado posterior a su origen, y c) el taxón sobrevive en una pequeña porción de su más amplio rango geográfico ancestral. Adicionalmente, Anderson (1994), Fjeldså et al. (1999) y Cox & Moore (2005) señalan otros factores históricos y evolutivos, como la antigüedad geológica de las áreas, origen o aislamiento geográfico, bajas tasas de extinción e inmigración y la estabilidad ambiental del territorio (Anderson 1994). Particularmente, áreas aisladas (e.g. islas, montañas) y zonas climáticamente estables (e.g. trópicos), son descritas como más ricas en endemismos (Fjeldså et al. 1999; Cox & Moore 2005), presentando además singulares condiciones topográficas que moderan los impactos de condiciones ambientales extremas (Herzog & Kattan 2011), generando refugios ante eventos históricos como las glaciaciones del Pleistoceno. Por lo cual, muchas especies endémicas del reciente representan poblaciones relictas que sobrevivieron a grandes cambios climáticos pasados (Fjeldså et al. 1999).

Una hipótesis de corte histórico para explicar el alto endemismo es la hipótesis de “estabilidad ambiental” (Pianka 1966; Klopfer 1959; Dynesius & Jansson 2000; Zuloaga et al. 2018), la cual promueve la idea de centros de endemismo (Harrison & Noss 2017; Sandel et al. 2011). Esta hipótesis predice que las áreas que han sido mayormente expuestas a cambios climáticos intensos, presentan un menor número de especies endémicas y consecuentemente menor número de áreas de endemismo (Dynesius & Jansson 2000; Zuloaga et al. 2018), existiendo una relación negativa entre endemismo y cambio climático (i.e. desde el Último máximo glacial al reciente). Por lo anterior, las áreas de endemismo pueden ser explicadas por la estabilidad ambiental a través del tiempo, encontrándose menos

influenciados por eventos extremos como las glaciaciones (~21.000 AP), favorecido la acumulación de taxa endémicos (Sandel et al. 2011) debido a la presencia de refugios, lo que favorece los eventos de especiación y minimizando los eventos de extinción (Terborgh 1992; Fjeldså & Lovett 1997).

La búsqueda de un mecanismo general que permita explicar la generación de patrones de endemismo es fundamental para identificar las causas subyacentes, y establecer predicciones respecto a su origen y mantención en el paisaje. Respecto a esto, una hipótesis general que podría explicar la distribución de especies endémicas es la hipótesis de conservatismo de nicho ecológico (Wiens & Graham 2005), la cual explica la acumulación de riqueza de especies en los trópicos dada la limitación de ciertos organismos para ocupar áreas que se encuentran fuera de sus requerimientos ambientales (e.g. Wiens & Donoghue 2004; Hawkins et al. 2007). Esta hipótesis, ha sido utilizada para explicar patrones generales de la biodiversidad (Hawkins et al. 2007; Wiens et al. 2010) y potencialmente podría explicar los patrones de endemismo. Lo anterior se sustenta en el hecho de que las especies endémicas presentan una estrecha tolerancia a ciertas condiciones del clima dado su rango geográfico restringido, ocurriendo en áreas geológicamente antiguas, presentando a su vez una baja tasa de inmigración y limitada vagilidad (Anderson 1994). Todo lo cual generaría su estrecha capacidad para colonizar nuevos hábitats, y por tanto ocurriendo en áreas geográficas reducidas (Morrone 2014; Hobohm & Tucker 2014).

Por otro lado, entre los mecanismos o factores de tipo ecológico que explicarían los patrones de distribución y endemismo se encuentran las denominadas hipótesis ecológicas (e.g. energía-especies, productividad, variabilidad climática, heterogeneidad espacial entre otras), las cuales constituyen un importante mecanismo ambiental para explicar los patrones de riqueza de endemismo observados (Zuloaga et al. 2018). Tomando como ejemplo la complejidad topográfica y la variabilidad de hábitats (Anderson 1994; Rahbeck et al. 2007), estos generan condiciones ambientales favorables localmente, como, por ejemplo, mayor disponibilidad de refugios y recursos disponibles (Stein et al. 2015). Otro factor poco considerado y que constituye un potencial mecanismo ecológico para explicar el endemismo, es la complejidad climática (Herzog & Kattan 2011), también conocida como hipótesis de

variabilidad climática, la cual predice una relación positiva entre diversidad y zonas climáticas estables (Currie 1991; Kerr & Packer 1997). Otros factores ambientales tienen un fuerte poder predictivo de la riqueza de especies, como la productividad, disponibilidad de agua y energía; pero no tienen la suficiente capacidad para predecir especies de rango geográfico restringido (Rahbeck et al. 2007), como sucede en el caso de las especies endémicas. Sin embargo, los mecanismos ecológicos mencionados no serían independientes, sino por el contrario podrían estar interrelacionados de maneras complejas, contribuyendo de manera conjunta a explicar los patrones observados del endemismo (Anderson 1994).

En resumen, los mecanismos que generan y mantienen la diversidad de especies endémicas no sólo incluyen procesos históricos y ecológicos, si no también propiedades biológicas intrínsecas de los taxa (Nelson & Platnick 1981), los cuales interactúan a diferentes escalas espaciales y temporales, por lo cual constituye un desafío determinar la importancia relativa de los diferentes factores que generan el patrón de endemismo (Cavender-Bares et al. 2009; Graham et al. 2014). De hecho, explicaciones que integran aspectos ecológicos y evolutivos pueden entregar un mayor poder explicativo que hipótesis que tratan el pasado y el reciente como procesos separados (Rickelfs 2004). Los factores históricos/evolutivos darían cuenta de mecanismos que originan los patrones de endemismo (Anderson 1994; Hawkins et al. 2007), y por otra parte, los factores ecológicos corresponderían a mecanismos encargados de sustentar o mantener los patrones de endemismo observados en el presente (Herzog & Kattan 2011).

Actualmente existen aproximaciones que permiten evaluar cómo diferentes mecanismos ecológicos y evolutivos interactúan para generar los patrones de riqueza de especies (Kerr & Currie 1999, Hawkins et al. 2012; Jetz & Fine 2012; Graham et al. 2014). Sin embargo, existe un vacío en el conocimiento integrado de los factores que modulan los patrones de endemismo, siendo de particular importancia examinar simultáneamente la influencia de atributos del ambiente (e.g. clima y topografía), la historia (e.g. glaciaciones) y el espacio (e.g. autocorrelación espacial) en el patrón espacial del endemismo, constituyendo un desafío no resuelto para diversos taxa (Graham et al. 2014). Bajo este escenario, esta tesis busca

responder las siguientes interrogantes y vacíos en el conocimiento actual del endemismo: 1.- ¿Cuáles son las principales causas (i.e. ambientales, históricas y/o espaciales) que explican el patrón de riqueza de especies endémicas en el Nuevo Mundo?; y 2.- ¿Cómo se estructuran estas causas en el paisaje? Para ello, se implementó una mejora para la determinación de áreas de endemismo en un marco Bayesiano, para posteriormente integrar los componentes ambientales, espaciales e históricos, en una aproximación que permite discernir la importancia relativa de estos mecanismos en los patrones de endemismo de aves de la familia Trochilidae como modelo de estudio. Si bien para este taxón existe una primera aproximación de los patrones generales de riqueza de este grupo, solo se consideró una parte de su distribución (Rahbek & Graves 2000), y respecto a los patrones generales de endemismo estos no han sido estudiados en profundidad (Fjeldså et al. 1999, Soane et al 2016; Oüvernay et al. 2018), y menos aún los mecanismos que explican dichos patrones.

Hipótesis y predicciones

Dado los antecedentes antes mencionados, este estudio plantea que “La distribución actual de los patrones de endemismo de Trochilidos se encontraría estructurada geográficamente en zonas que históricamente han presentado condiciones climáticas estables (e.g. trópicos) y topográficamente variables, mostrando una relación positiva con paisajes que presentan alta heterogeneidad de hábitat, siendo estos factores los que mantienen el patrón actual endemismo.

Las predicciones derivadas de esta hipótesis indicarían que:

-El patrón de endemismo está relacionado positivamente con variables que caracterizan la variabilidad geográfica y climática, otorgando argumentos a favor de hipótesis de heterogeneidad de hábitat y variabilidad climática, respectivamente, como mecanismos explicativos de los patrones de endemismo observados.

-Los componentes ambientales relacionados con la productividad y energía tienen una menor importancia relativa como mecanismo de la agregación de especies endémicas, dado que su efecto está mayormente vinculado a especies de amplio rango de distribución.

Los objetivos propuestos para someter a prueba la hipótesis son: 1) determinar el patrón geográfico del endemismo a través de la generación y comparación de modelos probabilísticos, en un marco Bayesiano; 2) evaluar y comparar potenciales mecanismos (i.e. ambientales, históricos y espaciales) causales del patrón de endemismo; y 3) evaluar vías directas e indirectas de los efectos de los factores y/o predictores sobre la riqueza de especies endémicas.



MATERIALES Y MÉTODOS

1. Bases de datos y generación de modelos Bayesianos de endemismo (BAE)

Para determinar las áreas de endemismo se generó un nuevo método que se denominó “Análisis Bayesiano de Endemismo” (BAE, Bayesian Analysis of Endemism). Para la implementación del análisis BAE se compiló una base de datos de las áreas de distribución de Trochilidos excluyendo territorios insulares (e.g. Antillas, Galápagos, Islas Malvinas/Falkland, Archipiélago Juan Fernández). Los mapas digitales de distribución provenientes de Birdlife International (<http://www.birdlife.org>) fueron intersectados utilizando grillas de distinta resolución (i.e. desde 1 a 5°), obteniendo matrices de presencia (1) y ausencia (0) de cada especie. Los análisis geográficos y manipulación de datos espaciales fueron realizados en el programa ARCGIS 10.3 (ESRI, 2016).

El BAE se implementó en un marco Bayesiano a través del método cadenas de Markov y Monte Carlo (en adelante BMCMC). Este procedimiento es similar al PAE (Morrone 1994, 2014) en cuanto ambos son análogos a la reconstrucción de árboles filogenéticos (véase Garzón-Orduña et al. 2008), clasificando áreas (análogo a taxa) en base a los taxa endémicos del área total analizada (análogo a caracteres homólogos). Sin embargo, el análisis BAE difiere en el hecho de usar modelos de cambio explícitos y estimar la probabilidad de las áreas clasificadas dado el modelo y los taxa endémicos que contienen. La base probabilística del BAE, además permite comparar y seleccionar los modelos y su idoneidad, sin un sesgo previo en el modo de clasificación. Los árboles fueron enraizados con áreas hipotéticas codificada con ceros y/o unos, alternativas que fueron comparadas posteriormente. Biogeográficamente una transición del estado 0 al estado 1, representa la dispersión de un área a otra o especiación *in situ*; y transición del estado 1 al estado 0, representa extinción o falta de colonización (Vanderpoorten et al. 2010).

El método de Cadenas de Markov y Monte Carlo (MCMC) dentro de un marco Bayesiano se utilizó para estimar la probabilidad *a posteriori* de las áreas de endemismo. El procedimiento de MCMC asegura que los árboles sean muestreados en proporción a sus probabilidades *a*

posteriori (Pagel & Meade 2004). Se generaron aproximadamente 10.000.000 árboles utilizando el procedimiento de BMCMC, submuestreando cada 1.000 árboles para asegurar que las muestras sucesivas fueran independientes. Para evaluar la zona de convergencia de las cadenas de Markov, los valores de verosimilitud fueron graficados en función de las cadenas corridas utilizando el programa Tracer v1.6 (Rambaut et al. 2014). Todos los árboles previos a la zona de convergencia fueron descartados (i.e. quemados); luego se evaluó la autocorrelación de los valores de verosimilitud restantes en el programa Statistica 7.0, remuestreando a un retraso de autocorrelación 0 o no significativa. Con esta muestra estadísticamente independiente de árboles se estimó las probabilidades *a posteriori* de cada nodo basado en el árbol de consenso en el programa BayesTrees (Meade 2017). Solo la muestra de árboles provenientes de análisis a 1° de resolución fue manipulada en el programa Mesquite (Maddison & Maddison 2017) para la obtención del árbol de consenso. Todos los análisis del BAE fueron realizados en el programa BayesPhylogenies (Pagel & Meade 2004) con modificaciones de A. Meade (código no publicado). Se evaluó un total de 14 modelos BAE por resolución (7 modelos x 2 grupos externos), los cuales considerando 5 resoluciones espaciales, totalizan 70 modelos de endemismo. La selección de modelos se realizó comparando el ajuste de estos a través del criterio de información de Akaike para muestreos Bayesianas (AICM; Beale et al. 2012) implementado en el software Tracer v1.6 (Rambaut et al. 2014). Brevemente, el AICM es un AIC, pero utiliza la estimación del likelihood marginal y no de la puntuación de máxima de likelihood de cualquier modelo, dado un análisis Bayesiano. Se utilizó la misma formulación de un AIC ordinario donde $AIC=Lh+2n$, donde Lh es el likelihood marginal del modelo Bayesiano, y n el número de parámetros en el modelo.

De manera comparativa se realizaron dos análisis de endemismo que toman en cuenta la georreferencia de los organismos, pero no son de naturaleza probabilística. Estos análisis se realizaron con el fin de comparar los resultados del análisis BAE. Primero se realizó un análisis de endemismo ponderado corregido (CWE) (Crisp et al. 2001), el cual toma como unidad de comparación celdas de una grilla. Este índice es una modificación del índice WE (endemismo ponderado), el cual calcula la suma de los recíprocos del número total de celdas en donde se encuentra cada especie, removiendo el efecto de la riqueza (Linder 2001;

Noguera-Urbano 2017). Los análisis se realizaron con la herramienta SDMtoolbox (Brown 2014) para el programa ARCGIS 10.3 (ESRI 2016). La segunda aproximación correspondió a un análisis de endemismo geográfico utilizando el método de interpolación geográfica de endemismo (GIE), el cual se basa en la interpolación espacial Kernel (Oliveira et al. 2015). Brevemente, este método define áreas circulares de influencia alrededor de puntos de presencia, siendo utilizadas para evaluar el traslape con una función de densidad de Kernel (Oliveira et al. 2015; Noguera-Urbano 2017). Los análisis fueron realizados con la herramienta GIE (Oliveira et al. 2015) extensión para el programa ARCGIS 10.3 (ESRI 2016).

2. Modelos para estimar distintos escenarios de endemismo.

Se compararon 14 modelos (7 modelos x 2 grupos externos) para evaluar áreas de endemismo, estimando las tasas instantáneas de cambio desde el estado 0 (ausente) al estado 1 (presente) (i.e. q01) y desde el estado 1 a 0 (i.e. q10), fijando el grupo externo a un estado ausente “0” o presente “1” (Tabla 8).

Tabla 8. Modelos de endemismo generados a partir de las combinatorias de los modelos de cambio (n=3: Q10 + Q01, Q10, y Q01), uso de frecuencia de ocurrencia (n=3: Pi0 = Pi1, Pi0 ≠ Pi1, y sin uso de frecuencia) y tipo de grupo externo (n=2: raíz a un estado ausente “0” o presente “1”).

Modelo	Modelo de cambio	Cambio de Estado	Frecuencias
I	Q10 + Q01	0 ↔ 1	Pi0 = Pi1
II	Q10	0 ← 1	Pi0 = Pi1
III	Q01	0 → 1	Pi0 = Pi1
IV	Pi Estimado (Q01)	0 → 1	Pi0 ≠ Pi1
V	Pi Estimado (Q10)	0 ← 1	Pi0 ≠ Pi1
VI	Pi Estimado (Q10 + Q01)*	0 ↔ 1	Pi0 ≠ Pi1
VII	Pi Estimado (Q10 + Q01)**	0 ↔ 1	Pi0 ≠ Pi1

Pi=frecuencia de cero y/o uno; Q10= tasa de cambio desde el estado 1 a 0; Q01= tasa de cambio desde el estado 0 a 1. * =modelo Outgroup 1, **= modelo Outgroup 2.

3. Simulación de escenarios de endemismo.

Para comparar los modelos de BAE, y su capacidad para predecir distintos escenarios de endemismo, se generaron áreas de endemismo simuladas a partir del modelo más probable seleccionado al cual se denominó modelo “verdadero”. A su vez, estos nuevos escenarios de endemismo se generaron a distintas resoluciones espaciales (i.e. desde 1 a 5°), para identificar a que resolución espacial cada modelo fue capaz de recapitular el patrón de endemismo observado. Para esto se graficó la distribución de largos de rama total estimados por cada modelo simulado en función del largo de ramas total del modelo “verdadero”. Para complementar dicho análisis, se realizó una comparación de las topologías de los árboles de endemismo observados (“verdadero”) versus los simulados para identificar el porcentaje de acuerdo utilizando el método basado en distancias ParaFit (Legendre et al. 2002) implementado en el programa CopyCat (Meier-Kolthoff et al. 2007). El flujo de trabajo (véase Fig. 8) describe detalladamente las distintas etapas del análisis BAE, comenzando por la construcción de las matrices de presencia/ausencia, generación de escenarios de endemismo, evaluación de la autocorrelación de los árboles y selección de modelos. Posteriormente, la generación de nuevas matrices de presencia/ausencia, selección de modelos y finalmente comparación de topologías del escenario de endemismo observado más probable versus los escenarios de endemismo simulados (Fig. 8).

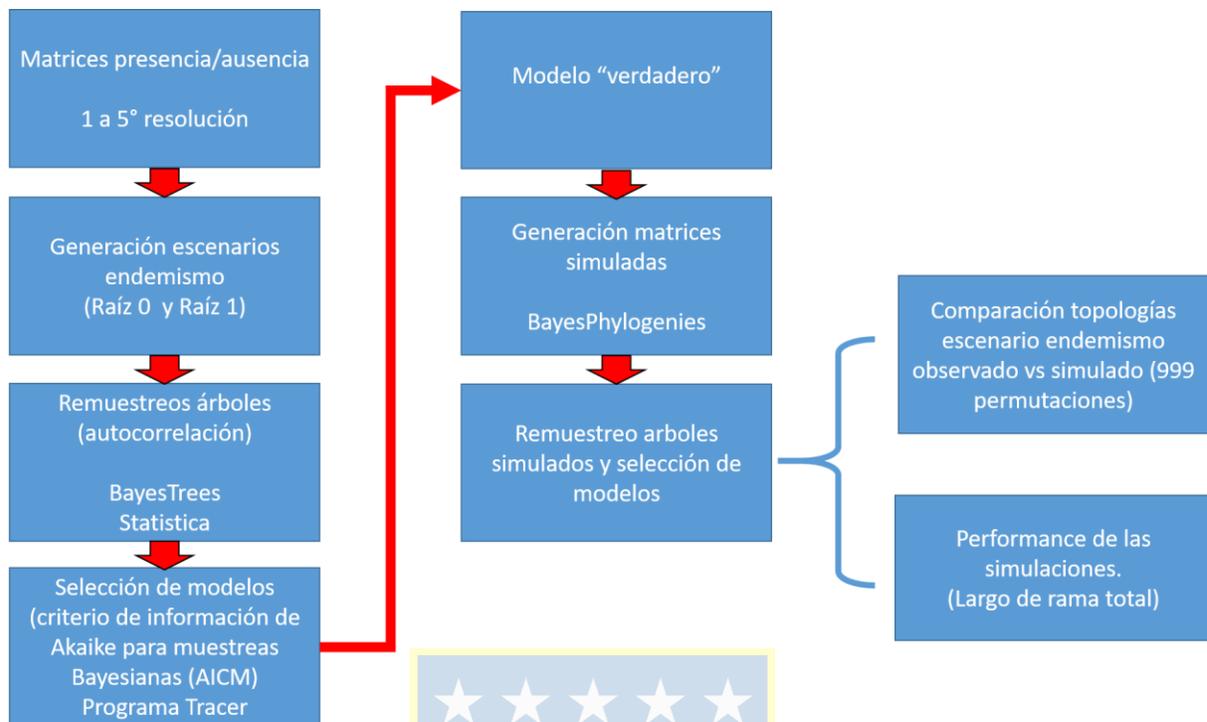


Figura 8. Diagrama de flujo para el Análisis Bayesiano de Endemismo (BAE).

4. Predictores ambientales (climáticos y topográficos) utilizados para evaluación de hipótesis ecológicas que explican el patrón de endemismo.

Para la evaluación de las distintas hipótesis ambientales que pueden explicar los patrones de riqueza de especies endémicas, se describe detalladamente cada hipótesis y sus principales predictores ambientales y/o topográficos asociados:

Hipótesis especie-energía (Currie 1991): Para evaluar esta hipótesis como mecanismo explicativo del patrón de endemismo de Trochilidos se utilizó como predictor ambiental la radiación UV. Este predictor fue obtenido de la base de datos gIUV (Beckmann et al. 2014), disponible en <http://www.ufz.de/gIUV/>. Se utilizaron las variables radiación UV anual media y estacionalidad de la radiación como indicadores de la tendencia anual y variabilidad. Se consideró además el potencial de evapotranspiración (PET) como indicador del balance

regional de energía (Currie 1991), el cual fue obtenido de la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Zomer et al. 2007, 2008), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/global-aridity-and-pet-database/> y la temperatura media anual (BIO1) disponible de la base de datos Wordclim (Hijmans et al. 2005) <http://www.worldclim.org/>.

Hipótesis disponibilidad de agua (Rodríguez et al. 2005). Para la evaluación de esta hipótesis como mecanismo de la riqueza de endemismos se utilizó como predictor el índice de aridez (IA) como proxy de déficit de agua, la cual fue obtenida de la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Zomer et al. 2007, 2008), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/global-aridity-and-pet-database/>. Otra variable utilizada para evaluar esta hipótesis fue la variable precipitación media anual (BIO12), obtenida desde la base de datos Wordclim (Hijmans et al. 2005), disponible en <http://www.worldclim.org/>.

Hipótesis Balance Agua-energía (Hawkins et al. 2003b; Rodríguez et al. 2005). Para la evaluación de esta hipótesis se utilizó como predictor la variable evapotranspiración actual (AET) como indicador del balance agua-energía en el paisaje. Esta variable fue obtenida de la base de datos CGIAR-CSI (Consortium for Spatial Information) (Trabucco & Zomer 2010), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/global-high-resolution-soil-water-balance/>.

Hipótesis de Productividad (Hutchinson 1959; Mittelbach et al. 2001). La evaluación de esta hipótesis como mecanismo de la riqueza de endemismo se realizó utilizando como predictor el índice de vegetación de diferencia normalizado (NDVI), el cual representa la cantidad, calidad y desarrollo de la vegetación. Sus valores se encuentran en un rango de -1 a 1, donde -1 representa vegetación no saludable o zonas desérticas, 0 indica zonas sin vegetación y 1, representa presencia de vegetación. El índice NDVI se obtuvo de la geoplataforma EDIT (European Distributed Institute of Taxonomy) (Lobo, 2007) disponible en

<http://edit.csic.es/Soil-VegetationLandCover.html>. Esta base de datos representa el promedio anual por un período de 18 años (1982 a 2000).

Hipótesis de Heterogeneidad de hábitat (Pianka 1966; Kerr & Packer 1997). Para la evaluación de esta hipótesis se utilizó la variable altitud, a partir de la cual se calculó el rango altitudinal por celda como indicador de la heterogeneidad topográfica (Kerr & Packer 1997; Stein et al. 2014). La altitud fue obtenida desde la base de datos SRTM 90m Digital Elevation Database v4.1 (Jarvis et al. 2008), disponible en <https://cgiarcsi.community/data/srtm-90m-digital-elevation-database-v4-1/>. Adicionalmente, se obtuvieron métricas de heterogeneidad topográfica basados en rasgos texturales del índice EVI (Enhanced Vegetation Index), desde la base de datos EarthEnv (Tuanmu & Jetz 2015), disponible en <https://www.earthenv.org/>. Se seleccionaron las variables Rango (rango de EVI), Shannon (diversidad de EVI) y desviación estándar (dispersión de EVI) como indicadores de la heterogeneidad topográfica. Complementariamente se utilizó el índice de rugosidad del terreno e índice de humedad topográfica (Kerr & Packer 1997; Stein et al. 2014), obtenidos desde la base de datos ENVIREM (Title et al. 2017), disponibles en <http://envirem.github.io/>.

Hipótesis Variabilidad climática (Currie 1991). De acuerdo con esta hipótesis, organismos que ocurren en altas latitudes poseen características fisiológicas más generalistas debido a la fuerte variación estacional del clima, a diferencia de lo observado en bajas latitudes, donde la baja variabilidad climática favorece la ocurrencia de especies con rangos geográficos más localizados (Steven 1989). Para evaluar esta hipótesis se utilizó como predictores la estacionalidad de la temperatura y la precipitación (desviación estándar de BIO4 y coeficiente de variación de BIO15 respectivamente). Estas variables representan una medida de cambio de la temperatura en un año y el porcentaje de variabilidad de la precipitación anual respectivamente. Ambas variables fueron obtenidas desde Wordclim (Hijmans et al. 2005), disponibles en <http://www.worldclim.org/>.

Hipótesis estabilidad climática (Jansson 2002; Sandel et al. 2011; Zuloaga et al. 2018). La hipótesis de estabilidad climática indica que ambientes homogéneos históricamente (i.e. desde el Último Máximo Glacial al reciente) acumulan un mayor número de especies endémicas en relación a ambientes más variables históricamente. Para evaluar esta hipótesis como mecanismo que favorece la generación de endemismo de Trochilidos, se calculó la métrica de “velocidad climática”. Esta métrica representa el desplazamiento del clima en unidades de distancia (metros) por el tiempo (años). Para este índice se calculó primero el componente temporal, el cual indica la diferencia absoluta de la temperatura actual y la temperatura del último máximo glacial ($^{\circ}\text{C}/\text{año}$) en una celda. Posteriormente se calculó el componente espacial, el cual es el cambio de temperatura relativo a la distancia, que es el cambio de temperatura desde una celda a celda ($^{\circ}\text{C}/\text{m}$). Este componente se calculó utilizando la pendiente de la cobertura de temperatura media del reciente, mediante la función “slope” del programa ARCGIS 10.3 (ESRI 2016). Las variables temperatura del reciente y del último máximo glacial fueron obtenidas desde Wordclim (Hijmans et al. 2005).

5) Generación de variables espaciales mediante análisis de Coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM) como predictores espaciales de las áreas de endemismo.

Para la generación de variables espaciales y su posterior utilización como predictores en modelos para estimar la riqueza de especies endémicas, se realizó análisis de coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM). Para la realización del análisis se siguieron las siguientes etapas: 1) construcción de matriz de distancia euclidiana sobre los centroides de cada celda en donde existe valores de riqueza de endemismo, 2) definición de umbral que indica el valor máximo de distancia a retener, eligiéndose el criterio de árbol de tendido mínimo (minimum-spanning tree), y 3) análisis de coordenadas principales de la matriz de distancia truncada. Estas coordenadas principales (i.e. autovectores) fueron utilizadas como predictores espaciales en los análisis de regresión y análisis de vías (descritos más adelante). De manera simplificada, estos eigenvalores representan diferentes gradientes espaciales, donde altos eigenvalores representan amplios gradientes espaciales, mientras que pequeños

eigenvalores caracterizan gradientes de pequeña escala (Borcard & Legendre 2002). Adicionalmente, dado el alto número de variables espaciales generadas, se seleccionó solo aquellos PCNM que exhibieran correlación positiva y significativa (nivel de significancia del 95%) (Borcard et al. 2011), los cuales fueron utilizados en los distintos modelos de regresión (*sensu* Diniz-Filho & Bini 2005). Los análisis se realizaron utilizando los paquetes “PCNM” (Legendre et al. 2013) para la generación de PCNM mediante análisis de coordenadas principales y “packfor” (Dray et al. 2013) para la selección de PCNM significativos. Para evaluar los efectos de la escala de análisis se generaron distintos conjuntos de PCNM para cinco resoluciones de análisis (1 a 5°).

6. Análisis de hipótesis ecológicas para explicar los patrones de riqueza de especies endémicas.

Para evaluar la relación entre la riqueza de especies endémicas y distintos predictores ambientales, se utilizaron modelos autoregresivos (SAR), dado la presencia de autocorrelación espacial en datos biogeográficos y ecológicos (Tognelli & Kelt 2004; Dormann et al. 2007; Miller et al. 2007; Kissling & Carl 2008). Los análisis fueron realizados en el paquete “spdep” (Bivand & Piras 2015). La selección de los modelos o hipótesis ambientales se realizó a través del Criterio de Información de Akaike corregido (AICc, ver Burnham & Anderson, 2002). Se utilizó el ΔAIC para seleccionar el modelo más verosímil, el cual es una medida de la diferencia de ajuste de cada modelo en relación con el modelo más verosímil. Este índice se calculó a través de la siguiente fórmula: $\Delta AIC = AIC_i - \min AIC$, donde AIC_i es el AIC del modelo i , y $\min AIC$ es el valor de AIC del “mejor” modelo. Como regla general, un $\Delta_i < 2$ sugiere sustancial evidencia para el modelo, valores entre 3 y 7 indican que el modelo tiene considerablemente menos soporte, mientras que $\Delta_i > 10$ indica que el modelo es muy poco probable (Burnham & Anderson 2002). La selección de modelos se realizó a través del paquete MuMin (Barton 2017).

Se consideraron cinco resoluciones espaciales (i.e. desde 1 a 5°) para evaluar los efectos de la escala de análisis sobre la relación riqueza de endemismos y sus predictores ambientales.

7) Evaluación de los efectos directos e indirectos de predictores ambientales, históricos y espaciales mediante análisis de vías (Path analysis) sobre el patrón de riqueza de especies endémicas.

Se realizaron análisis de vías para evaluar los efectos directos e indirectos de cada variable predictora (i.e. ambientales/topográficas, históricas y espaciales) sobre el patrón de endemismo de Trochilidos inferidos a través del BAE. Para reducir el alto número de variables, (i.e. heterogeneidad, energía y variabilidad climática), se realizaron análisis de componentes principales (PCA) para obtener un menor número de variables y que a su vez explicaran una mayor varianza (véase Anexo XX). Los eigenvectores obtenidos a través de PCA se utilizaron como variables en el análisis de vías. Se incluyó una combinación lineal de PCNM y riqueza de especies endémicas (valor predicho de la regresión lineal entre la riqueza especies endémicas y los PCNM). Los valores predichos de esta regresión fue utilizada como un vector el cual representa el componente espacial del patrón de endemismo de Trochilidos, seleccionando solo aquellos PCNM significativos a través de la función `forward.sel` del paquete “packfor” (Dray et al. 2013). El análisis final consideró las siguientes vías:

- 1) Riqueza \sim PCA (energía) + PCA (heterogeneidad hábitat) + PCA (variabilidad climática) + Valor predicho (PCNM) + NDVI + Estabilidad climática
- 2) PCA (heterogeneidad hábitat \sim PCA (energía) + NDVI
- 3) Estabilidad climática \sim PCA (heterogeneidad de hábitat) + PCA (variabilidad climática)

Los análisis de vías fueron realizados en el paquete “Lavaan” (Rosseel 2012) en el programa R. Para evaluar la significancia del modelo de vía general, se usó la prueba de X^2 de ajuste de modelo basada en razón de verosimilitud (LRT). En la LRT se comparó el modelo de endemismo propuesto (H_0) con el modelo saturado (sin estructura) (H_1), es decir, se evaluó la diferencia entre la matriz de covarianza observada y esperada derivada del modelo. Se utilizó el estadístico χ^2 escalado de Satorra-Bentler dado que los datos no seguían una distribución normal multivariada (Canavero et al. 2018) (véase Anexo XXI). Si el test entrega un valor de p significativo, el modelo de endemismo (H_0) es rechazado, es decir, es significativamente peor que el modelo saturado. Si el test no es significativo, el modelo de

endemismo (H_0) no es rechazado, es decir, se ajusta de manera equivalente a un modelo full (Shibley 1997). Todas las variables fueron transformadas a logaritmo natural previo a los análisis, y los diagramas de vías fueron dibujados en el programa CmapTools (<http://cmap.ihms.us>).



RESULTADOS

1. Modelos Bayesianos de endemismo (BAE) en Trochilidos.

De acuerdo con el AIC, el modelo seleccionado para la resolución de 1° fue aquel en donde solo se estima la tasa de cambio de 0→1 y las frecuencias de 0 y 1 son fijas (i.e. no se estiman) (Tabla 9). Los modelos seleccionados para las resoluciones de 2 a 5° fueron aquellos en donde se estima la tasa de cambio bidireccional, es decir, desde el estado 0↔1 y se estima las frecuencias de 0 y 1 dentro del modelo (Tabla 9). En todos los modelos seleccionados el área ancestral hipotética asume que las especies se encontraban presentes o hipótesis H₁ (Tabla 9).

El análisis BAE para resolución de 1° detectó 37 áreas de endemismo (probabilidad *a posteriori* (pp) Mín= 79%; pp Máx=92.3%; pp Media=84.9%). Para una resolución de 2° el BAE detectó 73 áreas de endemismo (pp Mín=79%; pp Máx=92.3%; pp Media=87%). Para una resolución de 3° se registraron 12 áreas de endemismo (pp Mín= 80%; pp Máx=97%, pp Media=87%). A 4° de resolución el BAE encontraron 27 áreas endémicas (pp Mín=80%; pp Máx=98%; pp Media= 89%). Finalmente, a 5° de resolución de registraron 11 áreas de endemismo (pp Mín=80; pp Máx=98; pp Media=92).

Tabla 9. Modelos de endemismo seleccionados de acuerdo al criterio de información de Akaike, se indica modelo seleccionando por resolución espacial.

Resolución	Modelos*	Área hipotética	Lik	AIC
1°	Q01	H ₁	-43986.4	87977
2°	Pi Estimado Q01	H ₁	-5891.28	11787
3°	Pi Estimado Q01	H ₁	-3088.26	6181
4°	Pi Estimado Q01	H ₁	-1886.05	3776
5°	Pi Estimado Q01	H ₁	-1276.36	2557

*Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

2. Ajuste de modelos a escenario de endemismo simulado.

Para la resolución de 1°, de 14 modelos de endemismo evaluados 6 modelos simulados se ajustaron al largo de rama total del escenario de endemismo observado o “verdadero” (Fig. 9 a). Para las demás resoluciones (2 a 5°) el único modelo que fue capaz de recapitular el patrón observado fue el número 6 (i.e. modelo Pi Estimado (Q10 + Q01) con raíz H₁). En este modelo las frecuencias de ceros y unos son estimadas, el cambio permitido es 0↔1 y el área ancestral hipotética (outgroup) asume que todas las especies se encontraban presentes (Fig. 9 b, c, d, e).



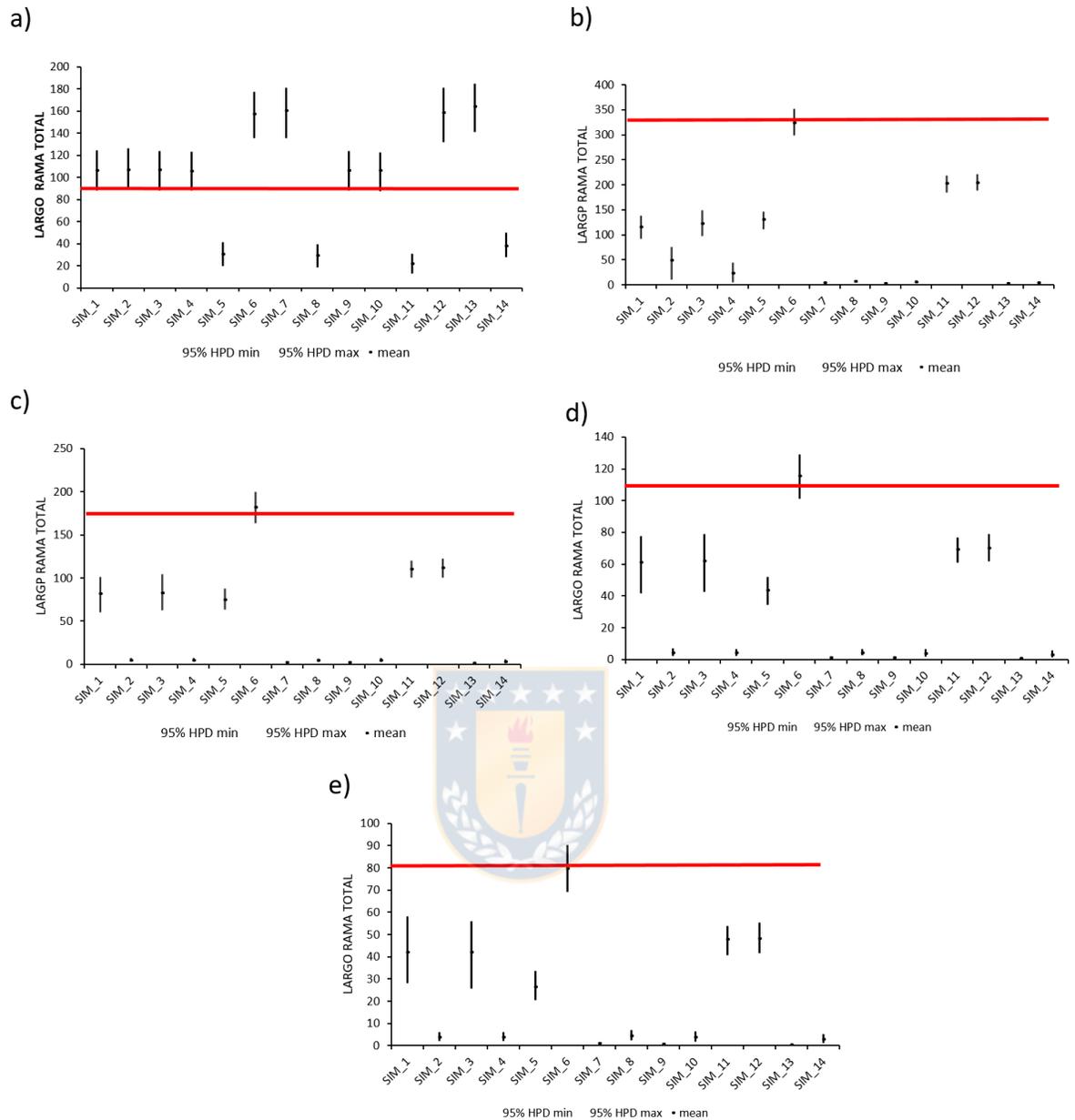


Figura 9. Modelos de endemismo usados para estimar el largo de rama total del árbol que representa el modelo “verdadero” (modelo 3, Q01, raíz 1) señalado por la línea continua roja. Para cada modelo se indica el valor medio del largo de rama de la muestra Bayesiana y el intervalo del 95 % de la densidad de probabilidad mayor (HPD por su sigla en inglés). a) resolución 1°, b) resolución 2°, c) resolución 3°, d) resolución 4°, e) resolución 5°. (Abreviaciones de modelos en Anexo XXII). (Véase Tabla 8 para descripción de modelos).

En cuanto a la capacidad de los modelos de predecir la topología del árbol de endemismo “verdadero”, los mayores porcentajes de acuerdo entre los modelos observados y simulados (número de links significativos) se observaron a resoluciones 4° decreciendo hasta 1°. La resolución de 5° mostró el menor porcentaje de links significativos (Tabla 10).

El análisis de topologías de los arboles observados versus simulados indicó que para una resolución de 1° el máximo porcentaje observado de links significativos fue de un 23.9% (modelo Q10, raíz 1) y un mínimo de 4.1% (modelo Pi Estimado Q01, raíz 0) Tabla 10. Para una resolución de 2°, el máximo porcentaje de links significativos fue de un 28.5% (modelo Pi Estimado Q01, raíz 0) y un mínimo de 1.5% (modelo Pi Estimado Q01, raíz 1) Tabla 11. A una resolución de 3° el porcentaje máximo de links significativos fue de 56.3% (modelo Pi Estimado Pi Estimado [Q10 + Q01], raíz 1) y un mínimo de 2.8% (modelo Pi Estimado Q01, raíz 0) Tabla 12. A resolución de 4° el máximo porcentaje de links significativos fue de 60.4% (modelo Pi Estimado [Q10 + Q01], raíz 0) y mínimo de 6.9% (modelo Q10, raíz 1) Tabla 13. Para resolución de 5° el máximo porcentaje de links significativos fue de 5.6% (modelo Pi Estimado [Q10 + Q01], raíz 1) y un mínimo de 0% (modelo Pi Estimado Q10, raíz 0) Tabla 14.

Tabla 10. Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 1°.

MODELO BAE (1°)♦	Raíz	ParaFitGlobal	P-value for global fit	Number of significant links/total	link	Porcentaje
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	308.6	0.01	391	1669	23.4
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	377.572	0.03	259	1669	15.5
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	724.36	0.01	167	1669	10
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	493.97	0.01	194	1669	11.6
Pi Estimado (Q01)_H0	H0	16.935	0.09	69	1669	4.1
Pi Estimado (Q01)_H1	H1	155.236	0.02	73	1669	4.4
Pi Estimado (Q10)_H0	H0	186.768	0.03	80	1669	4.8
Pi Estimado (Q10)_H1	H1	18.126	0.101	261	1669	15.6
Q10 + Q01_Ho	H0	452.331	0.02	89	1669	5.3
Q10 + Q01_H1	H1	429.335	0.03	144	1669	8.6
Q01_H0	H0	8.634	0.111	70	1669	4.2
Q01_H1	H1	135.849	0.02	102	1669	6.1
Q10_H0	H0	238.778	0.02	136	1669	8.1
Q10_H1	H1	23.409	0.202	399	1669	23.9

♦ Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

* =modelo Outgroup 1; **= modelo Outgroup 2.

Tabla 11. Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 2°.

MODELO BAE (2°)♦	Raíz	ParaFitGlobal	P-value for global fit	Number of significant links/total	link	Porcentaje
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	38617.188	0.01	120	659	18.2
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	37692.298	0.01	94	659	14.3
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	39035.733	0.01	157	659	23.8
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	41615.046	0.01	138	659	20.9
Pi Estimado (Q01)_H0	H0	6869.609	0.01	188	659	28.5
Pi Estimado (Q01)_H1	H1	15996.236	0.01	10	659	1.5
Pi Estimado (Q10)_H0	H0	16006.304	0.01	22	659	3.3
Pi Estimado (Q10)_H1	H1	6684.022	0.01	158	659	24
Q10 + Q01_Ho	H0	40954.099	0.01	84	659	12.7
Q10 + Q01_H1	H1	40971.893	0.01	80	659	12.1
Q01_H0	H0	11573.509	0.01	80	659	12.1
Q01_H1	H1	14060.479	0.01	24	659	3.6
Q10_H0	H0	15309.433	0.01	15	659	2.3
Q10_H1	H1	13712.113	0.01	96	659	14.6

♦ Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

* =modelo Outgroup 1; **= modelo Outgroup 2.

Tabla 12. Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 3°.

MODELO BAE (3°)♦	Raíz	ParaFitGlobal	P-value for global fit	Number of significant links/total	link	Porcentaje
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	396771.103	0.001	147	288	51
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	436506.034	0.001	162	288	56.3
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	6916.779	0.001	22	288	7.6
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	6585.903	0.001	11	288	3.8
Pi Estimado (Q01)_H0	H0	238.642	0.001	8	288	2.8
Pi Estimado (Q01)_H1	H1	3003.139	0.001	10	288	3.5
Pi Estimado (Q10)_H0	H0	1915.365	0.028	14	288	4.9
Pi Estimado (Q10)_H1	H1	36.537	0.116	27	288	9.4
Q10 + Q01_Ho	H0	6668.207	0.001	11	288	3.8
Q10 + Q01_H1	H1	6289.364	0.001	12	288	4.2
Q01_H0	H0	992.485	0.001	69	288	24
Q01_H1	H1	1992.928	0.001	15	288	5.2
Q10_H0	H0	2436.774	0.001	13	288	4.5
Q10_H1	H1	1385.804	0.001	28	288	9.7

♦ Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

* =modelo Outgroup 1; **= modelo Outgroup 2.

Tabla 13. Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 4°.♦

MODELO BAE (4°)♦	Raiz	ParaFitGlobal	P-value for global fit	Number of significant links/total	link	Porcentaje
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	229341.879	0.001	91	159	57.2
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	207704.946	0.001	84	159	52.8
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	122407.062	0.001	96	159	60.4
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	3360.079	0.004	13	159	8.2
Pi Estimado (Q01)_H0	H0	1480.81	0.02	32	159	20.1
Pi Estimado (Q01)_H1	H1	21611.216	0.001	40	159	25.2
Pi Estimado (Q10)_H0	H0	20837.578	0.001	36	159	22.6
Pi Estimado (Q10)_H1	H1	1201.861	0.077	14	159	8.8
Q10 + Q01_Ho	H0	180764.546	0.001	66	159	41.5
Q10 + Q01_H1	H1	150268.848	0.001	68	159	42.8
Q01_H0	H0	6698.75	0.01	21	159	13.2
Q01_H1	H1	11725.015	0.07	16	159	10.1
Q10_H0	H0	11504.624	0.026	25	159	15.7
Q10_H1	H1	10114.984	0.124	11	159	6.9

♦ Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

* =modelo Outgroup 1; **= modelo Outgroup 2.

Tabla 14. Comparación de las topologías de los árboles observados (“verdaderos”) del análisis BAE versus los arboles de los modelos para una resolución espacial de 5°.

MODELO BAE (5°)♦	Raiz	ParaFitGlobal	P-value for global fit	Number of significant links/total	link	Porcentaje
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	103735	0.001	48	100	0.48
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	98329.536	0.001	56	100	0.56
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	113399.288	0.001	38	100	0.38
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	137104.183	0.001	44	100	0.44
Pi Estimado (Q01)_H0	H0	517.912	0.131	4	100	0.04
Pi Estimado (Q01)_H1	H1	6743.92	0.193	6	100	0.06
Pi Estimado (Q10)_H0	H0	8091.897	0.496	0	100	0
Pi Estimado (Q10)_H1	H1	135.4189	0.459	5	100	0.05
Q10 + Q01_Ho	H0	74875.185	0.001	46	100	0.46
Q10 + Q01_H1	H1	91692.579	0.001	54	100	0.54
Q01_H0	H0	4149.419	0.182	12	100	0.12
Q01_H1	H1	5624.435	0.473	5	100	0.05
Q10_H0	H0	4450.586	0.501	7	100	0.07
Q10_H1	H1	1882.436	0.92	4	100	0.04

♦ Descripción de los modelos en Tabla VIII (Materiales y Métodos)

* =modelo Outgroup 1; **= modelo Outgroup 2.

3. Representación espacial de las áreas de endemismo inferidas a través del análisis BAE.

A partir del análisis BAE se observó que el número de áreas de endemismo disminuyó al aumentar la resolución espacial de análisis, indicando un patrón escala dependiente (Fig. 10). De manera general, las áreas de endemismo detectadas por el BAE se sitúan entre las latitudes 29°N y 30°S.

Al considerar una división político-administrativa a resolución de 1° se observaron áreas de endemismo en México, Colombia, Perú, Brasil, Bolivia y norte de Chile (Fig. 10 a). A una resolución de 2° se registraron áreas endémicas en Colombia, Venezuela, Guyanas, Suriname, Brasil y norte de Bolivia (Fig. 10b). A una resolución de 3° las áreas endémicas se observaron en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Brasil (Fig. 10c). A 4° las áreas endémicas ocurren en México, Colombia, Venezuela, Guyanas, Suriname, Perú, Brasil y norte de Bolivia (Fig. 10d). A una escala de 5° las áreas endémicas se registraron en Ecuador, Colombia, Venezuela, Guyanas, Suriname, Brasil y la parte norte de Chile y Argentina (Fig. 10e). De manera general e independientemente de la escala de análisis, el mayor número de áreas de endemismo se registró en los Andes norte, centrales y numerosas áreas distribuidas de manera parchosa en la Amazonia (Fig. 10f).

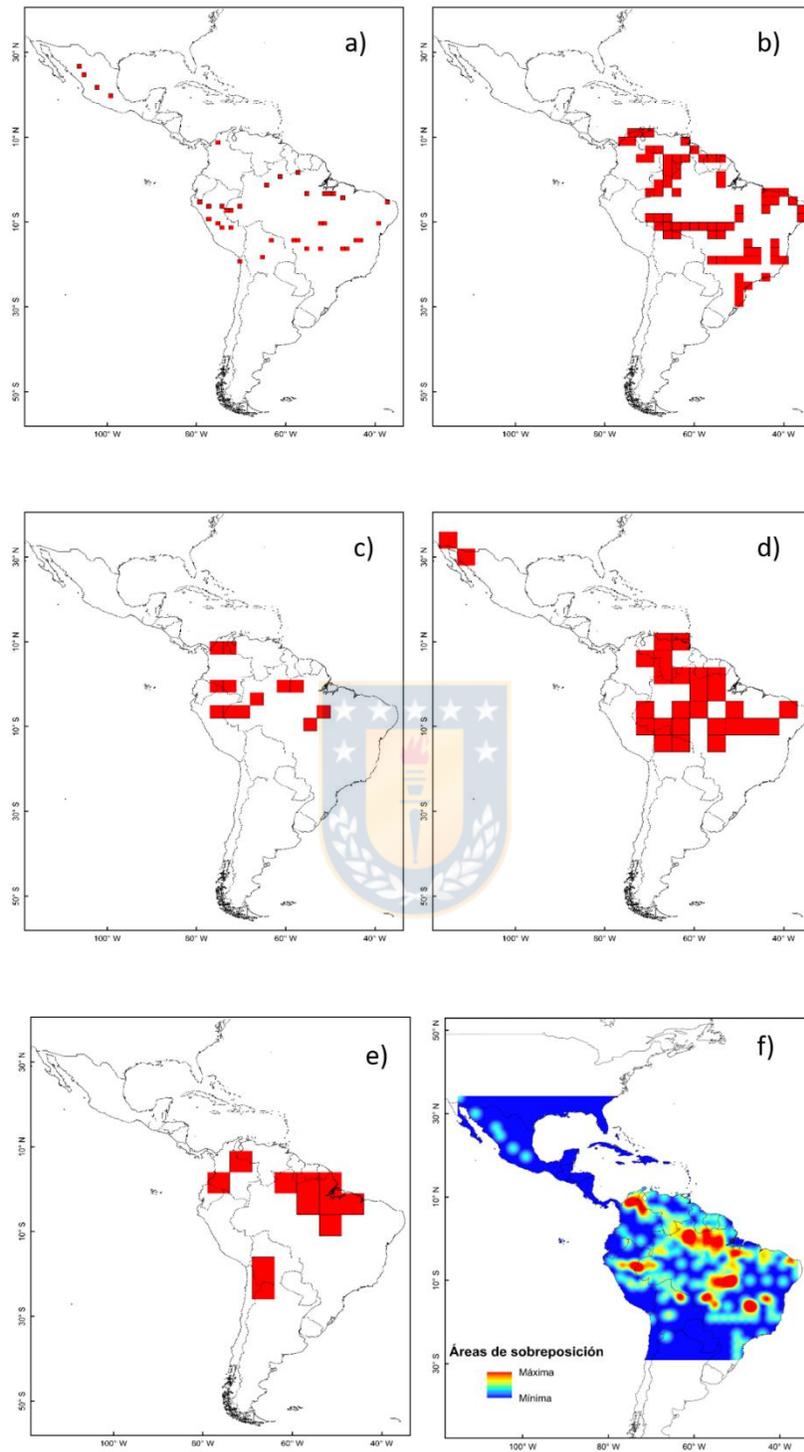


Figura 10. Mapas de endemismo de Trochilidae inferido por el BAE. a) resolución 1°, b) resolución 2°, c) resolución 3°, d) resolución 4°, e) resolución 5°, f) Sobreposición de áreas de endemismo. Color rojo indica máxima sobreposición de áreas de endemismo, color azul indica mínima sobreposición.

4. Comparación de área de endemismo detectadas por el BAE versus método de endemismo ponderado corregido (CWE) y análisis de interpolación geográfica de endemismo (GIE).

Las áreas de endemismo identificadas por el BAE se sobreponen de manera importante a las áreas detectadas por los métodos CWE y GIE, principalmente para los Andes central y regiones del Amazonas. Sin embargo, el BAE fue capaz de detectar un mayor número de áreas de endemismo. Mediante el método CWE, se detectaron numerosas áreas de endemismo, distribuidas principalmente en los Andes (Fig. 11). El método GIE fue más concordante con las áreas detectadas por el BAE, específicamente para los Andes ecuatoriales y parte oriental de la región Amazónica, observándose mediante este método una única gran área de endemismo en las regiones señaladas (Fig. 12).

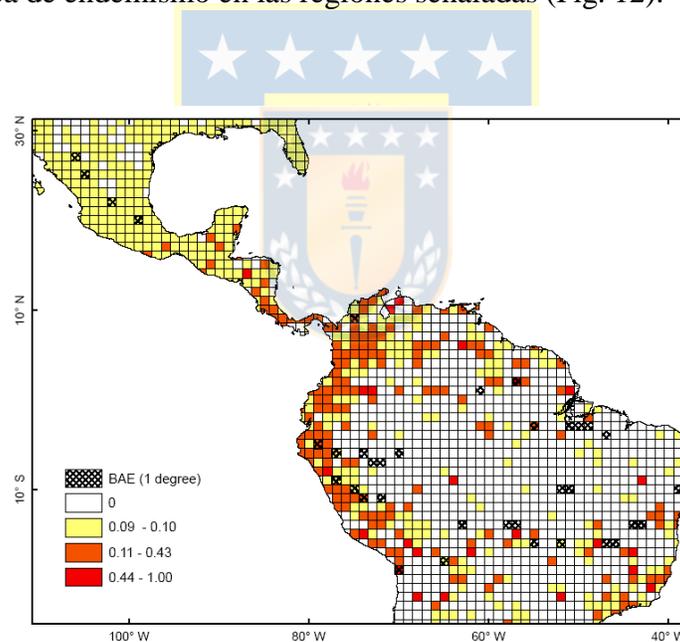


Figura 11. Áreas de endemismo inferidas a través del método Endemismo Ponderado Corregido (CWE) (Crisp et al. 2001).

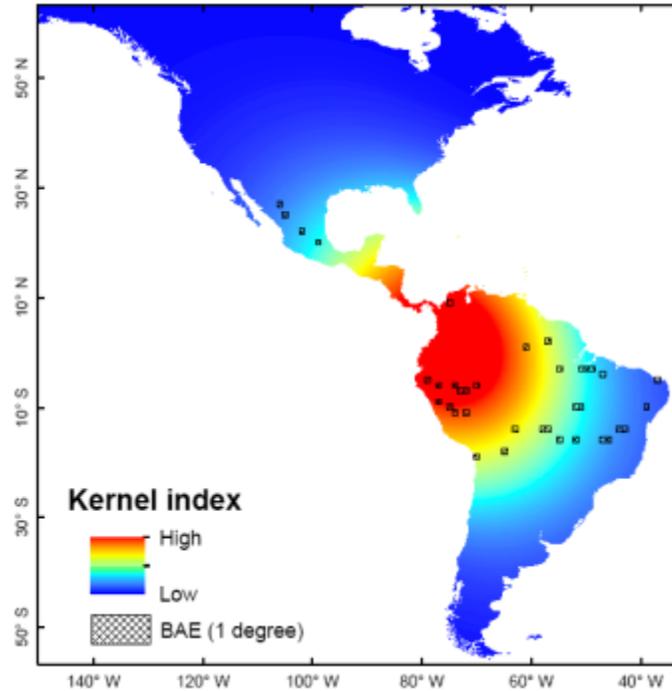


Figura 12. Áreas de endemismo inferidas a través de Interpolación Geográfica de Endemismo (GIE), basado en la interpolación espacial del Kernel (Oliveira et al. 2015)

5. Hipótesis ambientales para evaluar el patrón de riqueza especies endémicas.

Considerando el método SAR, las hipótesis ambientales con mejor ajuste y mayor variación explicada fue la hipótesis de “heterogeneidad de hábitat” (Tabla 15). Dicha hipótesis constituye la hipótesis más plausible, dado que el Δ IC mostró una diferencia mayor a 2 respecto a las demás hipótesis evaluadas (Tabla 15). Considerando mayores resoluciones de análisis (véase Anexo XXIII), fueron seleccionadas las hipótesis de disponibilidad de agua (2°) y productividad (4°). A resoluciones de 3 y 5° la hipótesis con mejor ajuste fue la hipótesis de heterogeneidad de hábitat (Anexo XXIII).

Tabla 15. Hipótesis ambientales para explicar el patrón de riqueza de especies endémicas a través de método SAR (resolución 1°). En negrita modelo con mejor ajuste y mayor R².

Hipótesis	Variable	df	logLik	AICc	ΔAIC	pseudo R ²
Heterogeneidad de hábitat	Índice rugosidad topográfica	4	-141.651	295.237	0	0.52
Variabilidad climática	Estacionalidad de temperatura	4	-147.264	303.779	8.541	0.35
hipótesis estabilidad climática	Velocidad climática	4	-149.302	307.855	12.617	0.27
Disponibilidad de agua	Índice de Aridez	4	-151.016	311.283	16.045	0.20
Productividad	NDVI	4	-151.101	311.452	16.215	0.20
Balance de agua-energía	AET	4	-151.134	311.519	16.281	0.19
Especie energía	PET	4	-152.041	313.332	18.095	0.16

7. Análisis de vías para evaluación de relaciones directas e indirectas de factores ambientales, espaciales e históricos sobre la riqueza de especies endémicas.

A resolución de 1° los resultados indicaron que el patrón de riqueza de especies endémicas fue explicado de manera positiva y significativa por predictores de energía, productividad, heterogeneidad de hábitat y espaciales (Fig. 13). De manera contraria, se observó que predictores como la variabilidad y estabilidad histórica del clima explican el patrón de riqueza de endemismos de manera negativa pero significativa (Fig. 13). Los resultados a resoluciones más gruesas indicaron que solo la productividad es un predictor significativo siendo consistente en las distintas escalas. Por otra parte, la estabilidad histórica del clima y variabilidad climática son significativas solo a escalas gruesas (4 y 5°) pero de signo contrario a lo reportado para una resolución de 1° (Anexo XXIV).

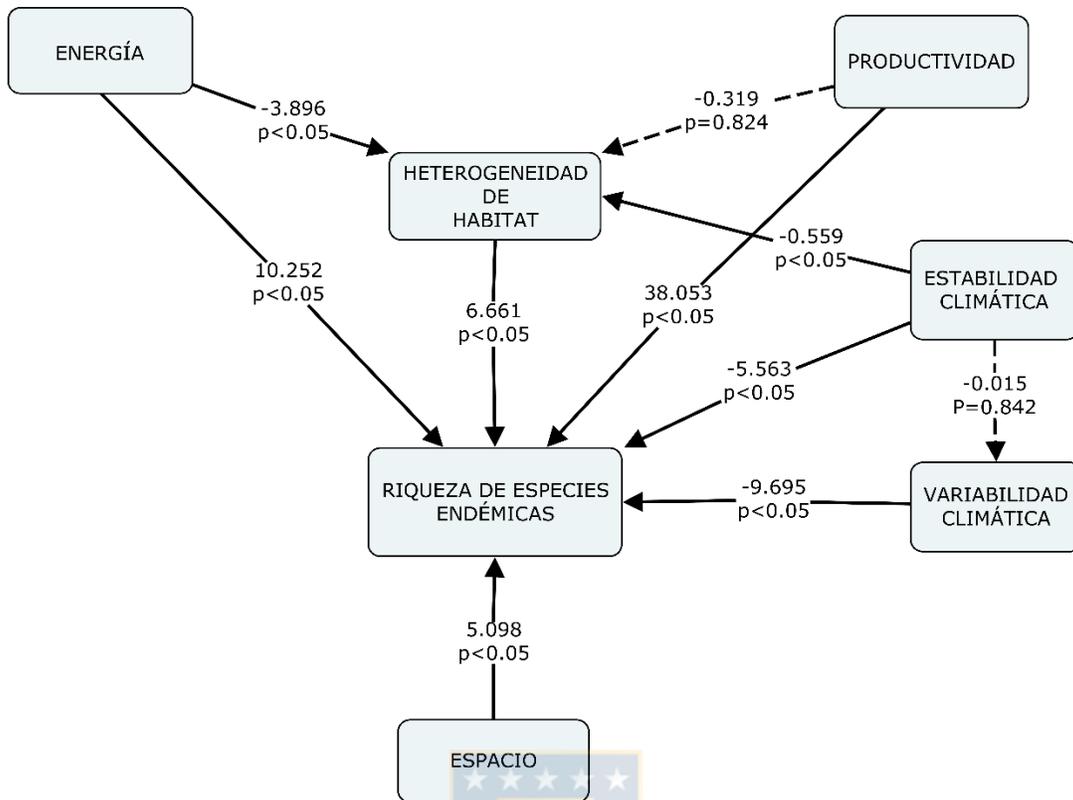


Figura 13. Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 1°). Se indican las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (historia, ambiente, topografía y componente espacial). a) historia única, ($X^2_{(5)} = 0.160$; RMSEA= 0.126). Líneas continuas indican relaciones significativas ($p < 0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p > 0.05$). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada ruta.

DISCUSION

Modelo Bayesiano de endemismo (BAE) en Trochilidos

El método BAE implementado en este estudio permitió efectivamente establecer celdas, es decir, áreas de endemismo basado en probabilidades *a posteriori* ($pp > 0.84$, ver Fig. 10), a diferencia de gran parte de las metodologías más usadas en la literatura (e.g. PAE, VNDM, CWE) que no utilizan teoría de probabilidades. Sin embargo, los patrones detectados no estuvieron exentos de los efectos de la escala de análisis previamente discutidos en la literatura (Levin 1992; Wiens 1989; Rahbek 1995, 2005; Holloway & Miller 2015). En nuestro caso, el número de áreas de endemismo detectadas depende estrechamente de la escala de análisis utilizada, por lo que este efecto debe ser considerado cuidadosamente para delimitar áreas de endemismo. Nosotros sugerimos que estos resultados escala dependiente reflejan en realidad procesos diferenciales de dispersión, extinción y colonización interactuando con importancia relativa a la escala espacial usada. Por lo cual, estos fenómenos escala espacial dependientes deberían ser descritos por modelos espaciales distintos y que asignen importancia diferencial a los diferentes parámetros que describen el fenómeno, de manera que efectivamente sea posible medir cuales son los potenciales mecanismos que explican los patrones emergentes de la biodiversidad a diferentes escalas. Esto último sin duda implica la necesaria comparación de modelos alternativos como lo realizado con la aproximación BAE.

Por otra parte, si bien el método BAE no es estrictamente nuevo, las mejoras propuestas como la generación y comparación de escenarios de endemismo es única y nueva considerando un marco Bayesiano (véase Guerrero et al. 2011; Vanderpoorten et al. 2010). Por ejemplo, la detección de áreas con alta probabilidad *a posteriori* no es posible con otros métodos tradicionales no probabilísticos (e.g. PAE, VNDM), pero hacen uso explícito de la georreferencia de las especies (Linder 2001; Crisp et al. 2001; Oliveira et al. 2015). Por ejemplo, con todos los métodos se identifica una importante sobreposición geográfica de las

áreas de endemismo en la región de los Andes Ecuatoriales (véase Fig. 10f). Sin embargo, una ventaja comparativa de nuestro método fue el hecho que éste fue capaz de detectar un mayor número de áreas de endemismo (véase Fig. 11 y 12), todas con altas probabilidades *a posteriori* dado el modelo seleccionado y los datos usados. Esta discrepancia observada en cuanto al número de áreas detectadas con diferentes métodos podría originarse primero por el tipo de datos empleado, en el caso del BAE, la matriz de presencia/ausencia se construyó a partir de mapas de distribución que consideran la extensión de ocurrencia de cada taxón (Gaston & Fuller 2009) y en algunos casos pueden sobreestimar la real distribución de un taxón (error de comisión) (Hurlbert & Jetz 2007; Jetz et al. 2008). Los métodos como CWE y GIE utilizan únicamente registros de ocurrencia (e.g. GBIF, Vertnet), por lo cual los patrones biogeográficos derivados de estos últimos presentan una menor sobreestimación de los rangos geográficos (García-Roselló et al. 2015), pero podrían generar sobreestimaciones a resoluciones grandes (Hurlbert & White 2005; Hurlbert & Jetz 2007) o errores derivados de la falta de cobertura geográfica de los registros o incluso por sesgos de las zonas de muestreo (Meyer et al. 2016), dado que hay muchas áreas inaccesibles o poco exploradas.

De acuerdo al BAE el modelo más probable a resolución de 1° se basa en cambio direccional del estado 0 al 1, donde las frecuencias del estado ausente 0 y presente 1 son fijas o tienen igual peso en el modelo. Lo anterior, en un contexto biogeográfico significa que la transición del estado 0→1 representa eventos de dispersión o especiación *in situ* (Vanderpoorten et al. 2010), coincidiendo con lo descrito por Ouvernay et al. (2018) utilizando análisis biogeográficos cladísticos. A mayor tamaño de la unidad espacial de análisis (i.e. 2 a 5°) los modelos indicaron que el cambio de estado permitido es reversible (i.e. 0↔1) y es relevante estimar las frecuencias de 0 y 1. Esto sugiere que cuando se abarca áreas de comparación mayores, y más inclusivas en el espacio, tanto la dispersión o especiación *in situ* como procesos de extinción, o fracaso para colonizar nuevas áreas son relevantes (Vanderpoorten et al. 2010). Es interesante notar que en todas las resoluciones espaciales los modelos de endemismo seleccionados siempre sugieren un área hipotética ancestral donde todas las especies se encontraban históricamente presentes en el paisaje (hipótesis H₁) revelando que los eventos de dispersión (Vanderpoorten et al. 2010) serían los

eventos biogeográficos más probables (McGuire et al. 2014; Ouverney et al. 2018) para explicar los hotspots de endemismo de Trochilidos y las zonas coldspot serían mejor explicadas por extinción local. Estos antecedentes son consistentes con el hecho de que múltiples eventos de dispersión a través de gradientes de elevación y masas de agua serían los más probables para explicar la distribución de Trochilidos (Bleiweiss 1998), como por ejemplo los procesos de dispersión ocurridos desde América del Norte hacia América del Sur en el Oligoceno tardío, permitiendo la colonización de Trochilidos hacia Sudamérica, evento biogeográfico favorecido por la formación parcial del Istmo de Panamá (McGuire et al. 2014), y con una subsecuente radiación hacia el resto del subcontinente. Al respecto, McGuire et al. (2014) señalan que eventos de dispersión hacia Sudamérica hace unos 22 Ma promovieron la diversificación de nueve clados dentro de Trochilidae, eventos que basado en nuestros resultados ocurren con mayor probabilidad a escalas ecológicas espaciales pequeñas (1° o menor), aunque también la dispersión es relevante a mayores escalas espaciales (2° o mayores). Sin embargo, a mayores tamaños de área, la extinción y colonizaciones locales no exitosas comienzan a estructurar los patrones de biodiversidad a gran escala. Estos mecanismos propios de escalas mayores serían relevantes para grupos de distribución amplia como los Trochilidos, para los cuales fenómenos de impacto continental o global moldearían los patrones emergentes de endemismo. Por ejemplo, el levantamiento de los Andes (~ 12 Ma) y la formación del Istmo de Panamá (~2.8 Ma) constituyeron los principales eventos geológicos que favorecieron a diversificación del grupo (McGuire et al. 2014; Ouverney et al. 2018) y los patrones de endemismos dentro de la familia Trochilidae. Particularmente, la sustancial diversificación de Trochilidos generada por el levantamiento andino generó además de una alta diversidad de hábitats la acumulación de especies con rangos geográficos pequeños (i.e. especies endémicas), generando una alta agregación de especies en esta región (c.a 140 especies en los Andes) (Bleiweiss 1998; McGuire et al. 2014) así como la formación de hotspots de endemismos de carácter más local.

Validación de modelos BAE

El rendimiento e idoneidad de los modelos BAE mediante simulaciones sustenta que a una resolución de 1° efectivamente se obtienen modelos que son capaces de predecir el

patrón de endemismo observado o “verdadero” de acuerdo a los escenarios simulados (véase Fig. 9), por lo que ésta resolución de análisis sería la más idónea para evaluar áreas de endemismo a escala biogeográfica amplia. Para las demás resoluciones solo un modelo (Modelo N° 6, Pi Estimado (Q01) con raíz 1 Fig. 9) fue capaz de recapitular el patrón de endemismo observado o “verdadero”, indicando que este modelo también es útil para el estudio de patrones de endemismo usando varias resoluciones espaciales en las cuales mecanismos distintos a los que ocurren a 1° están jugando un papel importante. Estos hallazgos, y considerando el efecto de la escala de análisis permitieron identificar que los mayores porcentajes de acuerdo con la comparación de topologías de árboles de los modelos de endemismo “verdaderos” y simulados ocurrieron a mayores resoluciones espaciales (> 60%) (Véase Tablas 10 a 14), lo cual puede tener relación a la mejor resolución de los árboles de endemismo a escalas geográficas más grandes (i.e. > 3°) y/o a que los mecanismos subyacentes que conforman los patrones observados de endemismo son más simples de modelar a estas escalas con la aproximación BAE.

Áreas de endemismo inferidas a través del análisis BAE.

Las áreas de endemismo detectadas por el BAE, indicaron una fuerte influencia de la escala de análisis, observándose que el número de áreas de endemismo disminuyó al aumentar la resolución espacial, revelando un marcado patrón escala dependiente (Wiens 1989; Rahbek 2004; Rahbek et al. 2007) (Véase Fig. 10). Si bien, se observó este fenómeno de escala dependencia, las áreas de endemismo detectadas por el BAE a distintas resoluciones se sitúan principalmente entre los 29°N y 30°S, encontrándose el mayor número de áreas de endemismo en los Andes Norte y diversas regiones dentro de la Amazonia (véase Fig. 10). Esto concuerda parcialmente con Ouvernay et al. (2018), quienes además indican áreas de endemismo para Norte América, tierras altas de Chiapas y Antillas menores. Así mismo, nuestros resultados concuerdan con lo reportado para otros grupos de vertebrados (Balckburn & Gaston 1996; Kier et al. 2009), siendo los Andes Norte la región que concentra el mayor número de áreas de endemismo, patrón probablemente asociado a eventos geológicos históricos como el levantamiento de este macizo (Antonelli et al. 2018), el cual ha sido

asociado a la diversificación de los Trochilidos (Bleiweiss 1998; McGuire et al. 2014). Junto con lo anterior, Kier et al. (2009) señalan que el alto endemismo observado en zonas montañosas obedece a las elevadas pendientes y gradientes climáticos presentes en dichas zonas, lo cual genera endemismos locales, producto del alto recambio de especies (Buckley & Jetz 2008). En efecto, estas regiones han sido consideradas como cunas y museos de diversidad (Chown & Gaston 2000), donde taxa antiguos han sobrevivido y han favorecido la acumulación de una mayor riqueza de especies en general y especies endémicas en particular (sensu Kier et al. 2009; Ouvernay et al. 2018).

Hipótesis ambientales y el patrón de riqueza especies endémicas.

Junto con la detección de las áreas de endemismos, la etapa inmediatamente posterior es identificar los factores (ambientales, topográficos o históricos) que explican los patrones de riqueza de endemismos (sensu Zuloaga et al. 2018). Para Trochilidos el mecanismo ambiental más plausible para explicar los patrones de endemismo corresponde a la **heterogeneidad de hábitat**. Nuestros resultados concuerdan con lo reportado por Jetz & Rahbeck (2002) quienes señalan la importancia de la heterogeneidad topográfica cuando los rangos geográficos de las especies son pequeños, atributo característico de las especies endémicas (cf. Fattorni 2017). El mecanismo que opera en la relación riqueza de especies endémicas y heterogeneidad de hábitat tiene relación a que ambientes complejos topográficamente presentan más nichos disponibles, pudiendo soportar más especies a través de nichos particionados (Chesson & Warner 1981; Yang et al. 2015). Stein et al. (2014) señalan que la heterogeneidad *per se* promueve la diversidad a través de tres mecanismos, primero, incrementando gradientes ambientales, tipos de hábitat, recursos y aumentando la complejidad estructural, permitiendo la coexistencia de más especies (Currie 1991). Segundo, proveen refugios frente a condiciones ambientales adversas y cambio climático (Fjeldsa et al. 2012), y tercero, favoreciendo eventos de especiación (Rosenzweig 1995; Antonelli & Sanmartín 2011). Por lo anterior, si bien las especies endémicas ocurren en áreas geográficas reducidas, estas áreas deben presentar ambientes heterogéneos que provean de recursos necesarios y facilitan la coexistencia entre especies.

Junto con lo anterior, es necesario considerar que cuando la escala de análisis es mayor (i.e. $> 3^\circ$; véase Anexo XXIII) emergen otras hipótesis como la de productividad y disponibilidad de agua, las cuales son fuertes predictores de la riqueza de Trochilidos, por lo que la percepción de la riqueza de endemismos de Trochilidos estaría directamente relacionado con la escala utilizada, fenómeno ampliamente discutido en la literatura (Levin 1992; Wiens 1989; Paterson & Watson 1998), reportándose numerosos ejemplos de las implicancias de la escala en estudios ecológicos y biogeográficos (Rahbek & Graves 2000; 2001), siendo necesario considerar este efecto a la hora de estudiar patrones de endemismo tanto de los Trochilidos en particular como de vertebrados en general. Lo anterior, daría fuerte sustento a la propuesta de usar aproximaciones que permitan seleccionar los modelos adecuados para rescatar los mecanismos que subyacentes a los patrones de endemismo a diferentes resoluciones espaciales de análisis, como BAE para describir los patrones y luego el uso de estadística espacial para desentrañar los mecanismos escala dependiente.

Relaciones directas e indirectas de factores ambientales, espaciales e históricos que explican la riqueza de especies endémicas

Si bien reconocemos a la hipótesis de heterogeneidad de hábitat como el principal mecanismo que explica los patrones de endemismo de Trochilidos, la medición de la interacción y efecto diferencial de otras hipótesis a través de análisis de vías permitió identificar que predictores como energía, productividad, estabilidad histórica del clima, variabilidad climática y predictores espaciales son conjuntamente importantes predictores del endemismo (véase Fig. 13). En el caso de la productividad y energía, existió una asociación significativa con las áreas de endemismo, siendo dichos predictores extensivamente señalados como mecanismo ecológico para explicar la riqueza de especies en general (Wright 1983; Hawkins et al 2003b; Bailey et al. 2004; Gillman et al. 2014) y en este caso para explicar la riqueza de especies endémicas en particular. Por lo anterior, la interacción entre ambientes con alta disponibilidad energética y productividad, pero situados en ambientes heterogéneos (Kerr & Currie 1999; Stein et al. 2014; 2015) permiten sustentar mayor número de especies endémicas, perfilándose como los principales estructuradores ambientales de los

patrones de endemismo de Trochilidos. Tales resultados derivados de múltiples líneas de evidencia (i.e. regresión espacial y análisis de vías) muestran que, desde una perspectiva espacial, el patrón de endemismo se encuentra estructurado geográficamente y localmente agregado (Fjeldså & Irestedt 2009) en zonas de alta energía y productividad biológica (Andes, Amazonas, Tierras altas de Venezuela, Bosque Guayanés, Bosque Atlántico); zonas que a grandes rasgos son caracterizadas por una prolongada estabilidad climática histórica versus zonas templadas expuestas a mayor influencia de las glaciaciones Plio-Pleistocénicas (Willing et al. 2003; Wiens & Donoghue 2004; Hawkins et al. 2006; Mittelbach et al. 2007), donde las áreas de endemismo podrían corresponder a poblaciones relictuales que han sobrevivido a periodos de cambio climático intensos (Fjeldså et al. 1999). Lo anterior es reforzado por dos líneas de evidencia; la primera, áreas de endemismo detectadas para Trochilidos se encuentran en zonas de alta disponibilidad energética y productividad, pero asociadas a regiones de alta heterogeneidad de hábitat (Kerr & Currie 1999; Stein et al. 2014; 2015), siendo esta hipótesis reconocida por las dos aproximaciones metodológicas utilizadas. Por lo anterior, la combinación energía-productividad-heterogeneidad permitiría acumular y mantener un mayor número de especies endémicas. Al respecto, el trabajo de Zuloaga et al. (2018) si bien no asigna ningún mecanismo causal a los patrones globales de endemismo, proponen que la heterogeneidad espacial es un importante factor del endemismo de vertebrados a escala global. La segunda línea de evidencia apunta a que zonas que históricamente han presentado una mayor estabilidad climática a lo largo del tiempo, como las zonas tropicales (Brown 2014), favorecen la ocurrencia de endemismos (Harrison & Noss 2017), como fue observado en nuestro caso, siendo la estabilidad histórica del clima un importante factor de la riqueza de endemismos (véase Fig. 13). Este último mecanismo de corte histórico denominado “hipótesis de estabilidad ambiental” (Pianka 1966; Klopfer 1959; Dynesius & Jansson 2000; Zuloaga et al. 2018), ha sido sugerido para explicar el alto endemismo observado en los Andes Norte, así como en el Amazonas, además de constituir un importante promotor de la idea de centros de endemismo, es decir, regiones geográficas con alta concentración de especies endémicas (Harrison & Noss 2017; Sandel et al. 2011). En nuestro caso, esta hipótesis fue evaluada considerando la estabilidad histórica de la temperatura desde el último máximo glacial al reciente, revelando una relación directa y significativa con la riqueza de endemismo e indirecta con esta a través de la heterogeneidad

de hábitat (Fig. 13). Lo anterior articula que ambientes actuales que presentan estabilidad ambiental son producto de una menor influencia histórica de eventos climáticos extremos como las glaciaciones (~21.000 AP), lo que favorecería la acumulación de taxa endémicos debido a la presencia de refugios (Sandel et al. 2011), y favoreciendo los eventos de especiación y minimizando los de extinción (Terborgh 1992; Fjeldså & Lovett 1997). Nuestro estudio sustenta una relación negativa y significativa entre la riqueza de especies endémicas y la estabilidad ambiental histórica (véase Anexo XXIII), por lo que ante una menor variación histórica del clima (i.e. estabilidad climática) mayor es el número de especies endémicas observado, siendo un patrón no solo observado para Trochilidos, sino también descrito para otros vertebrados (véase Klopfer 1959; Jansson 2002; Sandel et al. 2011; Zuloaga et al. 2018). Por lo tanto, la estabilidad climática histórica constituye un mecanismo plausible que habría originado los patrones de endemismo y que rasgos contemporáneos del paisaje como el relieve topográfico y la alta productividad/energía disponible, constituyen mecanismos que actúan sinérgicamente para mantener la riqueza de endemismo de Trochilidos.



CONCLUSIONES

-Las áreas de endemismo inferidas por el BAE y el uso de selección de modelos idóneos a los datos y la resolución espacial usada permitió detectar un mayor número de áreas respecto a métodos de análisis geográficamente explícitos pero no basados en probabilidades.

-El patrón de endemismo se encuentra positivamente relacionado a variables que caracterizan la heterogeneidad geográfica, entregando argumentos a favor de la hipótesis de heterogeneidad de hábitat como principal mecanismo ecológico de los patrones de endemismo de Trochilidos.

-La estabilidad climática, constituye un significativo factor histórico-climático que potencialmente originó los patrones de endemismo de Trochilidos.

-Los factores ambientales como energía, productividad del paisaje, constituyen factores ambientales recientes que explican la distribución y acumulación de la riqueza de especies

endémicas en conjunto con factores más relevantes como la heterogeneidad del hábitat y la estabilidad histórica de estos.



CONCLUSIÓN GENERAL

De acuerdo con los antecedentes recabados en esta tesis, el patrón general de biodiversidad predicho por el GLD está estructurado por la acción conjunta de factores ecológicos y evolutivos. En primer lugar, podemos concluir que mecanismos históricos como el conservatismo de nicho ecológico originan la agregación regional de especies, pero la productividad primaria y el efecto del espacio podrían explicar la mantención de estos patrones.

Por otra parte, la detección de áreas de endemismo en un marco Bayesiano, permite reconocer áreas de endemismo en base a probabilidades, tales como Los Andes Centrales y Norte, así como en zonas del bosque Atlántico y tierras Altas de Venezuela. Esta nueva aproximación permitió el uso de selección de modelos idóneos a los datos, permitiendo detectar un mayor número de áreas respecto a métodos de análisis geográficamente explícitos, pero no basados en probabilidades. Respecto a las causas o mecanismos que operan en los patrones observados de endemismo, estas se asocian a variables que caracterizan la heterogeneidad geográfica, entregando argumentos a favor de la hipótesis de heterogeneidad de hábitat como principal mecanismo ecológico de los patrones de endemismo de Trochilidos. Por otra parte, desde una perspectiva histórico-climática, la hipótesis de estabilidad del clima, también conocida como velocidad de cambio climático, constituye un significativo factor que potencialmente originó los patrones de endemismo de Trochilidos, dado ambientes de alto endemismo han sido menos afectados por perturbaciones como las glaciaciones Plio-Pleistocénicas.

Desde una perspectiva del reciente, factores principalmente climáticos como la energía disponible y la productividad del paisaje en zonas tropicales constituyen factores ecológicos que explican la distribución y acumulación de la riqueza de especies endémicas, dado que estas regiones han experimentado una mayor estabilidad ambiental a lo largo de la historia en relación con zonas templadas. Estos factores climáticos en conjunto con la heterogeneidad de hábitat, constituye uno de los mecanismos claves para explicar los patrones de endemismo,

por lo que tanto el origen y distribución actual de los endemismos han ocurrido en paisajes altamente variables y productivos, los cuales generan y mantienen los recursos de hábitat y tróficos necesarios para la supervivencia de Trochilidos.



BIBLIOGRAFIA

- Abrahamczyk S & M Kessler. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *J. Ornithol* 151:615–625.
- Altshuler D and R Dudley. 2002. The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *The Journal of Experimental Biology* 205: 2325–2336.
- Allen, A. P. & J. F Gillooly. 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*. 9: 947-954.
- Anderson, S. 1994. Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology*. 69(4): 451-471.
- Anselin L. 1995. Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geographical Analysis* 27(2): 93–115.
- Antonelli A & I Sanmartín. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics?. *Taxon* 60 (2): 403-414.
- Antonelli A, A Zizka, FA Carvalho, R Scharn, C D. Bacon, D Silvestro, & FL. Condamine. 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *PNAS* 115 (23): 6034-6039.
- Baele, G., P. Lemey, T. Bedford, A. Rambaut, M. A. Suchard, and A. V. Alekseyenko. 2012. Improving the Accuracy of Demographic and Molecular Clock Model Comparison While Accommodating Phylogenetic. *Mol. Biol. Evol.* 29:2157–2167.
- Bahn, V., J. O'Connor, R. and B. Krohn, W. 2006. Importance of spatial autocorrelation in modeling bird distributions at a continental scale. *Ecography*. 29: 835-844.
- Bailey S.A., Horner-Devine, M., Luck, G., Moore, L., Carney, K., Anderson, S., Fleishman, E. 2004. Primary Productivity and Species Richness: Relationships among Functional Guilds, Residency Groups and Vagility Classes at Multiple Spatial Scales. *Ecography*. 27(2): 207-217.
- Barbosa A.M. 2015. fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*. 6: 853-858.
- Barton K. 2017. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Baselga A & D Orme. 2012. betapart: an R package for the study of beta Diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 3: 808–812.
- Baselga, A. 2008. Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*. 31: 263–271.
- Beckmann, M, Václavík, T., Manceur, A. M., Šprtová, L., Wehrden, H., Welk, E., Cord, A. F. and Tatem, A. 2014. gIUV: a global UV-B radiation data set for macroecological studies. *Methods Ecol Evol*. 5: 372-383.

BirdLife International and NatureServe. 2015. *Bird species distribution maps of the world*. Version 5.0. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.

Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L. & Valleri, G. 2001. Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: Parsimony Analyses of Endemicity based on reptiles, land birds and Scalesia land plants. *Journal of Biogeography*, 28, 495–510.

Bivand R & G Piras. 2015. Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Econometrics. *Journal of Statistical Software*. 63(18): 1-36

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 1996a. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B* 351: 897–912

Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. 1996b. Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*. 19: 369-376.

Bleiweiss R. 1998. Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 77-97

Bocard, D & P Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* 153(2):51-68.

Borcard D, F Gillet & P Legendre. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, 306 pp.

Borcard D, P Legendre, C Avois-Jacquet & H Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826-1832.

Borcard, D, P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045–1055.

Borchsenius F. 1997. Patterns of plant species endemism in Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 6: 379-399.

Brooks, D.R. & M.G.P van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819–825.

Brown, J. H. & Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts (Sinauer Associates, Inc. Publishers)

Brown, J. H. 2014. Why are there so many species in the tropics?. *Journal of Biogeography*. 41: 8-22.

Brown, J.H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*. 21, 877–888

Buckley LB & W Jetz. 2008. Linking global turnover of species and environments. *PNAS*. 18; 105(46):17836-17841.

Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J.-A., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R. & J.J. Wiens. 2010.

Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 2131–2138.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.

Calderón, J., Moreno C., & Zuria I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista mexicana de biodiversidad*. 83(3): 879-891.

Canavero A, Arim M, Pérez F, Jaksic F. and Marquet P. 2018. A metabolic view of amphibian local community structure: the role of activation energy. *Ecography*. 41: 388-400.

Cardillo M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1221-1225.

Casazza G. & L. Minuto. 2009. A critical evaluation of different methods for the determination of areas of endemism and biotic elements: an Alpine study. *Journal of Biogeography* 36: 2056–2065.

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. and Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*. 12: 693-715.

Ceballos, G. & P.R. Ehrlich. 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *PNAS* 103(51): 19374–19379.

Celemín J. 2009. Autocorrelación espacial e indicadores locales de asociación espacial: Importancia, estructura y aplicación. *Revista Universitaria de Geografía* 18(1): 11-31.

Chen Y. 2014. Modeling contemporary range size patterns of endemic birds in China: Testing the relative importance of phylogeny, space, and environment, *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 7(3): 229-232.

Chesson, P.L. & Warner, R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*. 117: 923–943.

Chown SL, & Gaston KJ. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends Ecol Evol* 15: 311-315.

Cochran WG. 1954. The combination of estimates from different experiments. *Biometrics*. 10:101–129.

Cowling RM & MJ Samways. 1994. Predicting Global Patterns of Endemic Plant Species Richness. *Biodiversity Letters* 2: 127-131.

Cox CB & PD. Moore. 2005. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. 7th edition. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 428 pp

Cruse, B, Liedloff, A. C. & Wintle, B. A. 2012. A new method for dealing with residual spatial autocorrelation in species distribution models. *Ecography*. 35: 879-888.

Crisp, M. D., Laffan, S., Linder, H. P. & Monro, A. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*. 28: 183-198.

- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J., Hawkins, B. A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J. R. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*. 7: 1121-1134.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist* 137: 27–49.
- Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, Martín González AM, Rahbek C, et al. 2011. Specialization in Plant-Hummingbird Networks Is Associated with Species Richness, Contemporary Precipitation and Quaternary Climate-Change Velocity. *PLoS ONE* 6(10): e25891.
- De Bonilla, E., León-Cortés, J., & Rangel-Salazar, J. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 28(4): 369-376.
- Del Hoyo J, A Elliott & J Sargatal, eds. 1999. *Handbook of the birds of the world*. Volumen 5. Barcelona: Lynx Edicions.
- Diniz-Filho, J. A. F. and L. M Bini. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*. 14: 177–185.
- Diniz-Filho, J. A., Bini, L. M. and Hawkins, B. A. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 53-64.
- Dorazio, R. M., Royle, J. A., Söderström, B. and Glimskär, A. 2006. Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology*. 87: 842-854.
- Dormann CF, J McPherson, MB Araújo, R Bivand, J Bolliger, G Carl, RG Davies, A Hirzel, W Jetz, WD Kissling, I Kühn, R Ohlemüller, P Peres-Neto, B Reineking, B Schröder, FM Schurr, R Wilson. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of distributional species data: a review. *Ecography*. 30: 609-628.
- Dormann, C. 2007. Effects of Incorporating Spatial Autocorrelation into the Analysis of Species Distribution Data. *Global Ecology and Biogeography*. 16(2): 129-138.
- Dray S, P Legendre & G Blanchet. 2016. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Dray S, P Legendre & P.R Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*. 96: 483-493.
- Dray S, P Legendre & G Blanchet. 2013. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Dray, S., P Legendre & P.R Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 96: 483-493.
- Dynesius M & R Jansson 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *PNAS* 97(16): 9115-9120.

Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 551–560.

Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa & J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(92): 325-341.

Espinosa, D., C. Aguilar & T. Escalante. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 31–37.

ESRI: ArcGIS Version 10.2. 2016. Environmental Systems Research Institute (ESRI). Redlands, CA, USA.

Evans, K.L., P.H. Warren & K.J. Gaston. 2005. Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1–25.

Fattorni S. 2017. Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. *Biogeographia* 32: 47–75.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.

Fjeldså J & J Lovett. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: The significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation* 6(3):325-346.

Fjeldså J & M Irestedt. 2009. Diversification of the south american avifauna: Patterns and implications for conservation in the Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96(3):398-409.

Fjeldså J, E, Lambin, B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63–78.

Fjeldså, J., R.C.K. Bowie & C. Rahbek. 2012. The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43: 249–265.

Francis A. & D Currie. 2003. A Globally Consistent Richness-Climate Relationship for Angiosperms. *The American Naturalist* 2003 161:4: 523-536

Fraser R & Currie, D. 1996. The Species Richness-Energy Hypothesis in a System Where Historical Factors Are Thought to Prevail: Coral Reefs. *The American Naturalist* 148(1): 138-159.

Freckleton RP & W Jetz. 2009. Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data., *Proc Biol Sci.* 276: 21-30

García-Roselló, E, Guisande, C., Manjarrés-Hernández, A., González-Dacosta, J., Heine, J., Pelayo-Villamil, P. , González-Vilas, L. , Vari, R. P., Vaamonde, A. , Granado-Lorencio, C. & Lobo, J. M. (2015), Macroecological patterns and GBIF data. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 335-347

- Garzon-Orduña, I.J., D.R. Miranda-Esquivel & M. Donato. 2008. Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography* 35: 903–913.
- Gaston K & Blackburn, T. M. 1996. Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* 75: 479-485.
- Gaston K. 2007. Latitudinal gradient in species richness. *Current Biology* 17(15): 574
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Oxford, UK: Blackwell Science.
- Gaston, K. J. & Fuller, R. A. 2009. The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1-9
- Getis, A. & Ord, J. K. 1992. The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geographical Analysis*. 24: 189-206
- Gillman, L. N., Wright, S. D. & Ladle, R. 2014. Species richness and evolutionary speed: the influence of temperature, water and area. *Journal of Biogeography*. 41: 39-51.
- Graham CH, AC. Carnaval, C Cadena, KR. Zamudio, TE. Roberts, JL Parra, Ch M. McCain, R C. K. Bowie, C Moritz, SB. Baines, Ch J. Schneider, J VanDerWal, C Rahbek, KH. Kozak & NJ. Sanders. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography* 37: 711–719.
- Graham, C.H., J.L. Parra, C. Rahbek, & J. A. McGuire. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *PNAS* 106: 19673-19678.
- Graves GR. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *Auk* 105:47–52.
- Guerin, G. R., Ruokolainen, L, Lowe, A. J. and Isaac N. 2015. A georeferenced implementation of weighted endemism. *Methods Ecol Evol*. 6: 845-852.
- Guerrero P, A Durán & H Walter. 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75: 991-997.
- H-Acevedo, D. & Currie, D. J. 2003. Does climate determine broad-scale patterns of species richness? A test of the causal link by natural experiment. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 461-473.
- Harold AS & RD Mooi. 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43: 438-441
- Harrison S & R Noss. 2017. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*. 119(2): 207–214.
- Hastie, T.J., & R.J Tibshirani. 1986. Generalized additive models. *Stat. Sci.* 1, 297-318.
- Hawkins & Porter. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 475–81.

Hawkins BA, J.A.F Diniz-Filho, & SA Soeller. 2005. Water links the historical components of the Australian bird diversity gradient. *J. Biogeogr.* 32: 1035-1042.

Hawkins, B. A., Porter, E. E. & Diniz-Filho, J. A. F. 2003a. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient for terrestrial birds. *Ecology* 84: 1608–1623.

Hawkins BA, R Field, HV Cornell, DJ Currie, JF Guegan, DM Kaufman, JT Kerr, GG Mittelbach, T Obedorff, EM O, Brien, EE Porter & JRG Turner. 2003b. Energy, water, and broadscale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.

Hawkins, B. 2001. Ecology's oldest pattern?. *Trends in Ecology & Evolution* (16) 8: 470.

Hawkins, B. A. & DeVries, P. J. 2009. Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography*, 36: 1698-1711.

Hawkins, B. A., Albuquerque, F. S., Araújo, M. B., Beck, J. , Bini, L. M., Cabrero-Sañudo, F. J., Castro-Parga, I. , Diniz-Filho, J. A., Ferrer-Castán, D. , Field, R. , Gómez, J. F., Hortal, J. , Kerr, J. T., Kitching, I. J., León-Cortés, J. L., Lobo, J. M., Montoya, D. , Moreno, J. C., Olalla-Tárraga, M. Á., Pausas, J. G., Qian, H. , Rahbek, C. , Rodríguez, M. Á., Sanders, N. J. & Williams, P. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*. 88: 1877-1888.

Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, C. A. Jaramillo, & S. A. Soeller. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33: 770–780.

Hawkins, B. A., McCain, C. M., Davies, T. J., Buckley, L. B., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Grytnes, J.A., Harrison, S., Holt, R. D., Kraft, N. J. B. & Stephens, P. R. 2012. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography* 39: 825–841.

Herzog, S.K. & G.H. Kattan. 2011. Diversity gradients and patterns of endemism in the birds of the tropical Andes. Pp. 245-259 in S.K. Herzog, R. Martínez, P.M. Jørgensen & H. Tiessen (Eds.). *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São José dos Campos and Paris. 348 pp.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978.

Hillebrand H. 2004. On the generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163:2: 192-211

Hobohm C., Tucker C.M. 2014. How to Quantify Endemism. In: Hobohm C. (eds) *Endemism in Vascular Plants*. Plant and Vegetation, vol 9. Springer, Dordrecht

Holder M & PO Lewis. 2003. Phylogenetic estimation: traditional and bayesian approaches. *Nat Rev Genet* 4: 275-284.

Holloway P & J Miller. 2015. Exploring spatial scale, autocorrelation and nonstationarity of bird species richness patterns. *ISPRS International Journal of Geo-Information* 4 (2): 783-798.

Hortal J, Diniz-Filho, J. A., Bini, L. M., Rodríguez, M. Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T. F., Hawkins, B. A. & Lobo, J. M. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*. 14: 741-748.

Hortal J, Rodríguez J, Nieto-Díaz M, & Lobo JM. 2008. Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *Journal of Biogeography* 35(7):1202-1214

Hortal, J. 2008. Uncertainty and the measurement of terrestrial biodiversity gradients. *Journal of Biogeography*. 35: 1335-1336.

Hurlbert A & J Stegen. 2014. When should species richness be energy limited, and how would we know?. *Ecology Letters* 17: 401– 413.

Hurlbert AH & Jetz W. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *PNAS* 104 (33) 13384-13389.

Hurlbert, A. H. & White, E. P. 2005. Disparity between range map- and survey-based analyses of species richness: patterns, processes and implications. *Ecology Letters*. 8: 319-327.

Huston M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*. 113: 81-101.

Huston M.A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86:393–401.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93:145-159.

Jablonski, D. 1991. The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature* 364:142–144

Jansson, R. 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270(1515): 583–590.

Janzen, D. 1967. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *The American Naturalist*. 101(919), 233-249.

Jarvis, A., H.I. Reuter, A. Nelson, & E. Guevara. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).

Jenkins CN., Pimm SL., & L N. Joppa. 2013. Global vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (28): 2602-2610.

Jetz W & C Rahbeck. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* 30: 297(5586):1548-51.

Jetz W & C Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *PNAS*. 98: 5661-5666.

Jetz W & PVA Fine. 2012. Global Gradients in Vertebrate Diversity Predicted by Historical Area-Productivity Dynamics and Contemporary Environment. *PLoS Biol* 10(3): e1001292.

Jetz W., C. H Sekercioglu & JEM Watson. 2008. Ecological correlates and conservation implications of overestimating species geographic ranges. *Conservation Biology*. 22(1):110-119.

Jetz, W., G.H. Thomas, J.B. Joy, K. Hartmann & A.O. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448.

Jetz, W., Rahbek C. & Colwell RK 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*. 7(12):1180-1191.

Jetz, W., Sekercioglu, C.H. & Watson, J.E.M. 2008. Ecological correlates and conservation implications of overestimating species geographic ranges. *Conservation Biology*, 22, 110–119.

Jombart T & S Dray. 2010. adephylo: new tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits. *Bioinformatics*. 26(15):1907-1909.

Jukes TH & CR Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro HN, editor, *Mammalian Protein Metabolism*, pp. 21-132, Academic Press, New York.

Kerr, J.T. & D.J. Currie. 1999. The relative importance of evolutionary and environmental controls on broad-scale patterns of species richness in North America. *Ecoscience* 6: 329–337

Kerr, J.T. & L. Packer. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385: 252–254.

Kerr, J.T. 1997. Species Richness, Endemism, and the Choice of Areas for Conservation. *Conservation Biology* 11: 1094–1100

Kéry, M. & Royle, J. A. 2008. Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *Journal of Applied Ecology*. 45: 589-598.

Kier G, H Kreft, TM Lee, W Jetz, P L. Ibsch, Ch Nowicki, J Mutke & W Barthlott. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *PNAS* (23): 9322-9327.

Kindlmann, P., Schödelbauerová, I. & Dixon, A.F. 2007. Inverse latitudinal gradients in species diversity. *Scaling biodiversity* (ed. by D. Storch, P.A. Marquet and J.H. Brown), pp. 246–257. Cambridge University Press, Cambridge.

Kissling, W. D. & Carl, G. 2008. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*. 17: 59-71.

Klopfer P. 1959. Environmental Determinants of Faunal Diversity. *The American Naturalist*. 93(873): 337-342.

Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends Ecol. Evol.* 14: 22-26.

- Koleff, P. and Gaston, K. J. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*. 11: 363-375.
- Kozak K & JJ. Wiens. 2010. Niche Conservatism Drives Elevational Diversity Patterns in Appalachian Salamanders. *The American Naturalist* 176(1): 40-54.
- Kruger K, R. Prinzinger & Kl. Schuchmann. 1982. Torpor and metabolism in hummingbirds. *Cony. Biochem. Physiol.* 7(4): 679-689.
- Kühn I. 2007. Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions*. 13: 66-69.
- Laffan, S. W. & Crisp, M. D. 2003. Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *Journal of Biogeography*. 30: 511-520.
- Lamoreux, J. F., J. C. Morrison, T. H. Ricketts, D. M. Olson, E. Dinerstein, M. W. McKnight, & H. H. Shugart. 2006. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* 440: 212–214.
- Latimer, A. M., Wu, S, Gelfand, A. E. & Silander, J. A. 2006. Building Statistical Models To Analyze Species Distributions. *Ecological Applications*. 16: 33-50.
- Legendre P & L Legendre. 1998. *Numerical ecology*, second English ed. Elsevier Science BV, Amsterdam, p. 853.
- Legendre P, D Borcard, F. G. Blanchet & S. Dray (2013). PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r109. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology* 74: 1659 – 1673.
- Legendre, P., Dale, M. R., Fortin, M., Gurevitch, J. , Hohn, M. & Myers, D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*. 25: 601-615.
- Lennon JJ, P Koleff, JJD Greenwood & KJ Gaston. 2004. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecol Lett* 7: 81–87.
- Levin S. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*. 73(6): 1943-1967.
- Lewis PO. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic biology* 50 (6): 913-925.
- Linder HP. 2001. On areas of endemism, with an example from African Restionaceae. *Systematic Biology* 50: 892–912.
- Lobo J. 2007. European Distributed Institute of Taxonomy Geoplatform. MNCN–CSIC. Available: <http://edit.csic.es/Soil-Vegetation-LandCover.html>.
- Lomolino M, B. Riddle, RJ. Whittaker & James H. Brown. 2010. *Biogeography*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates. Four Edition. 878 p.

Lomolino, M.V. 2001. Elevation Gradient of Species-Density: Historical and Prospective Views. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 3-13.

Maddison, W. P. & D.R. Maddison. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.40 <http://mesquiteproject.org>

Maestri R, & Patterson BD. 2016. Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLoS ONE* 11(3): e0151895.

Maglianesi M, N Blüthgen, K Böhning-Gaese & M Schleuning. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12): 3325–3334.

Mangiafico S. 2017. rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 1.5.6. <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion>

Martínez Batlle, J.R. & van der Hoek, Y. 2018. Clusters of high abundance of plants detected from local indicators of spatial association (LISA) in a semi-deciduous tropical forest. *PLOS ONE* 13(12): e0208780

Martín-González, A. M., Dalsgaard, B. , Nogués-Bravo, D. , Graham, C. H., Schleuning, M. , Maruyama, P. K., Abrahamczyk, S. , Alarcón, R. , Araujo, A. C., Araújo, F. P., Azevedo, S. M., Baquero, A. C., Cotton, P. A., Ingversen, T. T., Kohler, G. , Lara, C. , Las-Casas, F. M., Machado, A. O., Machado, C. G., Maglianesi, M. A., McGuire, J. A., Moura, A. C., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., Ornelas, J. F., Rodrigues, L. d., Rosero-Lasprilla, L. , Rui, A. M., Sazima, M. , Timmermann, A. , Varassin, I. G., Vizin-Bugoni, J. , Wang, Z. , Watts, S. , Rahbek, C. & Martinez, N. D. 2015. Macroecology of hummingbird–plant networks. *Global Ecology and Biogeography*. 24: 1212-1224.

McGuire J, C Witt, J. V. Remsen, R Dudley & D Altshuler. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *J Ornithol* 150: 155.

McGuire J, CC Witt, D L Altshuler, & J V Remsen. 2007. Phylogenetic Systematics and Biogeography of Hummingbirds: Bayesian and Maximum Likelihood Analyses of Partitioned Data and Selection of an Appropriate Partitioning Strategy. *Systematic Biology*. 56(5): 837–856.

McGuire JA, CC Witt, JV Remsen, A Corl, DL Rabosky, DL Altshuler & R Dudley. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Curr Biol*. 24(8):910-946.

Meade A. 2017. BayesTrees V1.3 Developed by, School of Biological Science, University of Reading, UK, <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesTrees.html>

Meier-Kolthoff JP, AF Auch, DH Huson, & M Göker. 2007. CopyCat: cophylogenetic analysis tool. *Bioinformatics*. 23(7): 898-900.

Melo, A. S., Rangel, T. F. & Diniz-Filho, J. A. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*. 32: 226-236.

Meyer, C., Weigelt, P. & H. Kreft. 2016. Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecol Lett*. 19: 992-1006.

- Miller J.A, J Franklin, & Aspinall R. 2007. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling*. 202(3–4): 225-242
- Miller, J.A. 2012. Species distribution models: Spatial autocorrelation and non-stationarity. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 36(5): 681–692.
- Mitchell A. 2005. *La Guía de Esri para el análisis SIG, Volumen 2*. Esri Press, 2005.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M. & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*. 10: 315-331.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I. & Gough, L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity?. *Ecology*. 82: 2381-2396.
- Moline, P.M. & Linder H.P. 2005. Input data, analytical methods and biogeography of *Elegia* (Restionaceae). *Journal of Biogeography* 33: 47–62.
- Morales-Castilla I & R. García-Valdés. 2014. Gradientes latitudinales de diversidad inversos. ¿Excepciones que prueban la regla?. *Ecosistemas* 23: 4-12.
- Morales-Castilla I, MA. Rodriguez, R Kaur & BA. Hawkins. 2013. Range size patterns of New World oscine passerines (Aves): insights from differences among migratory and sedentary clades. *Journal of Biogeography* 40: 2261–2273.
- Morrone JJ & JV Crisci. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26: 373-401.
- Morrone JJ. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438–441.
- Morrone JJ. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41: 842–854.
- Morrone JJ. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press, 301 pp.
- Nelson G & NI Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 567 pp.
- Nihei S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33: 2099–2106.
- Noguera-Urbano & A Elkin. 2017. El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta zoológica mexicana*. 33(1): 89-107.
- Nogués-Bravo D. 2009. Comparing regression methods to predict species richness patterns. *Web Ecol*. 9: 58-67.

O'Hara, R. B. & Kotze, D. J. 2010. Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*. 1: 118-122.

Olalla-Tárraga M Á, J. A. F Diniz-Filho, R. P Bastos & MA Rodríguez. 2009. Geographic body size gradients in tropical regions: water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography* 32: 581–590.

Oliveira U, AD Brescovit & AJ Santos. 2015. Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PLoS ONE* 10(1): e0116673.

Orme CDL, Davies RG, Olson VA, Thomas GH, Ding T-S, Rasmussen PC, et al. 2006. Global Patterns of Geographic Range Size in Birds. *PLoS Biol* 4(7): e208.

Orme CDL, RG Davies, M Burgess, F Eigenbrod, N Pickup, VA Olson, AJ Webster, TS Ding, PC Rasmussen, RS Ridgely, AJ Stattersfield, PM Bennett, TM Blackburn, KJ Gaston & IPF Owens. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436: 1016–1019.

Ortiz-Pulido R, Diaz SA, Valle-Diaz OI, & Fisher AD. 2012. Hummingbirds and the plants they visit in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 152–163.

Ouvernay, Daiane, Ferreira, Ildemar, & Morrone, JJ. 2018. Areas of endemism of hummingbirds (Aves: Apodiformes: Trochilidae) in the Andean and Neotropical regions. *Zoologia (Curitiba)*. 35: e13673.

Pagel M. & Meade A. 2004. A phylogenetic mixture model for detecting pattern-heterogeneity in gene sequence or character-state data. *Syst. Biol.* 53: 571-581.

Parenti LR, & Ebach MC. 2009. *Comparative Biogeography: Discovering and Classifying Biogeographical Patterns of a Dynamic Earth*. University of California Press, Berkeley.

Pearson O. 1950. The metabolism of hummingbirds. *The Condor* 52(4): 145-152.

Pennino MG, Arcangeli A, Prado Fonseca V, Campana I, Pierce GJ, Rotta A, et al. 2017. A spatially explicit risk assessment approach: Cetaceans and marine traffic in the Pelagos Sanctuary (Mediterranean Sea). *PLoS ONE* 12(6): e0179686.

Peterson, T & D. M. Watson. 1998. Problems with areal definitions of endemism: the effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions*, 4: 189-194.

Pianka E. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*. 100(910): 33-46.

Platnick N. 1991. On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: 11–12.

Posadas P & DR Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (parsimony analysis of endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.

Quinn GP. & MJ Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press. 738 p.

- Rahbek C & G.R Graves 2001. Multiple assessment of patterns of avian species richness. PNAS 98(8):4534-4529.
- Rahbek C & G.R Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. Proc. R. Soc. B. 267: 2259–2265.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*. 18: 200–205.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*. 8: 224-239.
- Rahbek, C., Gotelli, N. J., Colwell, R. K., Entsminger, G. L., Rangel, T. F. L. V. & Graves, G. R. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274(1607): 165–174.
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D. & Drummond, A.J. 2014. Tracer v1.6. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rangel, T. F., Colwell, R. K., Graves, G. R., Fučíková, K., Rahbek, C. & Diniz-Filho, J. A. 2015. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. *Evolution*. 69: 1301-1312.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*. 33: 46-50.
- Revell, L. J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3: 217-223.
- Ricklefs R. 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*. 235(4785): 167-171.
- Ricklefs, R. E. & D Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press. 414 pp
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship. *Ecology* 87: 3-13.
- Rivadeneira MM, Thiel M, González ER, & Haye PA. 2011. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Glob Ecol Biogeogr*. 20: 437-448.
- Rodríguez MA, JA Belmontes & BA Hawkins. 2005. Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecol*. 28: 65-70.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514–527.
- Rohde, K. 1998. Latitudinal gradients in species diversity. Area matters, but how much? *Oikos* 82:184–190.

Rosauer, D, Laffan, S. W., Crisp, M. D., Donnellan, S. C. & Cook, L. G. 2009. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*. 18: 4061-4072.

Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Rosseel Y. 2012. lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software*. 48(2): 1-36.

Safi, K. & N. Pettorelli. 2010. Phylogenetic, spatial and environmental components of extinction risk in carnivores. *Global Ecology and Biogeography* 19: 352–362.

Sandel B., L. Arge, B. Dalsgaard, R. G. Davies, K.J. Gaston, W.J. Sutherland & J.C. Svenning. 2011. The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism. *Nature* 334: 660-664.

Santos C. 2005. Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? *Journal of Biogeography* 32: 1284–1286.

Shipley B. 2000. *Cause and Correlation in Biology: A user's Guide to Path Analysis, Structural Equations, and Causal Inference*. Oxford: Oxford University Press.

Shipley, B. 1997. Exploratory path analysis with applications in ecology and evolution. *Am. Natur.* 149: 1113-1138.

Sierra-Morales P, R. C Almazán-Núñez, E Beltrán-Sánchez, C Ríos-Muñoz & M. 2016. Distribución geográfica y hábitat de la familia Trochilidae (Aves) en el estado de Guerrero, México. *Rev. Biol. Trop.* 64 (1): 363-376.

Sigrist, M.S. & C.J.B. Carvalho. 2008. Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemism (PAE). *The Neotropical region and the Atlantic Forest. Biota Neotrop.* 8(4): 33-42.

Sonne J, A Martín González, PK. Maruyama, B Sandel, J Vizentin-Bugoni, M Schleuning, S Abrahamczyk, R Alarcón, A Araujo, F Araújo, S Mendes de Azevedo, A Baquero, P Cotton, T Toftemark Ingversen, G Kohler, C Lara, F Guedes Las-Casas, A. O. Machado, C Machado, M Maglianesi, A Moura, D Nogués-Bravo, G. Oliveira, P Oliveira, J Ornelas, L da Cruz Rodrigues, L Rosero-Lasprilla, A Rui, M Sazima, A Timmermann, I Galarza Varassin, Z Wang, S Watts, JFjeldså, J Svenning, C Rahbek, & B Dalsgaard. 2016. High proportion of smaller ranged hummingbird species coincides with ecological specialization across the Americas. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152512.

Spiegelhalter D, Best N, Carlin B, & van der Linde A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat Soc. Series B Stat. Methodol.* 64:583–616.

Stein A., K. Gerstner & H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*. 17: 866–880.

Stein, A. & H. Kreft. 2015. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biol Rev.* 90: 815–836.

- Stephens PR. & JJ. Wiens. 2003. Explaining Species Richness from Continents to Communities: The Time-for-Speciation Effect in Emydid Turtles. *The American Naturalist* 161(1): 112-128.
- Stevens R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proc. R. Soc. B* 273: 2283–2289.
- Stevens, G. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*. 133(2): 240-256.
- Stevens, R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. - *Proc. R. Soc. B*. 273: 2283-2289.
- Stevens, R. D. 2011. Relative effects of time for speciation and tropical niche conservatism on the latitudinal diversity gradient of phyllostomid bats. *Proc. R. Soc. B*. 278: 2528- 2536.
- Stirnemann IA, K Ikin, P Gibbons, W Blanchard, & DB. Lindenmayer. 2015. Measuring habitat heterogeneity reveals new insights into bird community composition. *Oecologia* 177: 733–746.
- Suarez RK, JRB Lighton, CD Moyes, GS Brown, CL Gass & PW Hochachka. 1990. Fuel selection in rufous hummingbirds: Ecological implications of metabolic biochemistry. *PNAS* 87: 9207-9210.
- Suarez RK, Brown, G. S., & Hochachka, P. W. 1986. Metabolic sources of energy for hummingbird flight. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 251(3): 537–542.
- Suarez R.K., & K.C Welch. 2017. Sugar Metabolism in Hummingbirds and Nectar Bats. *Nutrients* 9(7): 743.
- Suarez R.K. 2013. Premigratory fat metabolism in hummingbirds: A Rumsfeldian approach. *Current Zoology* 59(3):371–380
- Szumik C, & P. Goloboff. 2004. Areas of Endemism: An Improved Optimality Criterion *Syst Biol* 53 (6): 968-97.
- Szumik C, F. Cuezco, P Goloboff & A Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*. 51: 806–816.
- Tello, J. S. & Stevens, R. D. 2010. Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography*. 33: 796-808.
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the Tropical Rain Forest*. Freeman, New York, NY
- Terribile, L. C., Diniz-Filho, J. A., Lima-Ribeiro, M. D. & Rodríguez, M. 2012. Integrating phylogeny, environment and space to explore variation in macroecological traits of Viperidae and Elapidae (Squamata: Serpentes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 50: 202-209.
- Terribile, L. C., Diniz-Filho, J. A., Rodríguez, M. Á. & Rangel, T. F. 2009. Richness patterns, species distributions and the principle of extreme deconstruction. *Global Ecology and Biogeography*. 18: 123-136.

Title, P. O. & Bemmels, J. B. 2018. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*. 41: 291-307.

Tognelli, M. F. & D.A. Kelt. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*. 27: 427–436.

Trabucco A & RJ Zomer 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at <https://cgiarcsi.community>.

Tuanmu, M.N. & W. Jetz. 2015. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecology and Biogeography*. 24(11): 1329–1339.

Vallejos-Garrido P, Rivera R, Inostroza-Michael O, Rodríguez-Serrano E, & Hernández CE. 2017. Historical dynamics and current environmental effects explain the spatial distribution of species richness patterns of New World monkeys. *PeerJ* 5:e3850

Vanderpoorten A, S Gradstein, M Carine & N Devos. 2010. The ghosts of Gondwana and Laurasia in modern liverwort distributions. *Biol. Rev.* 85: 471–487.

Viechtbauer, W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*. 36(3): 1-48.

Vieilledent G, Merow C, Gueât J, Latimer AM, KeÂry M, Gelfand AE, et al. 2014. hSDM: hierarchical Bayesian species distribution models. R package version 1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=hSDM>.

Vilela, B, Villalobos, F. & Poisot, T. 2015. letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods Ecol Evol*. 6: 1229-1234.

Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP & Parmenter R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257–300.

Webb AR, & KD Copsey. 2011. *Statistical pattern recognition*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475– 505.

Whittaker, R., Willis, K., & Field, R. 2001. Scale and Species Richness: Towards a General, Hierarchical Theory of Species Diversity. *Journal of Biogeography*. 28(4): 453-470.

Wiens J. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3(4): 385-397.

Wiens JJ & M Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 19(12): 639-644.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T. , Grytnes, J. , Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M.

& Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 13: 1310-1324.

Wiens, J.J., C.H. Graham, D.S Moen, S.A. Smith & T.W Reeder. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168: 579–596.

Wiens, JJ & C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519–539.

Willig MR, DM Kaufman, & RD Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34: 273-309.

Wood, S.N. 2003. Thin plate regression splines. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* 65:95–114.

Wood, S.N. 2018. Package “mgcv” – CRAN. Mixed GAM Computation Vehicle with GCV/AIC/REML Smoothness Estimation, Version 1.8-24

Wright D. 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*. 41(3): 496-506.

Yang Zh, X Liu, M Zhou, D Ai, G Wang, Y Wang, Ch Chu & JT. Lundholm. 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports* 5:15723

Zeka, A., R. Gore, & D. Kriebel. 2003. Effects of alcohol and tobacco on aerodigestive cancer risks: meta-regression analysis. *Cancer Causes and Control* 14: 897–906.

Zizka A & A Antonelli. 2018. Mountains of diversity. *Nature* 555(7695):173-174.

Zomer R, A Trabucco, D. Bossio & L Verchot. 2008. Climate change mitigation: A spatial analysis of global land suitability for clean development mechanism afforestation and reforestation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126: 67–80.

Zomer RJ, Bossio DA, Trabucco A, Yuanjie L, Gupta DC & Singh VP. 2007. *Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India*. Colombo, Sri Lanka: International Water Management Institute. IWMI Research Report 122. 45 p.

Zuloaga, J, Currie, DJ, & Kerr, JT. 2019. The origins and maintenance of global species endemism. *Global Ecol Biogeogr.* 28: 170-183.



ANEXOS

Anexo I. Listado exhaustivo de variables ambientales y topográficas, se indica base de datos y autor.

Variable	Unidad	Fuente	Autor
Temperatura media anual	°C	Wordclim	Hijmans et al. 2005
Temperatura (estacionalidad)	°C	Wordclim	Hijmans et al. 2005
Precipitación anual	mm	Wordclim	Hijmans et al. 2005
Precipitación (Estacionalidad)	mm	Wordclim	Hijmans et al. 2005
Altitud	msnm	SRTM 90m Digital Elevation Database v4.1	Jarvis et al. 2008
Rango altitudinal	m	SRTM 90m Digital Elevation Database v4.1	Jarvis et al. 2009
AET	mm	Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) and Global Aridity Index (Global-Aridity)	Zomer et al. 2007, 2008
AI	mm	Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) and Global Aridity Index (Global-Aridity)	Zomer et al. 2007, 2008
PET	mm	Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) and Global Aridity Index (Global-Aridity)	Zomer et al. 2007, 2008
NDVI	-	EDIT Geoplatform	Lobo 2007
Radiación UVB (anual)	J/m2/día	glUV: A global UV-B radiation dataset for macroecological studies	Beckmann et al. 2014
Radiación UVB (Estacionalidad)	J/m2/día	glUV: A global UV-B radiation dataset for macroecological studies	Beckmann et al. 2014
Heterogeneidad (Rango)	-	EarthEnv: Global Habitat Heterogeneity	Tuanmu & Jetz 2015
Heterogeneidad (Shannon)	-	EarthEnv: Global Habitat Heterogeneity	Tuanmu & Jetz 2015
Heterogeneidad (Desv. Estándar)	-	EarthEnv: Global Habitat Heterogeneity	Tuanmu & Jetz 2015
Índice de humedad topográfica	-	ENVIREM	Title et al. 2017
Índice rugosidad del terreno	-	ENVIREM	Title et al. 2017

Anexo II. Selección de variables ambientales y/o topográficas mediante factor de inflación de varianza (VIF) utilizada en modelos de análisis de vías.

Resolución 1°

Variables	R ²	Tolerancia	VIF
AREA	0.858	0.142	7.055
Temperatura media anual (BIO 1)	0.811	0.189	5.296
Rango altitudinal	0.802	0.198	5.047
Índice de humedad topográfica	0.764	0.236	4.231
Precipitación anual (BIO 12)	0.748	0.252	3.964
Altitud	0.748	0.252	3.961
NDVI	0.650	0.350	2.856
Heterogeneidad (rango)	0.537	0.463	2.160
Precipitación (Estacionalidad) BIO 15	0.376	0.624	1.602

Resolución 2°

Variables	R ²	Tolerancia	VIF
AREA	0.905	0.095	10
Temperatura media anual (BIO 1)	0.848	0.152	6.575
Precipitación anual (BIO 12)	0.810	0.190	5.258
Altitud	0.788	0.212	4.707
Rango altitudinal	0.757	0.243	4.121
NDVI	0.719	0.281	3.559
Índice de humedad topográfica	0.715	0.285	3.503
Heterogeneidad (rango)	0.556	0.444	2.250
Precipitación (Estacionalidad) BIO 15	0.430	0.570	1.756

Resolución 3°

Variables	R ²	Tolerancia	VIF
AET	0.902	0.098	10
Temperatura media anual (BIO 1)	0.884	0.116	8.631
Índice climático de humedad	0.859	0.141	7.107
Altitud	0.829	0.171	5.839
Índice de humedad topográfica	0.774	0.226	4.428
Rango altitudinal	0.724	0.276	3.628
Heterogeneidad (rango)	0.639	0.361	2.770
Precipitación (Estacionalidad) BIO 15	0.454	0.546	1.831

Resolución 4°

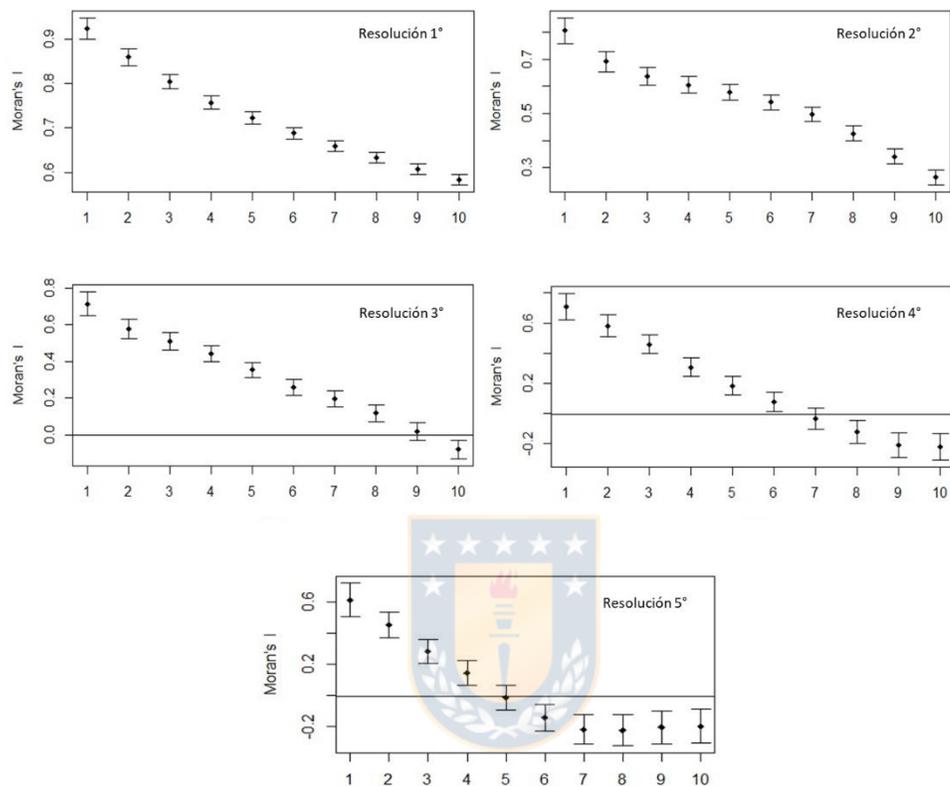
Variables	R ²	Tolerancia	VIF
Altitud	0.836	0.164	6.088
AET	0.766	0.234	4.276
Rango altitudinal	0.708	0.292	3.419
Índice de humedad topográfica	0.646	0.354	2.827
Heterogeneidad (rango)	0.624	0.376	2.661
Precipitación (Estacionalidad) BIO 15	0.462	0.538	1.858

Resolución 5°

Variables	R ²	Tolerancia	VIF
Altitud	0.895	0.105	9.503
Temperatura (estacionalidad) BIO 4	0.882	0.118	8.462
Temperatura media anual (BIO 1)	0.863	0.137	7.294
NDVI	0.850	0.150	6.689
Índice de humedad topográfica	0.841	0.159	6.306
Heterogeneidad (rango)	0.773	0.227	4.404
Rango altitudinal	0.724	0.276	3.617
Precipitación (Estacionalidad) BIO 15	0.655	0.345	2.902

Anexo III. a) Correlogramas I de Moran para la riqueza específica a distintas resoluciones (1 a 5°), b) Valores observados I de Moran y valores de p.

a)



b)

Resolución	Moran I	Varianza	p valor
1°	0.922	0.00014	<0.05
2°	0.805	0.00056	<0.05
3°	0.714	0.00111	<0.05
4°	0.707	0.00200	<0.05
5°	0.611	0.00288	<0.05

Anexo IV. Estadístico I de Moran (bajo aleatorización) para la evaluación de autocorrelación espacial de los residuales de regresión (OLS) entre la riqueza de especies y diferentes predictores ambientales.

Latitud: Moran I = 75.09; p-value < 0.01

Historia compartida: Moran I = 67.286; p-value < 0.01

Historia única: Moran I = 67.564; p-value < 0.01

Radiación UV (media): Moran I = 71.881; p-value < 0.01

Radiación UV (estacionalidad): Moran I = 69.103; p-value < 0.01

PET: Moran I = 72.409; p-value < 0.01

Temperatura media (BIO 1): Moran I = 70.423; p-value < 0.01

Déficit de agua (IA): Moran I = 72.11; p-value < 0.01

Precipitación media anual (BIO 12): Moran I = 68.472; p-value < 0.01

AET: Moran I = 67.401; p-value < 0.01

NDVI: Moran I = 68.546; p-value < 0.01

Altitud: Moran I = 72.882; p-value < 0.01

Rango altitud: Moran I = 73.2; p-value < 0.01

Shannon Heterogeneidad: Moran I = 75.76; p-value < 0.01

Rango Heterogeneidad: Moran I = 74.664; p-value < 0.01

Std Heterogeneidad: Moran I = 74.586; p-value < 0.01

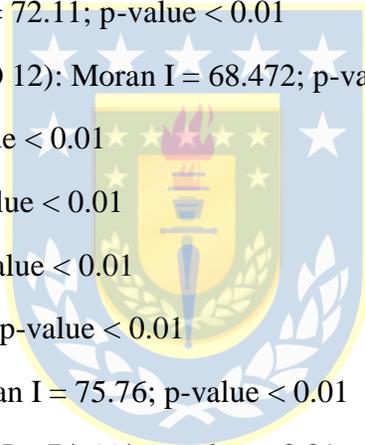
Índice de rugosidad topográfica: Moran I = 74.32; p-value < 0.01

Índice de humedad topográfica: Moran I = 73.92; p-value < 0.01

Estacionalidad precipitación (BIO15): Moran I = 75.919; p-value < 0.01

Estacionalidad Temperatura (BIO 4): Moran I = 65.126; p-value < 0.01

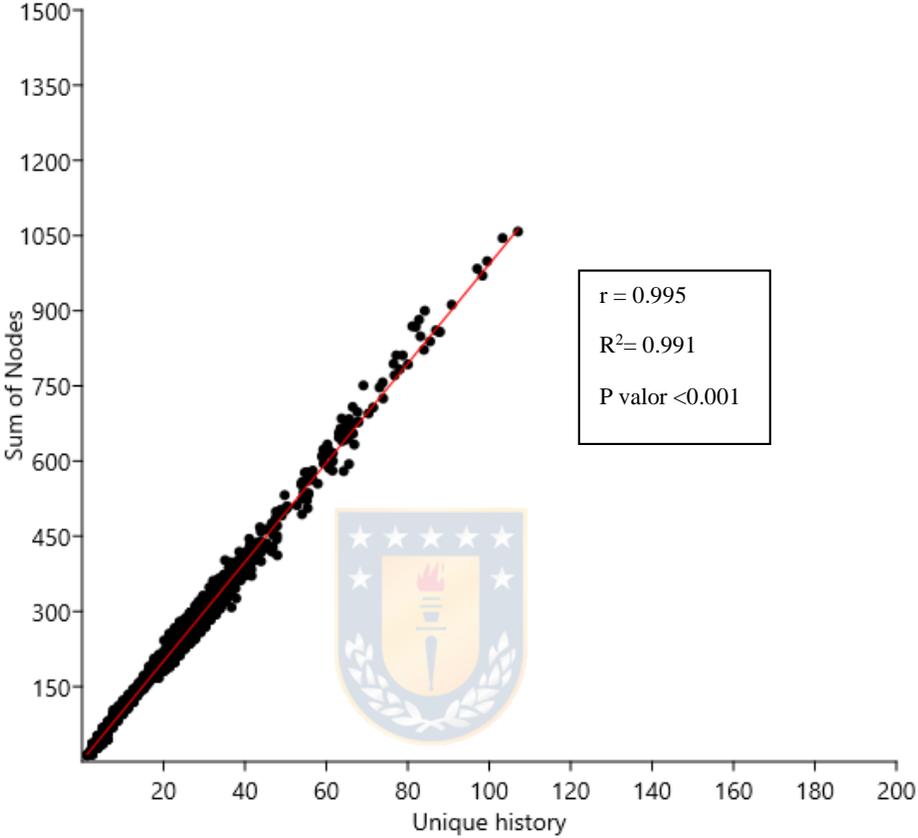
Área: Moran I = 69.968; p-value < 0.01



Anexo V Listado especie filogenias

ID	Especie	ID	Especie	ID	Especie	ID	Especie
1	<i>Adelomyia melanogenys</i>	60	<i>Chlorestes notata</i>	119	<i>Heliangelus regalis</i>	178	<i>Oreotrochilus leucopleurus</i>
2	<i>Aegotheles insignis</i>	61	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	120	<i>Heliangelus strophianus</i>	179	<i>Oreotrochilus melanogaster</i>
3	<i>Aglaeactis castelnaudii</i>	62	<i>Chlorostilbon melanorhynchus</i>	121	<i>Heliangelus viola</i>	180	<i>Orthorhynchus cristatus</i>
4	<i>Aglaeactis cupripennis</i>	63	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	122	<i>Heliodoxa aurescens</i>	181	<i>Oxypogon guerinii</i>
5	<i>Aglaeactis pamela</i>	64	<i>Chlorostilbon poortmani</i>	123	<i>Heliodoxa branickii</i>	182	<i>Panterpe insignis</i>
6	<i>Aglaiocercus coelestis</i>	65	<i>Chrysolampis mosquitos</i>	124	<i>Heliodoxa gularis</i>	183	<i>Patagona gigas</i>
7	<i>Aglaiocercus kingi</i>	66	<i>Chrysouronia oenone</i>	125	<i>Heliodoxa imperatrix</i>	184	<i>Phaeochroa cuvierii</i>
8	<i>Amazilia amabilis</i>	67	<i>Coeligena bonapartei</i>	126	<i>Heliodoxa jacula</i>	185	<i>Phaethornis anthophilus</i>
9	<i>Amazilia amazilia</i>	68	<i>Coeligena coeligena</i>	127	<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	186	<i>Phaethornis atrimentalis</i>
10	<i>Amazilia beryllina</i>	69	<i>Coeligena helianthea</i>	128	<i>Heliodoxa rubinoides</i>	187	<i>Phaethornis augusti</i>
11	<i>Amazilia chionogaster</i>	70	<i>Coeligena iris</i>	129	<i>Heliodoxa schreibersii</i>	188	<i>Phaethornis bourcierii</i>
12	<i>Amazilia decora</i>	71	<i>Coeligena lutetiae</i>	130	<i>Heliodoxa xanthogonys</i>	189	<i>Phaethornis eurynome</i>
13	<i>Amazilia fimbriata</i>	72	<i>Coeligena orina</i>	131	<i>Heliomaster furcifer</i>	190	<i>Phaethornis griseogularis</i>
14	<i>Amazilia francaiae</i>	73	<i>Coeligena phalerata</i>	132	<i>Heliomaster longirostris</i>	191	<i>Phaethornis guy</i>
15	<i>Amazilia lactea</i>	74	<i>Coeligena prunellei</i>	133	<i>Heliiothryx auritus</i>	192	<i>Phaethornis hispidus</i>
16	<i>Amazilia rosenbergi</i>	75	<i>Coeligena torquata</i>	134	<i>Heliiothryx barroti</i>	193	<i>Phaethornis koepckeae</i>
17	<i>Amazilia rutila</i>	76	<i>Coeligena violifer</i>	135	<i>Hemiprocne mystacea</i>	194	<i>Phaethornis longirostris</i>
18	<i>Amazilia saucerrottei</i>	77	<i>Coeligena wilsoni</i>	136	<i>Hylocharis chrysur</i>	195	<i>Phaethornis longuemareus</i>
19	<i>Amazilia tobaci</i>	78	<i>Colibri coruscans</i>	137	<i>Hylocharis cyanus</i>	196	<i>Phaethornis malaris</i>
20	<i>Amazilia tzacatl</i>	79	<i>Colibri delphinae</i>	138	<i>Hylocharis eliciae</i>	197	<i>Phaethornis philippii</i>
21	<i>Amazilia versicolor</i>	80	<i>Colibri serrirostris</i>	139	<i>Hylocharis grayi</i>	198	<i>Phaethornis pretrei</i>
22	<i>Amazilia viridicauda</i>	81	<i>Colibri thalassinus</i>	140	<i>Hylocharis leucotis</i>	199	<i>Phaethornis ruber</i>
23	<i>Amazilia viridigaster</i>	82	<i>Cynanthus latirostris</i>	141	<i>Hylocharis sapphirina</i>	200	<i>Phaethornis striigularis</i>
24	<i>Amazilia yucatanensis</i>	83	<i>Cynanthus sordidus</i>	142	<i>Hylocharis xantusii</i>	201	<i>Phaethornis subochraceus</i>
25	<i>Andronon aequatorialis</i>	84	<i>Damophila julie</i>	143	<i>Klais guimeti</i>	202	<i>Phaethornis superciliosus</i>
26	<i>Anthocephala floriceps</i>	85	<i>Discosura conversii</i>	144	<i>Lafresnaya lafresnayi</i>	203	<i>Phaethornis symmatophorus</i>
27	<i>Anthracothorax dominicus</i>	86	<i>Discosura langsdorffi</i>	145	<i>Lampornis amethystinus</i>	204	<i>Phaethornis yaruqui</i>
28	<i>Anthracothorax mango</i>	87	<i>Discosura longicauda</i>	146	<i>Lampornis calolaemus</i>	205	<i>Phlogophilus hemileucurus</i>
29	<i>Anthracothorax nigricollis</i>	88	<i>Discosura popelairii</i>	147	<i>Lampornis castaneiventris</i>	206	<i>Polyonyx caroli</i>
30	<i>Anthracothorax prevostii</i>	89	<i>Doryfera johanna</i>	148	<i>Lampornis clemenciae</i>	207	<i>Polytmus guainumbi</i>
31	<i>Anthracothorax veraguensis</i>	90	<i>Doryfera ludovicae</i>	149	<i>Lampornis hemileucus</i>	208	<i>Polytmus theresiae</i>
32	<i>Anthracothorax viridigula</i>	91	<i>Elvira chionura</i>	150	<i>Lampornis sybillae</i>	209	<i>Pterophanes cyanopterus</i>
33	<i>Anthracothorax viridis</i>	92	<i>Elvira cupreiceps</i>	151	<i>Lampornis viridipallens</i>	210	<i>Ramphodon naevius</i>
34	<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	93	<i>Ensifera ensifera</i>	152	<i>Lamprolaima rhami</i>	211	<i>Ramphomicron microrhynchum</i>
35	<i>Archilochus alexandri</i>	94	<i>Eriocnemis alinae</i>	153	<i>Lepidopyga coeruleogularis</i>	212	<i>Rhodopis vesper</i>
36	<i>Archilochus colubris</i>	95	<i>Eriocnemis cupreiventris</i>	154	<i>Lesbia nuna</i>	213	<i>Sappho sparganura</i>
37	<i>Atthis heloisa</i>	96	<i>Eriocnemis glaucopoides</i>	155	<i>Lesbia victoriae</i>	214	<i>Schistes geoffroyi</i>
38	<i>Avocettula recurvirostris</i>	97	<i>Eriocnemis luciani</i>	156	<i>Leucippus baeri</i>	215	<i>Selasphorus flammula</i>
39	<i>Boissonneaua flavescens</i>	98	<i>Eriocnemis mosquera</i>	157	<i>Leucippus chlorocercus</i>	216	<i>Selasphorus platycercus</i>
40	<i>Boissonneaua matthewsii</i>	99	<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	158	<i>Lophornis chalybeus</i>	217	<i>Selasphorus rufus</i>
41	<i>Calliphlox amethystina</i>	100	<i>Eriocnemis vestita</i>	159	<i>Lophornis delattrei</i>	218	<i>Selasphorus sasin</i>
42	<i>Calliphlox bryantae</i>	101	<i>Eugenes fulgens</i>	160	<i>Lophornis pavoninus</i>	219	<i>Sephanoides fernandensis</i>
43	<i>Calliphlox mitchellii</i>	102	<i>Eulampis holosericeus</i>	161	<i>Metallura aeneocauda</i>	220	<i>Sephanoides sephaniodes</i>
44	<i>Calothorax pulcher</i>	103	<i>Eulampis jugularis</i>	162	<i>Metallura baroni</i>	221	<i>Stellula calliope</i>
45	<i>Calypte anna</i>	104	<i>Eupetomena macroura</i>	163	<i>Metallura eupogon</i>	222	<i>Stephanoxis lalandi</i>
46	<i>Calypte costae</i>	105	<i>Eupherusa eximia</i>	164	<i>Metallura odomae</i>	223	<i>Taphroscia griseiventris</i>
47	<i>Campylopterus falcatus</i>	106	<i>Eupherusa nigriventris</i>	165	<i>Metallura phoebe</i>	224	<i>Taphrosipilus hypostictus</i>
48	<i>Campylopterus hemileucurus</i>	107	<i>Eutoxeres aquila</i>	166	<i>Metallura theresiae</i>	225	<i>Thalurania colombica</i>
49	<i>Campylopterus hyperythrus</i>	108	<i>Eutoxeres condamini</i>	167	<i>Metallura tyrianthina</i>	226	<i>Thalurania fannyi</i>
50	<i>Campylopterus largipennis</i>	109	<i>Florisuga fusca</i>	168	<i>Metallura williami</i>	227	<i>Thalurania furcata</i>
51	<i>Campylopterus villaviscensio</i>	110	<i>Florisuga mellivora</i>	169	<i>Microchera albocoronata</i>	228	<i>Thalurania glaucopsis</i>
52	<i>Chaetocercus bombus</i>	111	<i>Glaucis aeneus</i>	170	<i>Microstilbon burmeisteri</i>	229	<i>Thaumastura cora</i>
53	<i>Chaetocercus mulsant</i>	112	<i>Glaucis hirsutus</i>	171	<i>Myrmia micrura</i>	230	<i>Threnetes leucurus</i>
54	<i>Chalcostigma herrani</i>	113	<i>Haplophaedia aureliae</i>	172	<i>Myrtis fanny</i>	231	<i>Threnetes ruckeri</i>
55	<i>Chalcostigma olivaceum</i>	114	<i>Haplophaedia lugens</i>	173	<i>Ocreatus underwoodii</i>	232	<i>Topaza pella</i>
56	<i>Chalcostigma ruficeps</i>	115	<i>Heliactin bilophus</i>	174	<i>Opisthoprora euryptera</i>	233	<i>Urochroa bougueri</i>
57	<i>Chalcostigma stanleyi</i>	116	<i>Heliangelus amethysticollis</i>	175	<i>Oreonympha nobilis</i>	234	<i>Urosticte benjamini</i>
58	<i>Chalybura buffonii</i>	117	<i>Heliangelus exortis</i>	176	<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	235	<i>Urosticte ruficrissa</i>
59	<i>Chalybura urochrysa</i>	118	<i>Heliangelus micraster</i>	177	<i>Oreotrochilus estella</i>		

Anexo VI. Relación entre la distancia raíz-tips y el número de nodos.



ANEXO VII. Análisis de componentes principales para evaluación de hipótesis ecológicas para descripción del patrón de riqueza de especies.

Resolución 1°

Tipo de Variable	Componente Principal	Porcentaje varianza explicada (%)
Ambientales	PCA1	65
Topográficas	PCA1	85

Resolución 2°

Tipo de Variable	Componente Principal	Porcentaje varianza explicada (%)
Ambientales	PCA1	63
	PCA2	22.3
Topográficas	PCA1	83.9

Resolución 3°

Tipo de Variable	Componente Principal	Porcentaje varianza explicada (%)
Ambientales	PCA1	62.8
	PCA2	23.4
Topográficas	PCA1	83.6

Resolución 4°

Tipo de Variable	Componente Principal	Porcentaje varianza explicada (%)
Ambientales	PCA1	62.8
	PCA2	23.4
Topográficas	PCA1	83.6

Resolución 5°

Tipo de Variable	Componente Principal	Porcentaje varianza explicada (%)
Ambientales	PCA1	59.4
	PCA2	25.6
Topográficas	PCA1	82

Anexo VIII. Test de Normalidad multivariada basado en Kurtosis para matriz de datos patrón de riqueza de Trochilidos. (Hipótesis nula: las muestras provienen de una distribución normal multivariada).

a) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos 1°

$W = 18201$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} < 0.01$

b) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos 2°

$W = 3160.6$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} < 0.01$

c) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos 3°

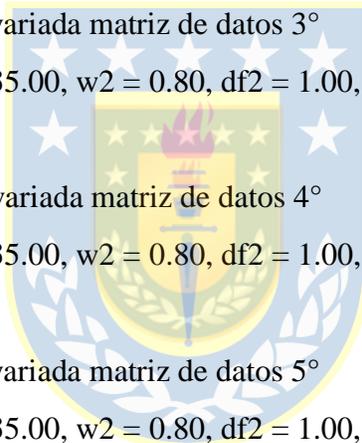
$W = 744.69$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} < 0.01$

d) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos 4°

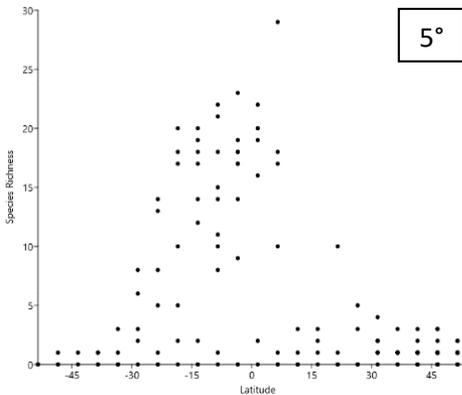
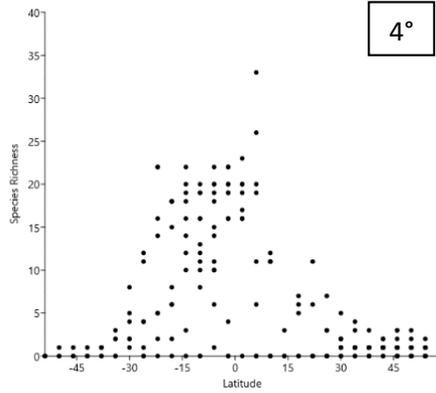
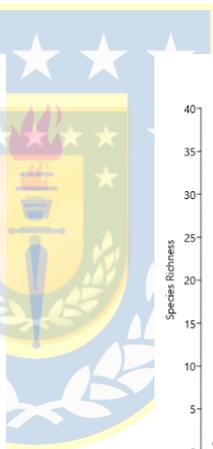
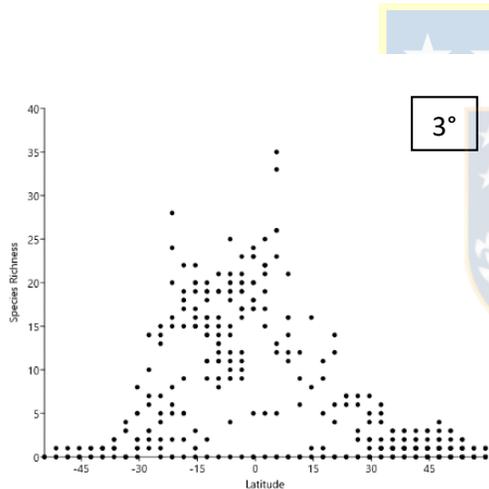
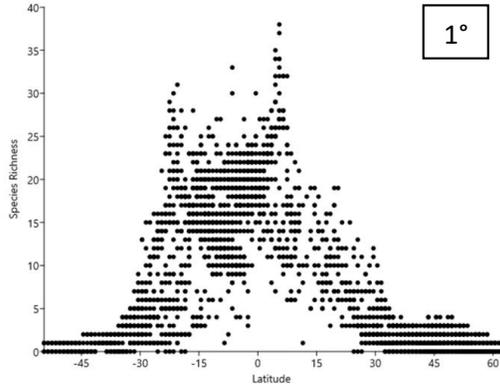
$W = 1351.5$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} < 0.01$

e) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos 5°

$W = 1513.1$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} < 0.01$

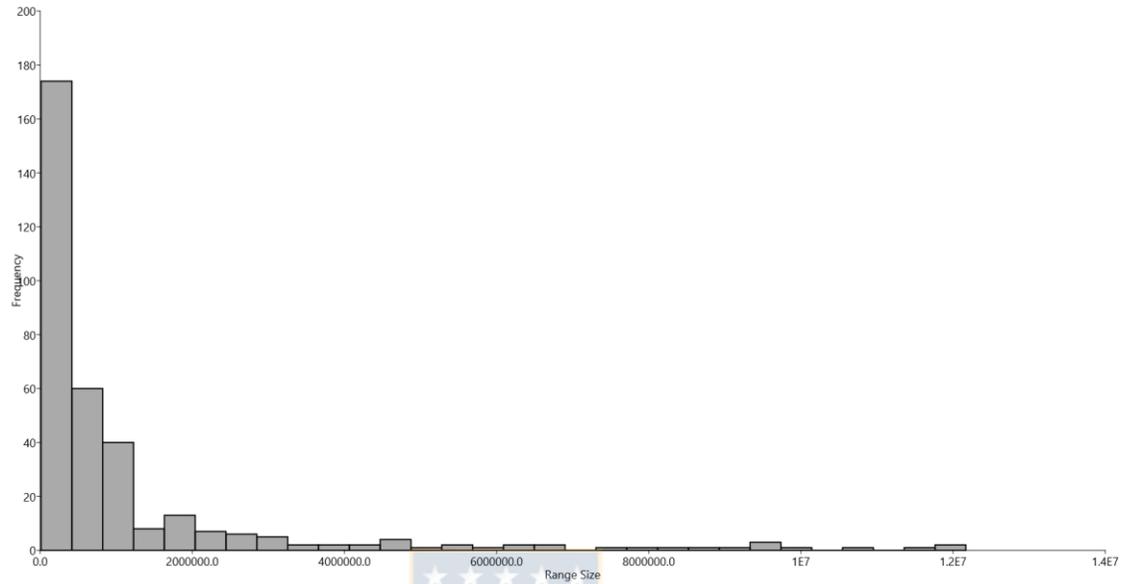


Anexo IX. Variación de la riqueza de especies en función de la latitud a distinta resolución espacial.

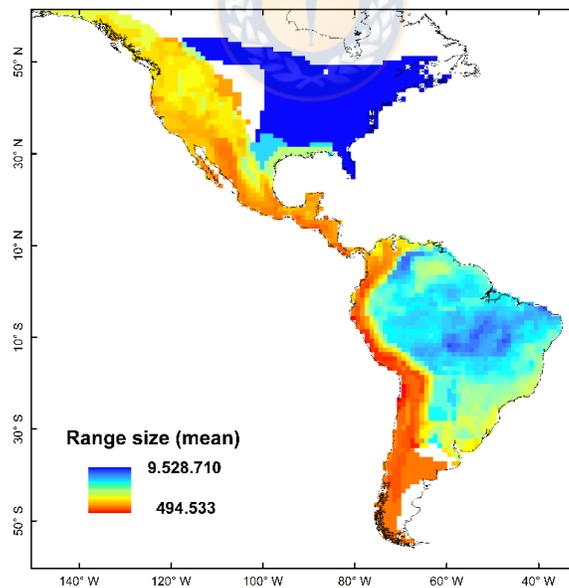


Anexo X. Distribución del tamaño de rango geográfico de las especies de la familia Trochilidae. a) Histograma de frecuencias de la distribución de valores de tamaño de rango geográfico. b) Variación geografía promedio de los tamaños de los rangos geográficos.

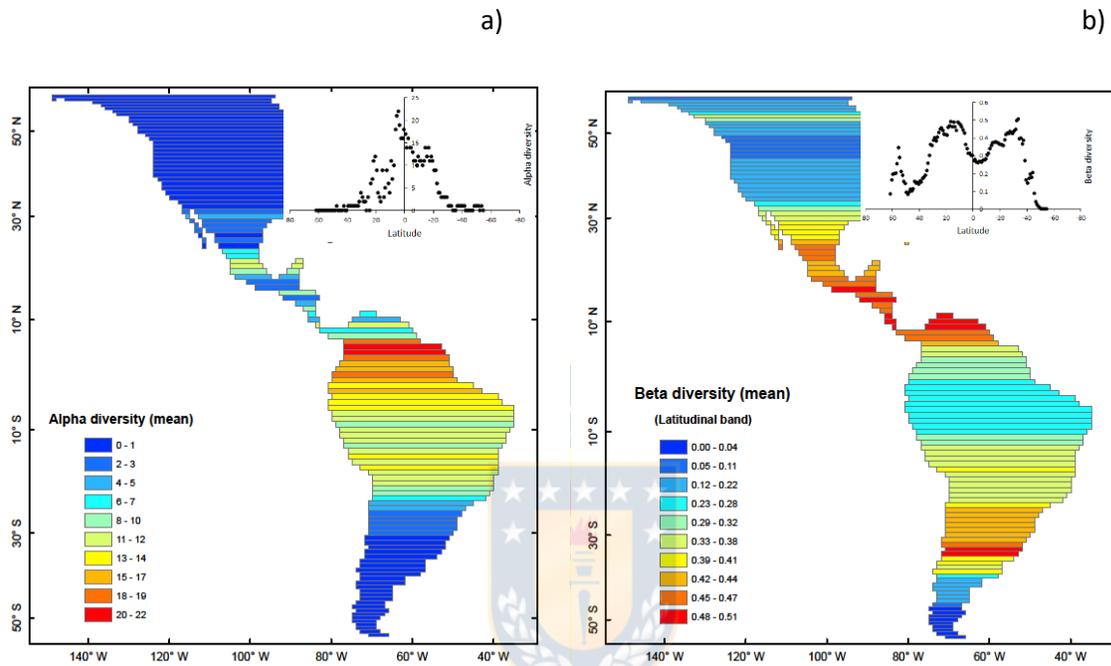
a)



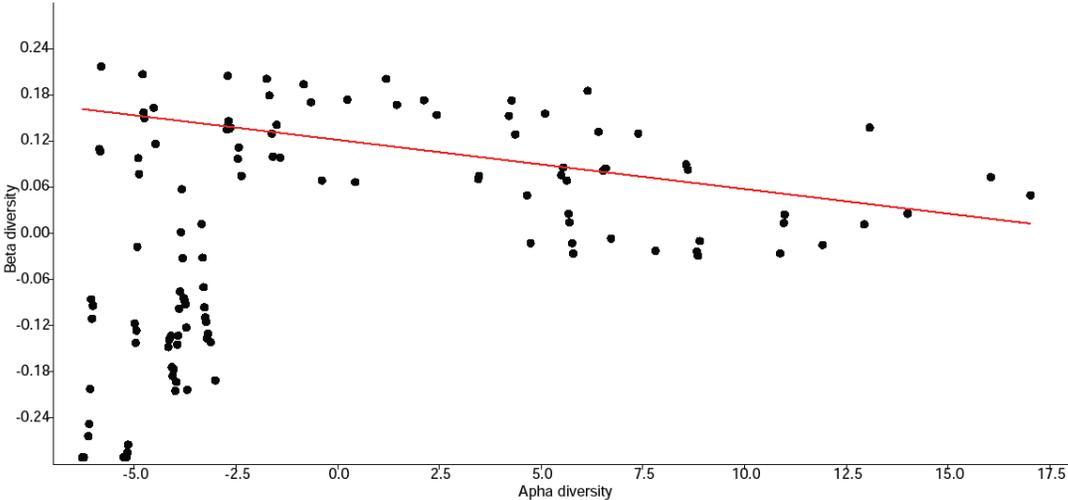
b)



Anexo XI. a) Riqueza de especies (diversidad α) por banda latitudinal de un grado, b) Diversidad β por banda latitudinal de un grado.



Anexo XII. Relación entre la diversidad Beta y diversidad Alpha. El modelo de regresión fue corregido por el efecto de la latitud.



Anexo XIII. Mapas de riqueza específica predicha, cluster espaciales (Hotspot) de riqueza específica y cluster locales de puntos calientes, fríos y valores atípicos (I Anselin local de Moran).

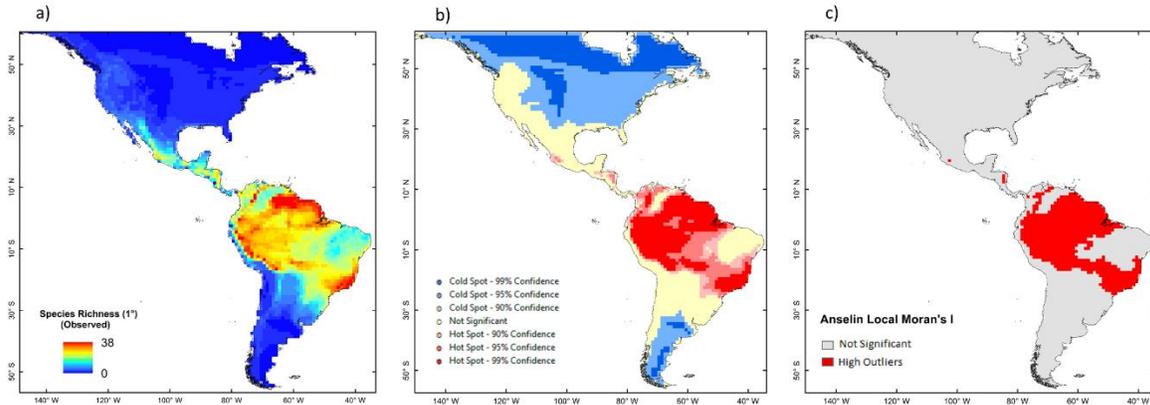


Figura S1. Patrón de riqueza de Trochilidos a resolución de 1°, a) Riqueza observada, b) Hotspot de riqueza específica (estadístico Getis Ord*), y c) Indicador local de asociación espacial (LISA).

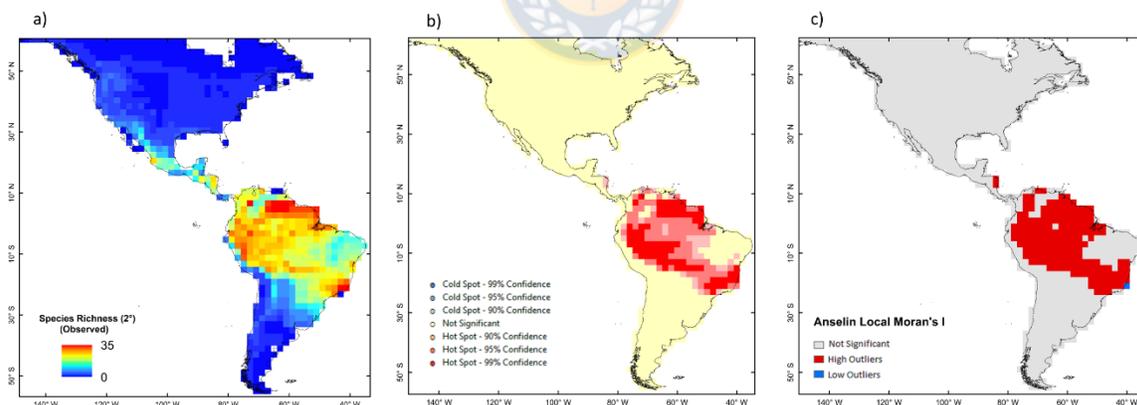


Figura S2. Patrón de riqueza de Trochilidos a resolución de 2°, a) Riqueza observada, b) Hotspot de riqueza específica (estadístico Getis Ord*), y c) Indicador local de asociación espacial (LISA).

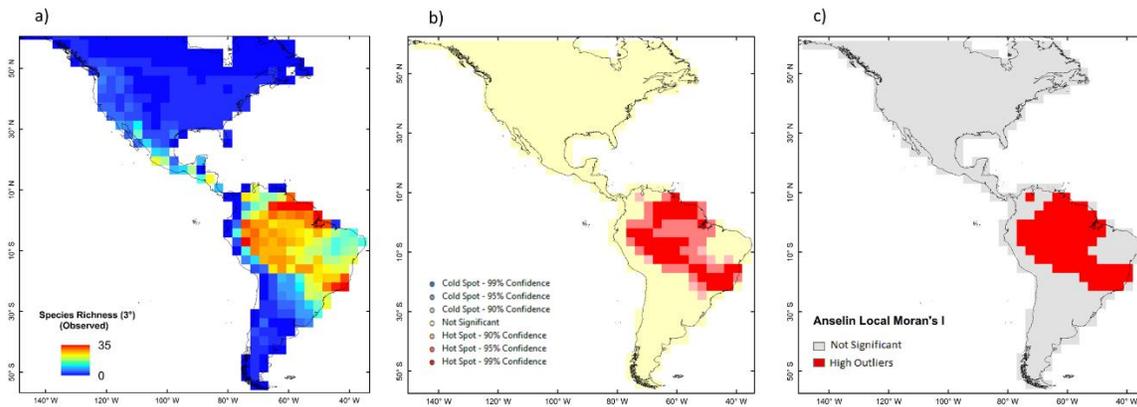


Figura S3. Patrón de riqueza de Trochilidos a resolución de 3°, a) Riqueza observada, b) Hotspot de riqueza específica (estadístico Getis Ord*), y c) Indicador local de asociación espacial (LISA).

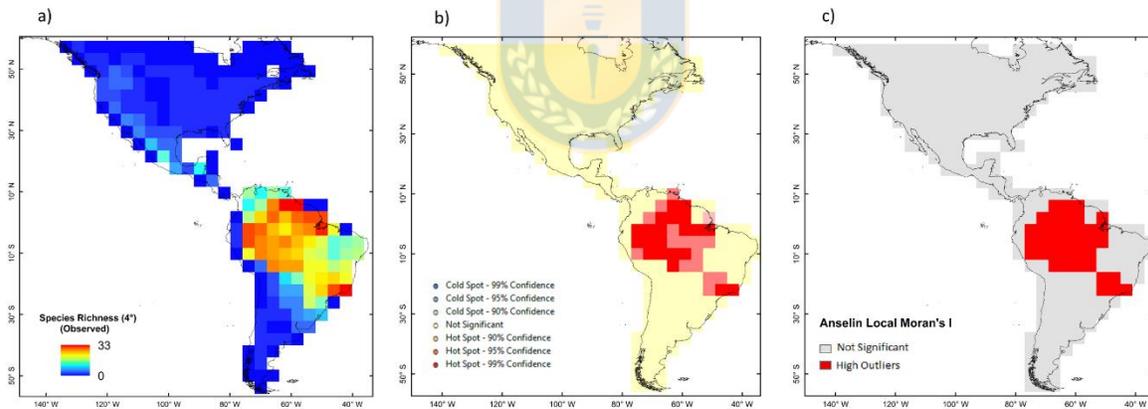


Figura S4. Patrón de riqueza de Trochilidos a resolución de 4°, a) Riqueza observada, b) Hotspot de riqueza específica (estadístico Getis Ord*), y c) Indicador local de asociación espacial (LISA).

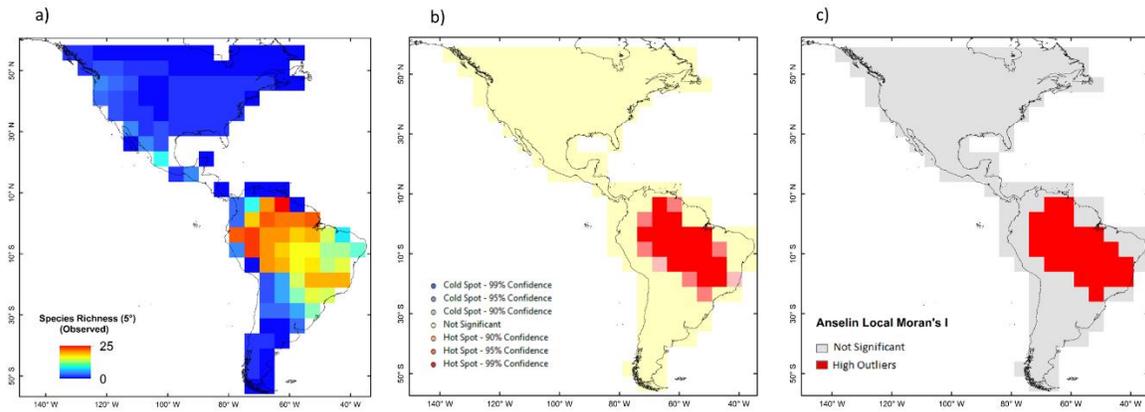


Figura S5. Patrón de riqueza de Trochilidos a resolución de 5°, a) Riqueza observada, b) Hotspot de riqueza específica (estadístico Getis Ord*), y c) Indicador local de asociación espacial (LISA).



Anexo XIV. Resumen hipótesis para evaluar el patrón de riqueza de Trochilidae. Se indica resolución espacial y método de análisis (OLS, GLM y SAR). En letras negras modelo seleccionado por el AICc.

Escala de análisis: Resolución 1°

Método: OLS

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	R ²
#1 Especie energía	UV (media) + Temperatura anual	4	-6449.09	12906.20	1237.077	0.331
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	4	-6015.912	12039.84	368.798	0.57
#3 Balance de agua-energía	AET	3	-6167.465	12340.94	669.897	0.50
#4 Productividad	NDVI	3	-6292.542	12591.10	920.051	0.43
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het. + STD HET. + Humedad topográfica + Índice rugosidad	6	-6644.159	13300.36	1629.315	0.26
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	4	-5831.512	11671.05	0.000	0.64
#7 Especies - Área	AREA	3	-6191.988	12389.99	718.943	0.486

Método: GLM

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET + Temperatura anual	4	-6495.112	12998.25	1214.380	0.97
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	3	-5888.926	11783.86	0.000	0.99
#3 Balance de agua-energía	AET	2	-6039.212	12082.43	298.566	0.98
#4 Productividad	NDVI	2	-7129.361	14262.73	2478.863	0.95
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het. + STD HET. + Humedad topográfica + Índice rugosidad	7	-8406.217	16826.49	5042.626	0.82
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura	2	-6345.108	12694.22	910.357	0.98
#7 Especies - Área	AREA	2	-8406.217	16826.49	288.997	0.98

Método: SAR

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET + Temperatura anual	6	-4357.86	8727.763	42.212	0.92
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	5	-4346.255	8702.54	16.989	0.92
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-4354.885	8717.79	32.239	0.92
#4 Productividad	NDVI	4	-4338.765	8685.551	0.000	0.92
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + Humedad topográfica	5	-4339.281	8688.593	3.042	0.92
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	5	-4350.652	8711.335	25.784	0.92
#7 Especies - Área	AREA	7	-4375.703	8759.427	73.875	0.92

Escala de análisis: Resolución 2 °

Método: OLS

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET	4	-1843.018	3694.11	306.086	0.28
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	4	-1746.802	3501.678	113.655	0.50
#3 Balance de agua-energía	AET	3	-1785.878	3577.8	189.776	0.42
#4 Productividad	NDVI	3	-1795.329	3596.703	208.679	0.40
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het. + STD HET. + Humedad topográfica + Índice rugosidad	8	-1837.994	3692.258	304.234	0.30
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	4	-1689.975	3388.024	0.000	0.59
#7 Especies - Área	AREA	3	-1789.527	3585.099	197.075	0.41

Método: GLM

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + Temperatura anual	4	-2076.892	4161.859	447.517	0.986
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	3	-1854.149	3714.342	0	0.994
#3 Balance de agua-energía	AET	2	-1939.121	3882.264	167.922	0.992
#4 Productividad	NDVI	2	-2223.245	4450.513	736.17	0.976
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het. + HET (STD)	5	-2562.163	5134.438	1420.096	0.918
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	3	-1972.783	3951.61	237.268	0.991
#7 Especies - Área	AREA	2	-1916.668	3837.357	123.015	0.992

Método: SAR

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	PET	4	-1533.271	3074.617	33.749	0.77
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	5	-1526.5	3063.112	22.245	0.78
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-1527.253	3062.579	21.712	0.78
#4 Productividad	NDVI	4	-1522.106	3052.287	11.420	0.78
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud	4	-1530.842	3069.759	28.892	0.77
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	5	-1515.378	3040.867	0.000	0.78
#7 Especies - Área	AREA	4	-1530.163	3068.3	---	0.77

Escala de análisis: Resolución 3°

Método: OLS

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET	4	-959.584	1927.311	98.897	0.23
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	4	-921.334	1850.811	22.397	0.41
#3 Balance de agua-energía	AET	3	-933.113	1872.312	43.897	0.36
#4 Productividad	NDVI	3	-932.001	1870.088	41.674	0.36
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het. + STD HET. + Índice rugosidad + Humedad topográfica	8	-951.114	1918.754	90.340	0.27
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	4	-910.135	1828.415	0.000	0.45
#7 Especies - Área	AREA	3	-943.173	1892.431	64.017	0.31

Método: GLM

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + Temperatura anual	3	-1192.898	2391.883	273.102	0.97
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	3	-1056.347	2118.780	0.000	0.99
#3 Balance de agua-energía	AET	2	-1082.372	2168.787	50.007	0.99
#4 Productividad	NDVI	2	-1150.232	2304.506	185.726	0.98
#5 Heterogeneidad de hábitat	TOPOWET + HET. (rango) + Shannon Het. + Rango Altitud + STD HET. + Índice rugosidad	7	-1288.936	2592.279	473.499	0.94
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	3	-1162.348	2330.783	212.002	0.97
#7 Especies - Área	AREA	2	-1145.125	2294.294	175.514	0.98

Método: SAR

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	PET	4	-849.641	1707.425	8.909	0.64
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	5	-845.932	1702.081	3.565	0.65
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-848.097	1704.339	5.823	0.65
#4 Productividad	NDVI	4	-845.186	1698.516	0.000	0.66
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + Humedad topográfica	5	-847.677	1705.571	7.055	0.65
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	5	-847.516	1705.249	6.733	0.65
#7 Especies - Área	AREA	4	-849.8858	1707.800	--	0.64

Escala de análisis: Resolución 4°

Método: OLS

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET	4	-570.575	1149.392	57.586	0.23
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	4	-551	1110.243	18.437	0.39
#3 Balance de agua-energía	AET	3	-558.978	1124.101	32.295	0.33
#4 Productividad	NDVI	3	-555.377	1116.899	25.093	0.35
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET, (rango) + Shannon Het.+STD HET.	8	-566.338	1149.570	57.764	0.25
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	4	-541.782	1091.806	0.000	0.45
#7 Especies - Área	AREA	3	-563.229	1132.603	40.797	0.29

Método: GLM

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET + Temperatura anual	4	-697.684	1403.610	187.224	0.97
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	3	-605.121	1216.386	0.000	0.99
#3 Balance de agua-energía	AET	2	-627.515	1259.101	42.715	0.99
#4 Productividad	NDVI	2	-676.469	1357.009	140.623	0.98
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET, (rango) + Shannon Het. + STD HET. + Humedad topográfica + Índice rugosidad	7	-763.81	1542.311	325.925	0.94
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	3	-678.72	1363.585	147.199	0.98
#7 Especies - Área	AREA	2	-683.571	1371.214	154.828	0.98

Método: SAR

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	PET	4	-504.922	1018.086	0.977	0.64
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	5	-504.135	1018.637	1.528	0.65
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-507.114	1022.470	5.361	0.63
#4 Productividad	NDVI	4	-504.433	1017.108	0.000	0.64
#5 Heterogeneidad de hábitat	Humedad topográfica	4	-508.769	1025.780	8.672	0.63
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	5	-506.227	1022.820	5.712	0.64
#7 Especies - Área	AREA	4	-508.5731	1025.100	--	0.63

Escala de análisis: Resolución 5°

Método: OLS

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET,	4	-399.055	806.461	29.797	0.18
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	4	-387.603	783.556	6.892	0.32
#3 Balance de agua-energía	AET	3	-391.988	790.184	13.520	0.27
#4 Productividad	NDVI	3	-388.466	783.141	6.477	0.31
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het.+ STD HET.	8	-390.87	799.049	22.385	0.28
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	4	-384.157	776.664	0.000	0.36
#7 Especies - Área	AREA	3	-395.796	797.801	21.137	0.22

Método: GLM

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	UV (media) + PET + Temperatura anual	4	-523.508	1055.367	163.012	0.95
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	3	-443.073	892.355	0.000	0.99
#3 Balance de agua-energía	AET	2	-456.113	916.330	23.975	0.98
#4 Productividad	NDVI	2	-482.938	969.980	77.624	0.98
#5 Heterogeneidad de hábitat	Rango Altitud + HET. (rango) + Shannon Het.+ STD HET.	5	-518.381	1047.293	154.938	0.96
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	3	-503.504	1013.217	120.862	0.97
#7 Especies - Área	AREA	2	-516.419	1036.941	144.586	0.96

Método: SAR

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	Δ AIC	p-R ²
#1 Especie - energía	PET	4	-367.332	743.016	4.935	0.52
#2 Disponibilidad de agua	Índice aridez + Precipitación anual	5	-365.776	742.082	4.001	0.53
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-367.929	744.21	6.129	0.51
#4 Productividad	NDVI	4	-364.865	738.081	0.000	0.54
#5 Heterogeneidad de hábitat	HET. (rango)	4	-368.55	745.451	7.370	0.51
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura	4	-367.813	743.977	5.895	0.51
#7 Especies - Área	AREA	4	-368.072	744.14	--	0.51

Anexo XV. Predicción geográfica de modelos de regresión de, a) riqueza predicha, y b) residuales de regresión.

Predicción geográfica de Modelo OLS.

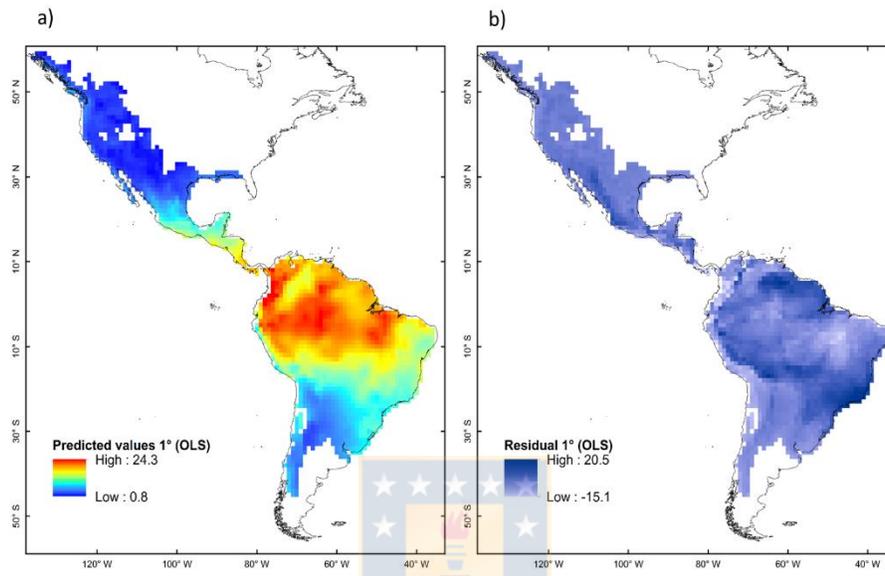


Figura S6. Mapa de riqueza específica a resolución 1° por OLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

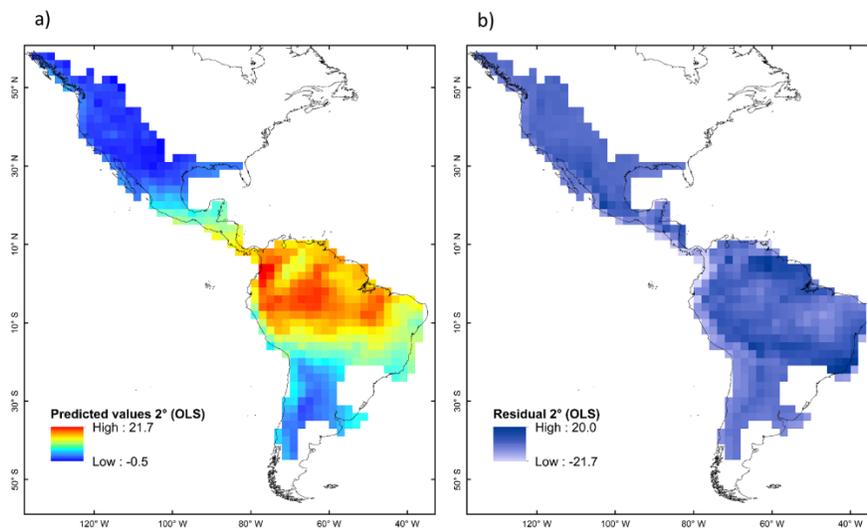


Figura S7. Mapa de riqueza específica a resolución 2° por OLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

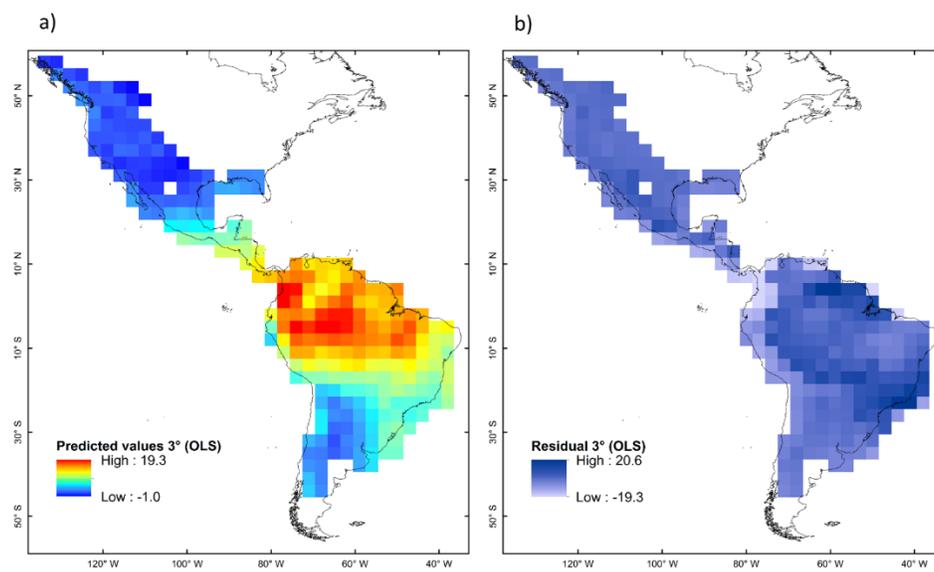


Figura S8. Mapa de riqueza específica a resolución 3° por OLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

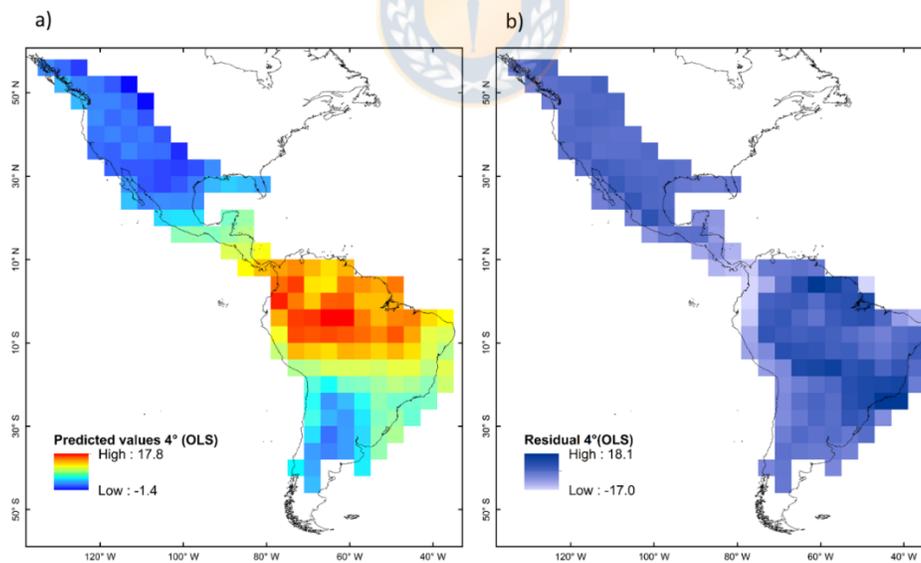


Figura S9. Mapa de riqueza específica a resolución 4° por OLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

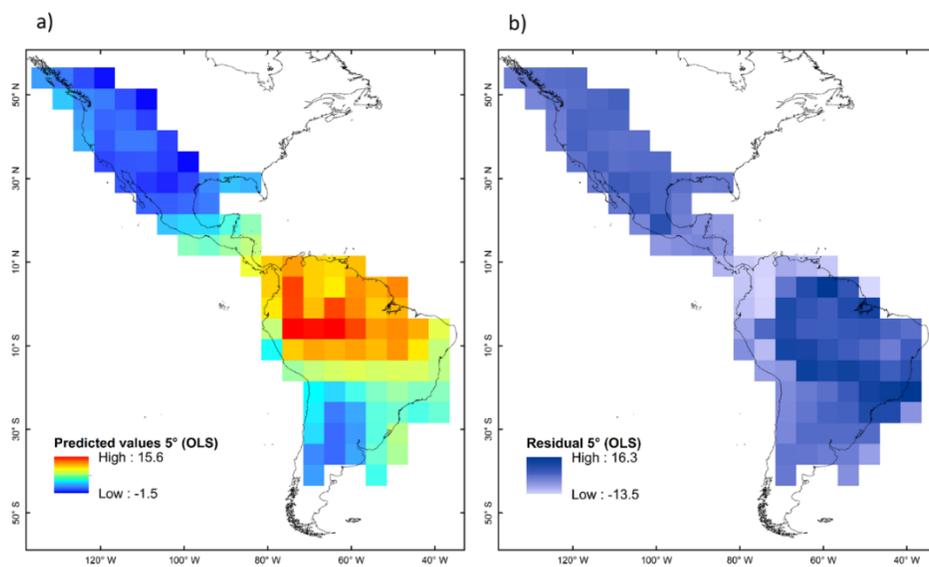


Figura S10. Mapa de riqueza específica a resolución 5° por OLS, a) riqueza predicha, b) residuales.



Predicción geográfica de Modelos GLM

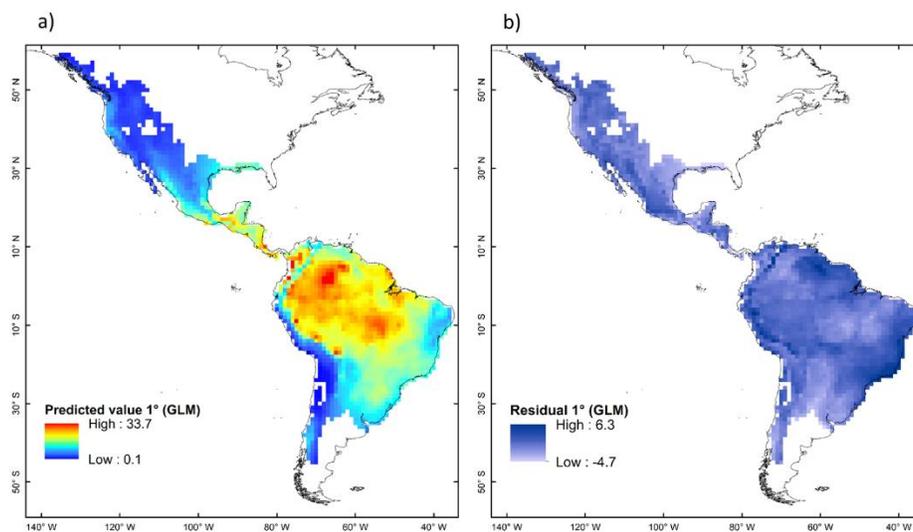


Figura S11. Mapa de riqueza específica a resolución 1° por GLM, a) riqueza predicha, b) residuales.

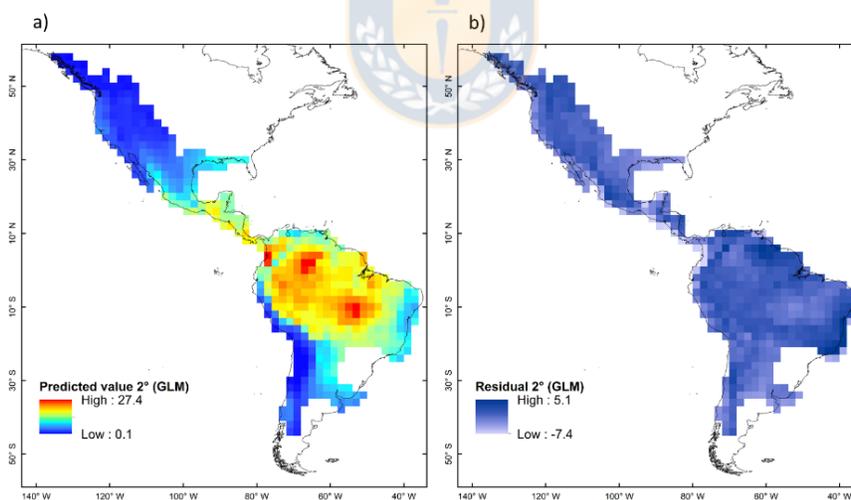


Figura S12. Mapa de riqueza específica a resolución 2° por GLM, a) riqueza predicha, b) residuales.

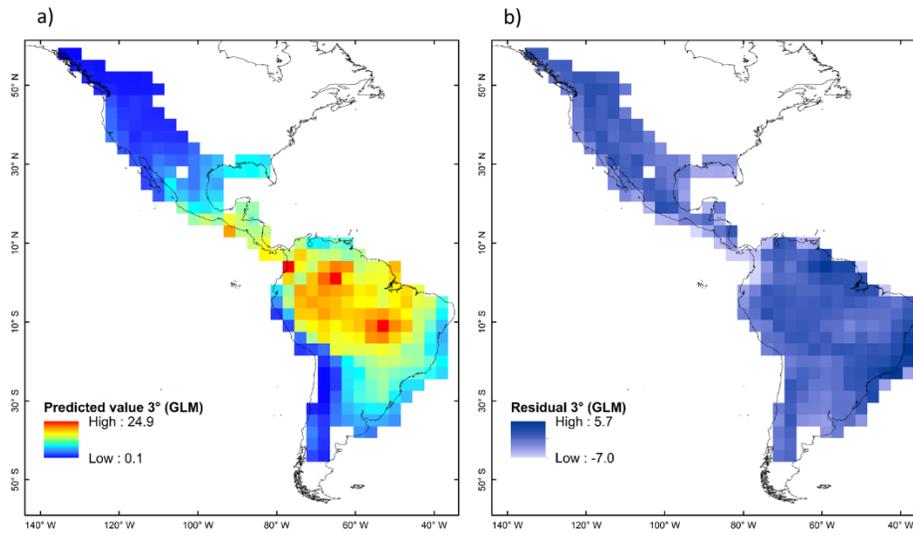


Figura S13. Mapa de riqueza específica a resolución 3° por GLM, a) riqueza predicha, b) residuales.

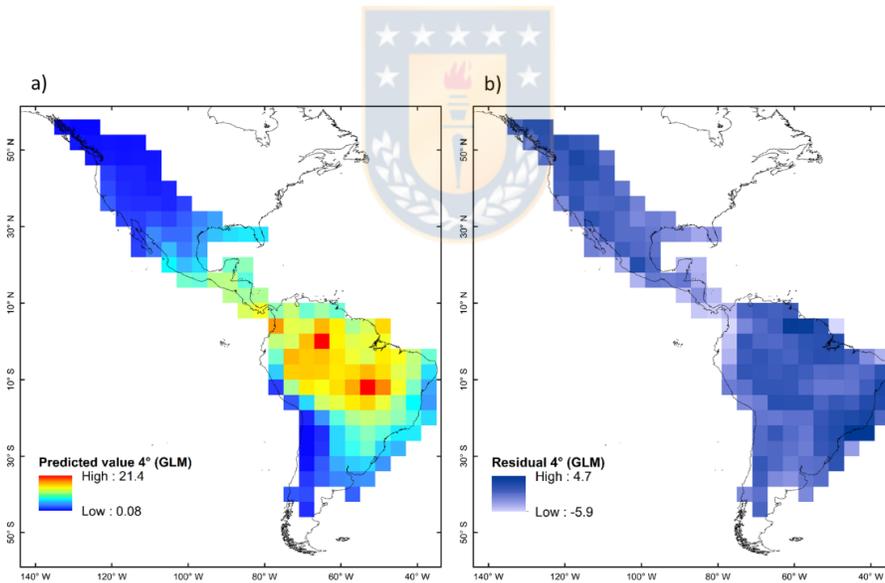


Figura S14. Mapa de riqueza específica a resolución 4° por GLM, a) riqueza predicha, b) residuales.

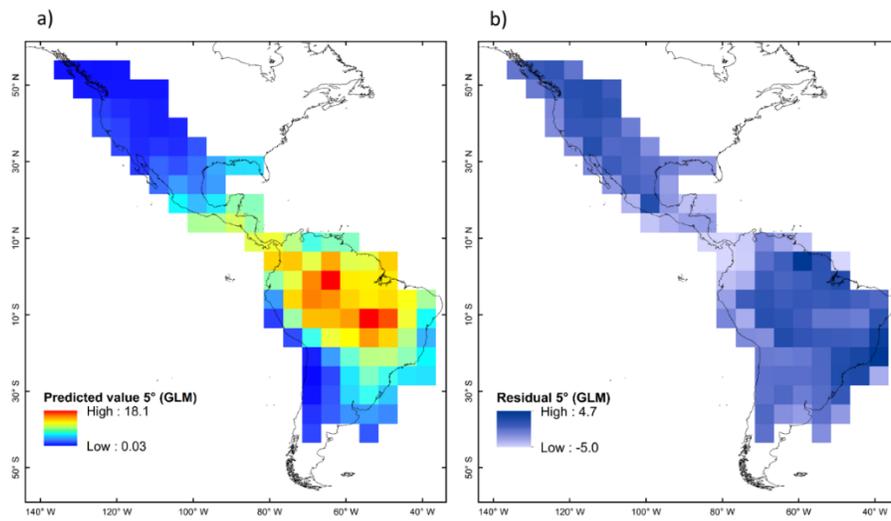


Figura S15. Mapa de riqueza específica a resolución 5° por GLM, a) riqueza predicha, b) residuales.



Predicción geográfica de Modelos GLS

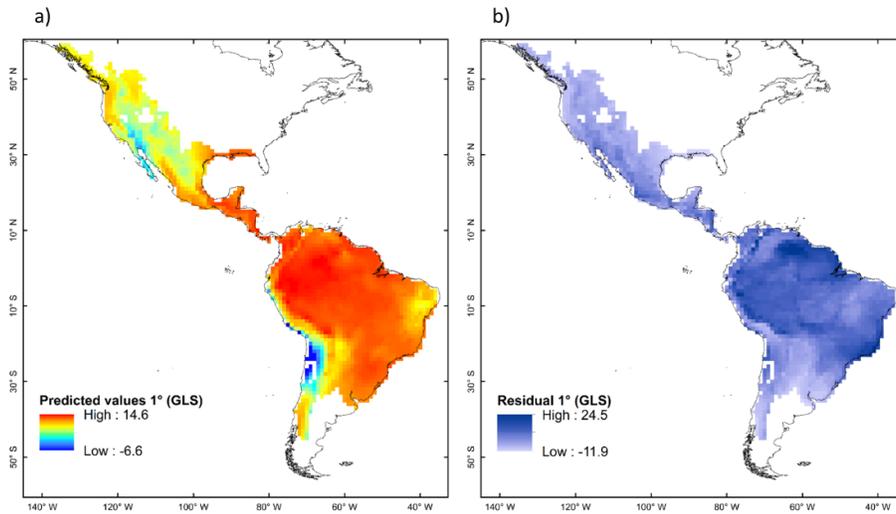


Figura S16. Mapa de riqueza específica a resolución 1° por GLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

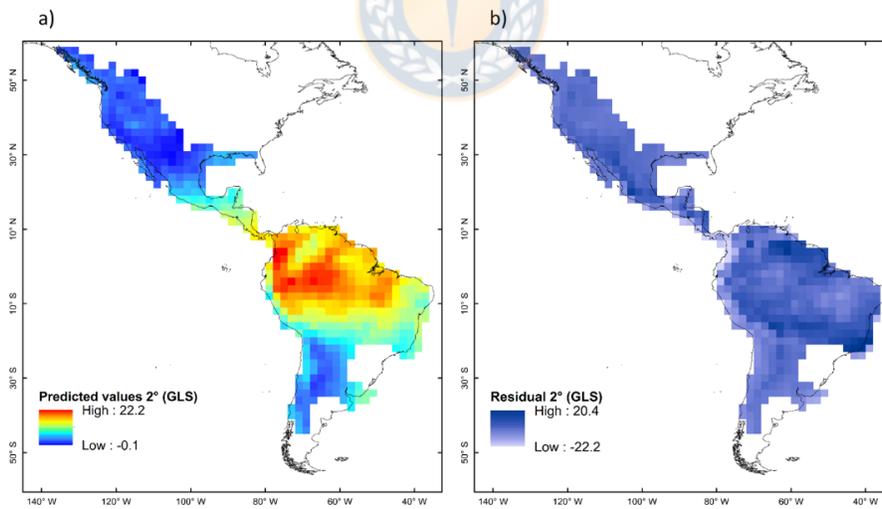


Figura S17. Mapa de riqueza específica a resolución 2° por GLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

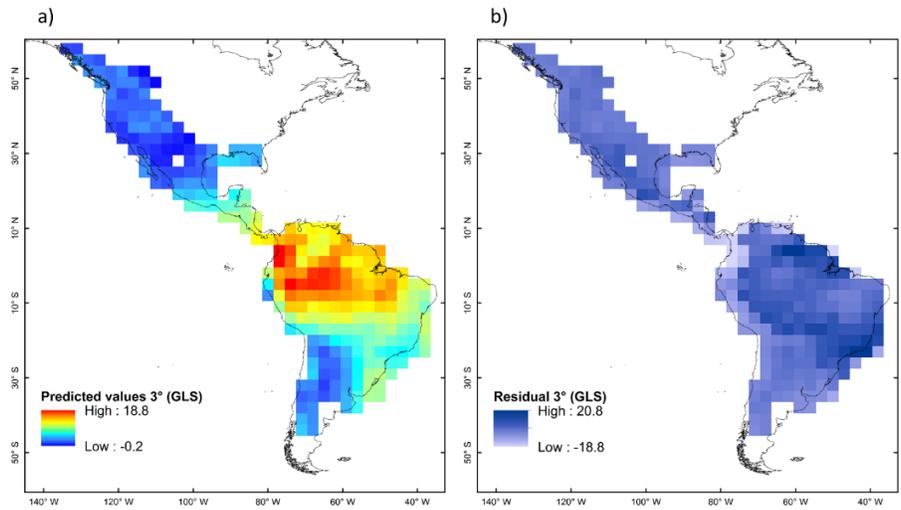


Figura S18. Mapa de riqueza específica a resolución 3° por GLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

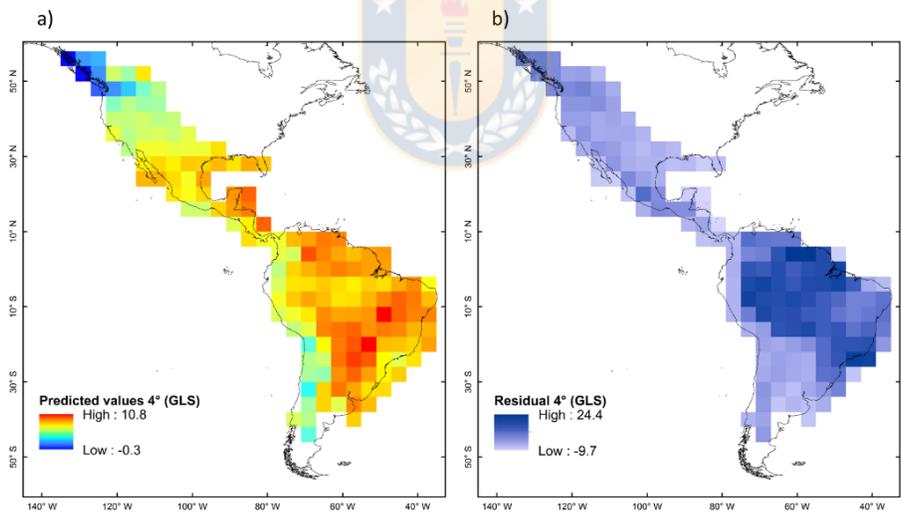


Figura S19. Mapa de riqueza específica a resolución 4° por GLS, a) riqueza predicha, b) residuales.

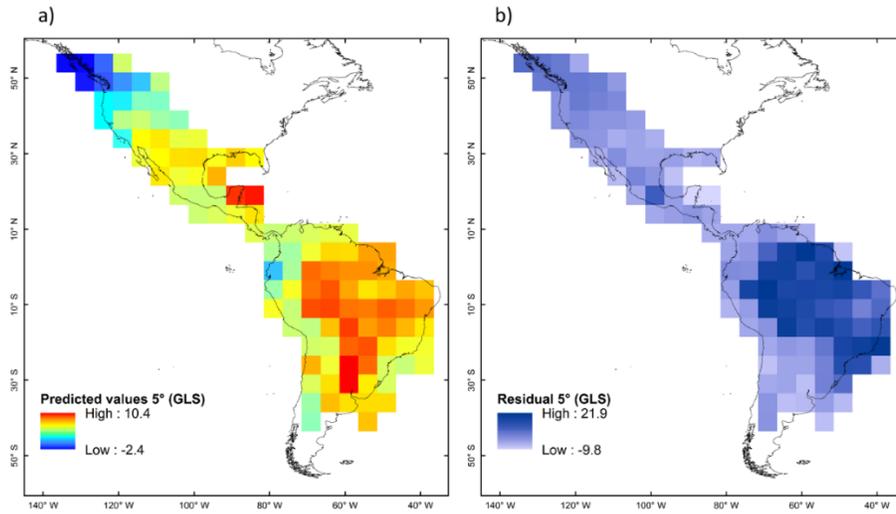


Figura S20. Mapa de riqueza específica a resolución 5° por GLS, a) riqueza predicha, b) residuales.



Predicción geográfica de Modelos SAR

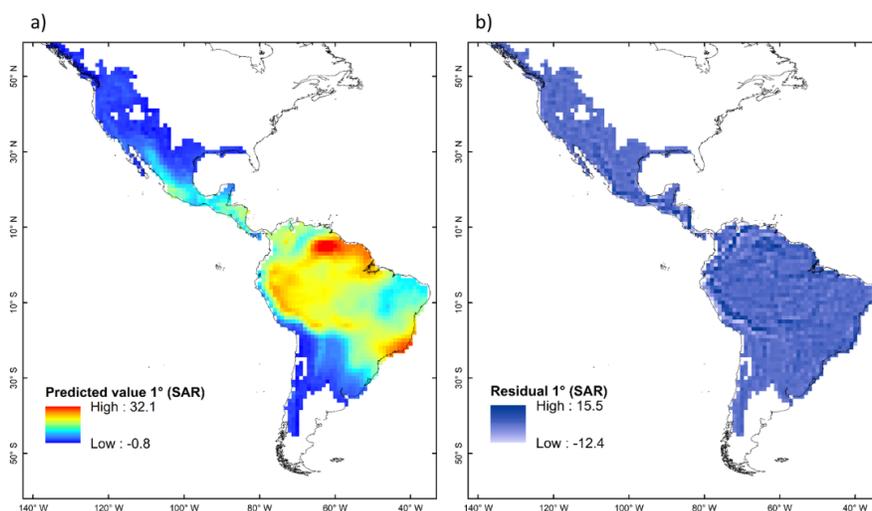


Figura S21. Mapa de riqueza específica a resolución 1° por SAR, a) riqueza predicha, b) residuales.

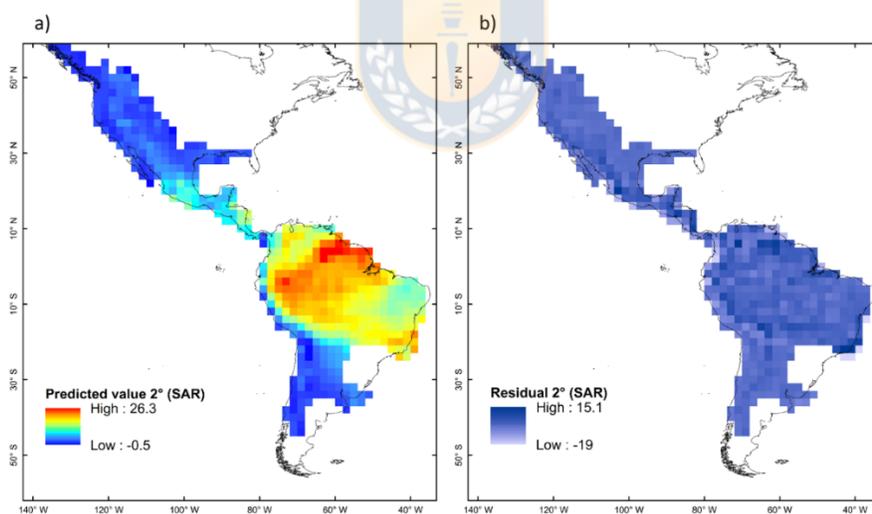


Figura S22. Mapa de riqueza específica a resolución 2° por SAR, a) riqueza predicha, b) residuales.

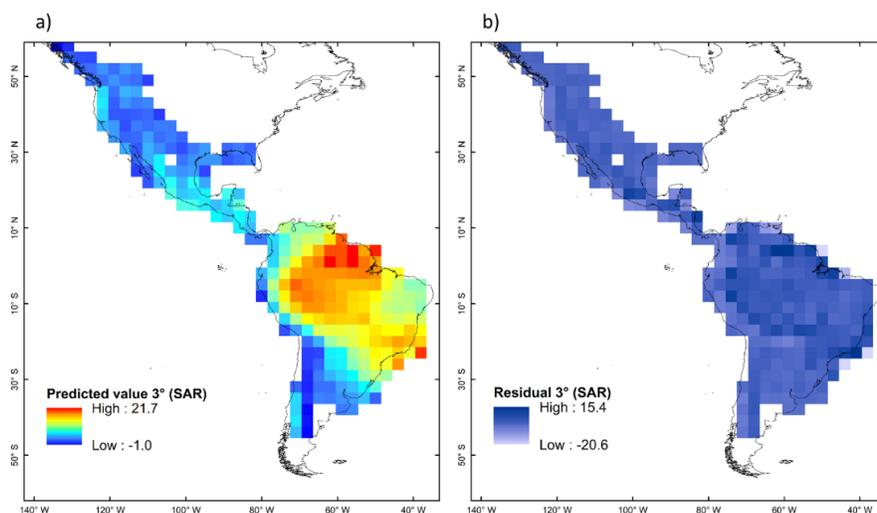


Figura S23. Mapa de riqueza específica a resolución 3° por SAR, a) riqueza predicha, b) residuales.

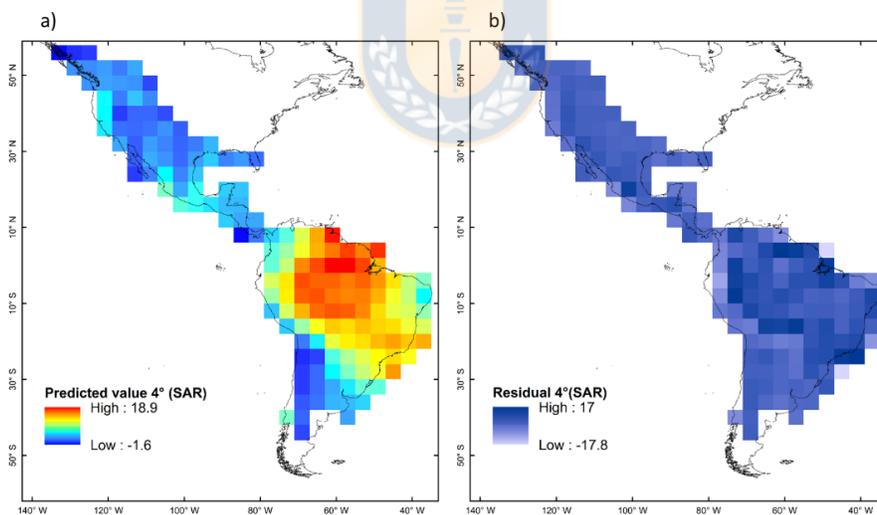


Figura S24. Mapa de riqueza específica a resolución 4° por SAR, a) riqueza predicha, b) residuales.

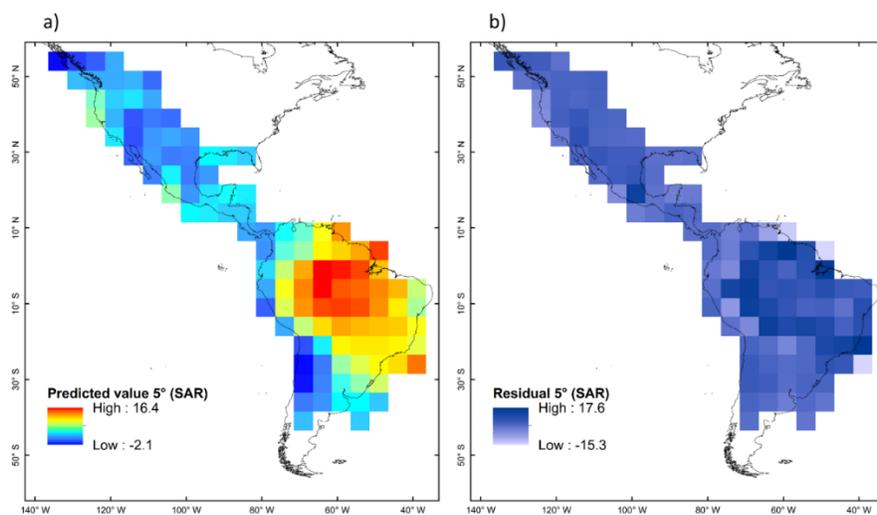


Figura S25. Mapa de riqueza específica a resolución 5° por SAR, a) riqueza predicha, b) residuales.



Predicción geográfica de Modelos ICAR

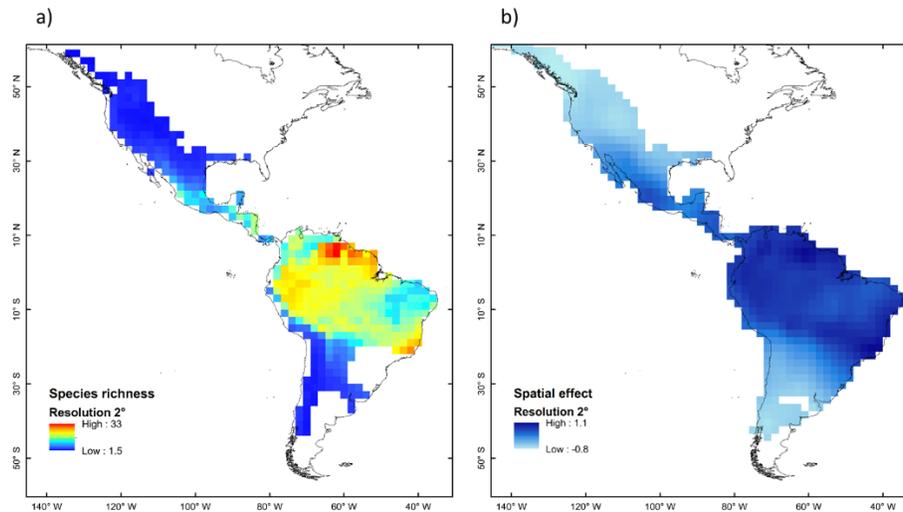


Figura S27. Mapa de riqueza específica a resolución 2° por iCAR, a) riqueza predicha, b) efecto espacial.

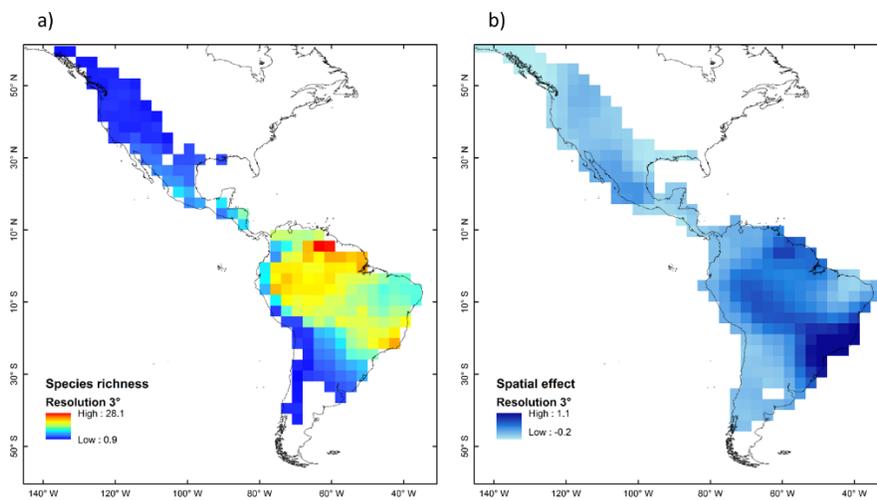


Figura S28. Mapa de riqueza específica a resolución 3° por iCAR, a) riqueza predicha, b) efecto espacial.

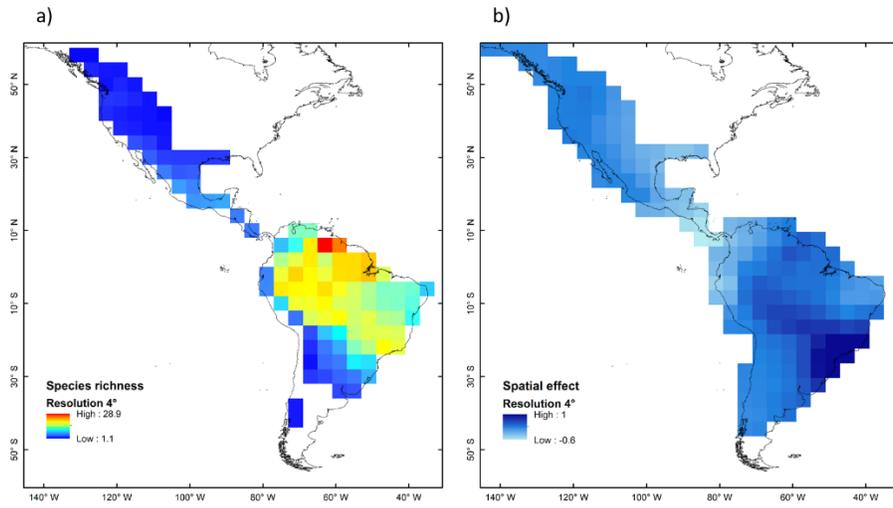


Figura S29. Mapa de riqueza específica a resolución 4° por iCAR, a) riqueza predicha, b) efecto espacial.

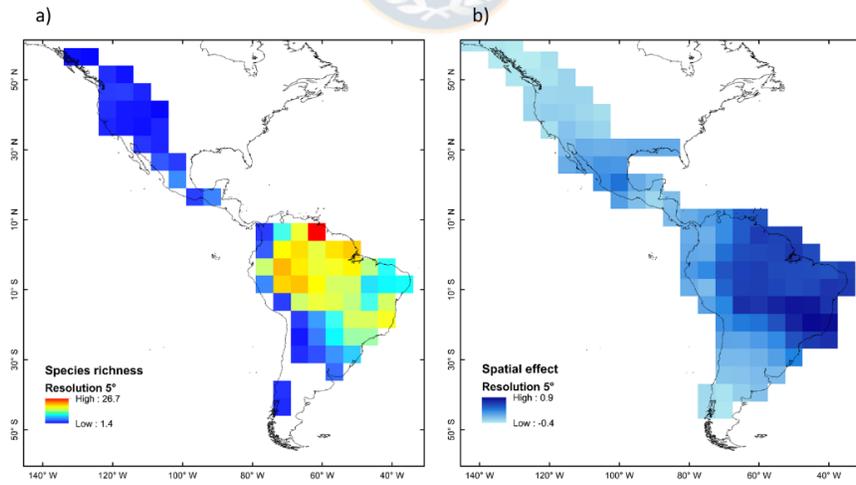


Figura S30. Mapa de riqueza específica a resolución 5° por iCAR, a) riqueza predicha, b) efecto espacial.

Tabla XVI. Análisis de regresión para riquezas de especies por rangos de distribución (1er, 2°, 3° y 4° cuartil). Valores en negrita indican modelos seleccionados a través de AICc.

1er cuartil

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	R ²
#1 Especie energía	Temperatura anual	4	-17.507	43.01	0.02
#2 Disponibilidad de agua	Índice de aridez + Precipitación anual	5	-17.300	44.60	0.03
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-17.693	43.39	0.01
#4 Productividad	NDVI	4	-17.890	43.78	0.00
#5 Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad (std)	4	-13.006	34.01	0.23
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura	4	-17.079	42.16	0.04
#7 Especies - Área	Área	4	-17.451	42.90	0.02

2° cuartil

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	R ²
#1 Especie energía	PET	4	-293.783	595.57	0.09
#2 Disponibilidad de agua	Índice de aridez	5	-292.006	594.01	0.11
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-301.874	611.75	0.02
#4 Productividad	NDVI	4	-300.017	608.03	0.04
#5 Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad (Shannon) + Heterogeneidad (std) + Humedad topográfica + Índice rugosidad	7	-282.491	578.98	0.18
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación	4	-296.600	601.20	0.07
#7 Especies - Área	Área	4	-299.913	607.83	0.04

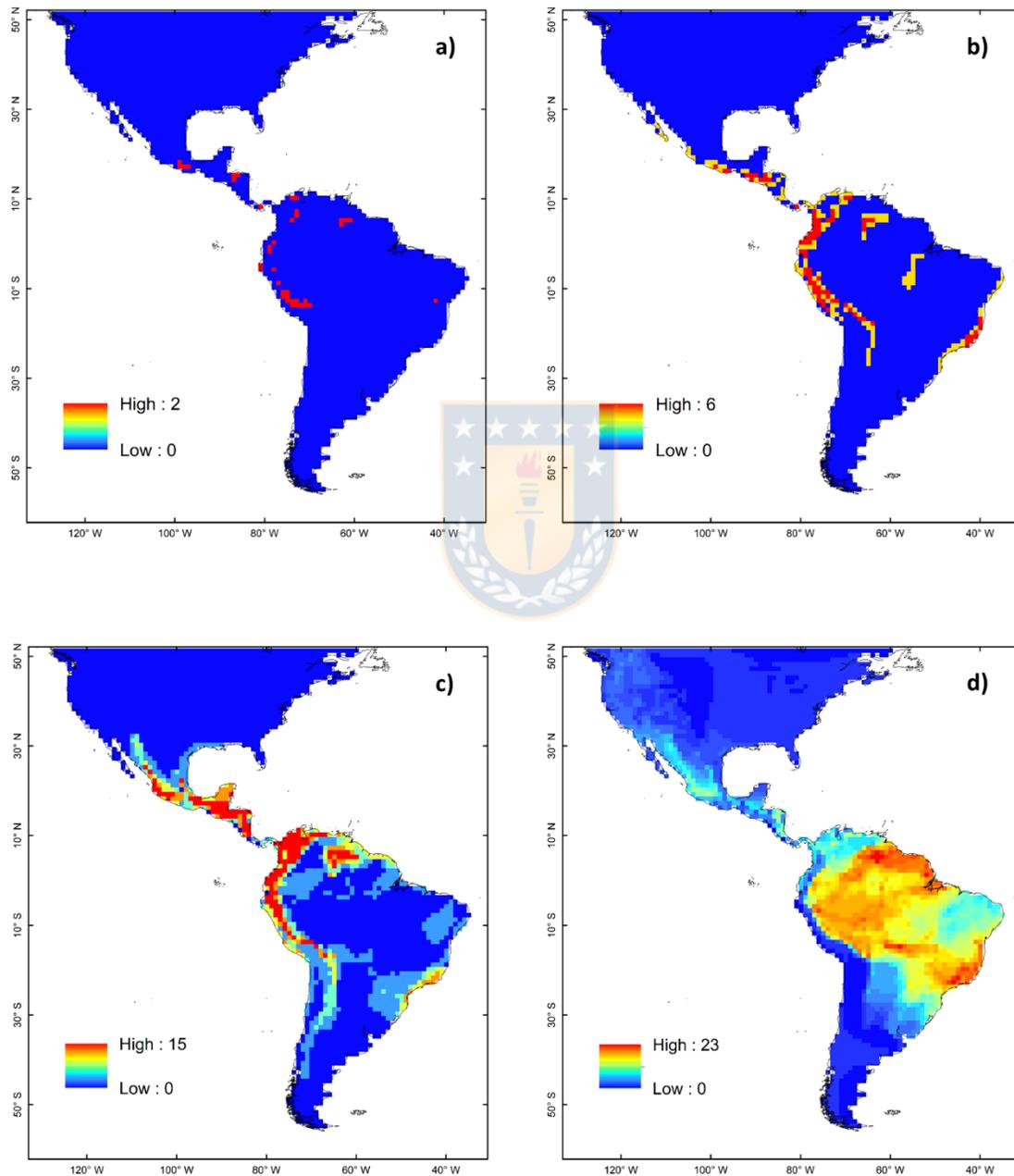
3er cuartil

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	R ²
#1 Especie energía	UV (anual) + PET + Temperatura anual	6	-1699.294	3410.60	0.21
#2 Disponibilidad de agua	Índice de aridez	4	-1724.931	3457.90	0.15
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-1727.434	3462.90	0.15
#4 Productividad	NDVI	4	-1738.005	3484.00	0.12
#5 Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad (rango)+ Heterogeneidad (Shannon) + Heterogeneidad (STD) + Humedad topográfica a + Índice rugosidad	8	-1628.984	3274.00	0.33
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	5	-1686.944	3383.90	0.23
#7 Especies - Área	Área	4	-1711.423	3430.80	0.18

4° cuartil

Hipótesis	Variable(s)	df	Log Likelihood	AICc	R ²
#1 Especie energía	UV (anual) + PET + Temperatura anual	6	-7062.573	14137.18	0.60
#2 Disponibilidad de agua	Índice de aridez + Precipitación anual	5	-6567.868	13145.76	0.74
#3 Balance de agua-energía	AET	4	-6706.353	13420.72	0.71
#4 Productividad	NDVI	4	-7091.800	14191.62	0.60
#5 Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad (Rango) + Heterogeneidad (Shannon) + Heterogeneidad (STD) + Humedad topográfica + Índice rugosidad	8	-7307.418	14630.89	0.52
#6 Variabilidad climática	Estacionalidad temperatura + Estacionalidad precipitación	8	-7307.418	14630.89	0.73
#7 Especies - Área	Área	4	-6917.974	13843.96	0.65

Anexo XVII. Variación geográfica de los tamaños de los rangos geográficos medidos como cuartiles: a) Primer cuartil, rango pequeño (11.815 - 134.919 Km²), b) 2° rango pequeño a mediano (134.974 - 396.063 Km²), c) 3° rango mediano a grande (403.325 - 1.092.235 Km²) y d) 4° tamaño grande (1.106.498 - 12.168.930 Km²).



Anexo XVIII. Resumen de los efectos fijos de la distribución posterior para los mejores modelos iCAR para las cinco resoluciones estudiadas. Se indica media, desviación estándar e intervalos de credibilidad al 95%, intervalo central contiene el 95% de la probabilidad en la distribución posterior ($Q_{0.0025}$ - $Q_{0.975}$). Números en negro indican valores significativos.

Resolución	Predictor*	Media	Desviación estándar	Q 0.025	Q 0.975
1°	(Intercepto)	1.954	0.054	1.845	2.049
	BIO 1	0.282	4.604	0.193	0.368
	PET	-0.168	0.041	-0.250	-0.089
	UV (Media)	0.199	0.029	0.143	0.258
	UV (estacional)	-0.450	0.044	-0.543	-0.370
	Vrho	0.196	0.014	0.168	0.224
2°	(Intercepto)	1.821	0.076	1.668	1.964
	NDVI	0.054	0.029	-0.002	0.111
	NPP	0.303	0.042	0.219	0.384
	Vrho	0.368	0.048	0.283	0.470
3°	(Intercepto)	1.752	0.091	1.561	1.930
	BIO 1	0.475	0.147	0.189	0.762
	PET	-0.023	0.127	-0.270	0.227
	UV (media)	0.080	0.082	-0.080	0.242
	UV (Estacional)	-0.375	0.091	-0.559	-0.193
	Vrho	0.377	0.080	0.249	0.567
4°	(Intercepto)	1.692	0.112	1.454	1.899
	BIO 1	0.532	0.188	0.183	0.905
	PET	-0.119	0.169	-0.445	0.213
	UV (media)	0.248	0.113	0.027	0.471
	UV (Estacional)	-0.373	0.116	-0.600	-0.145
	Vrho	0.505	0.128	0.304	0.784
5°	(Intercepto)	1.598	0.162	1.284	1.919
	NDVI	0.089	0.146	-0.198	0.371
	NPP	0.505	0.150	0.214	0.798
	Vrho	0.874	0.243	0.477	1.406

*BIO1=temperatura media anual; NDVI=índice de vegetación normalizado; UV=radiación ultravioleta; NPP=productividad primaria neta, Vrho=efecto espacial aleatorio



Anexo XIX. Representación geográfica de la historia única (a), e historia compartida (b) de Trochilidos para resoluciones de 2 a 5°.

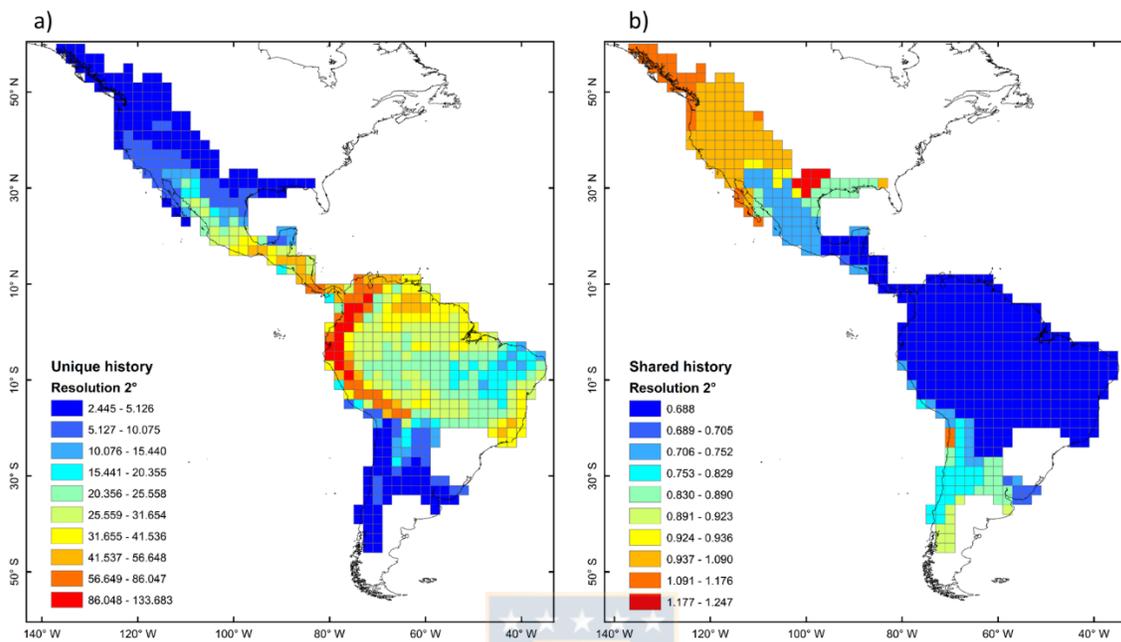


Figura S31. Historia única, historia compartida a resolución de 2°.



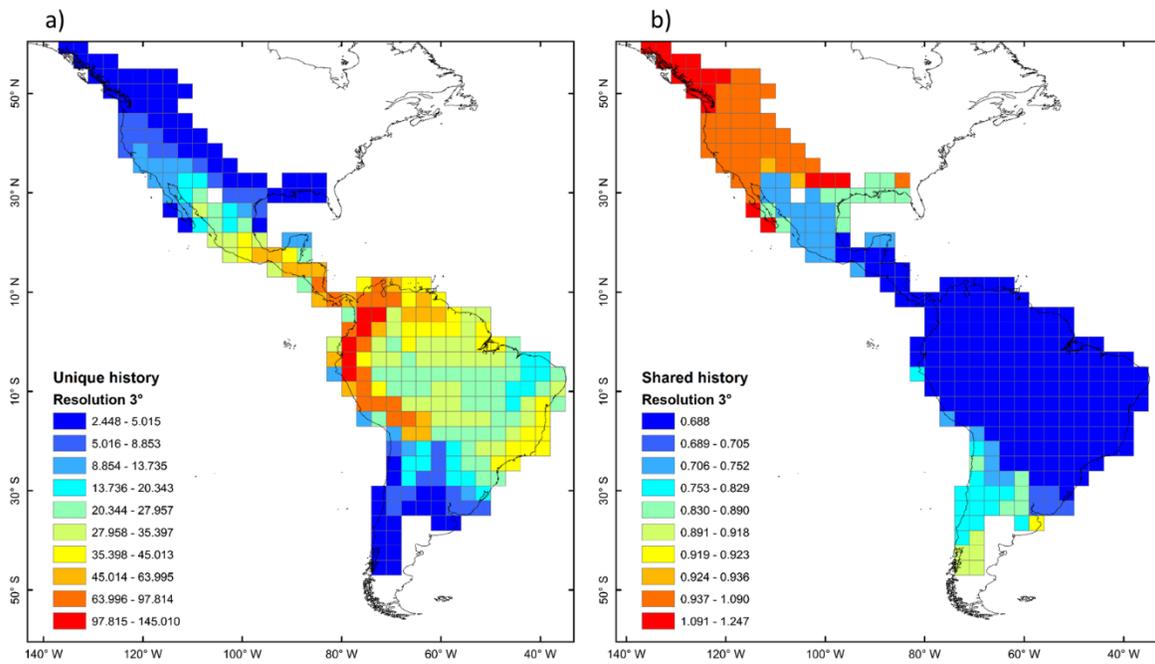


Figura S32. Historia única e historia compartida a resolución de 3°.

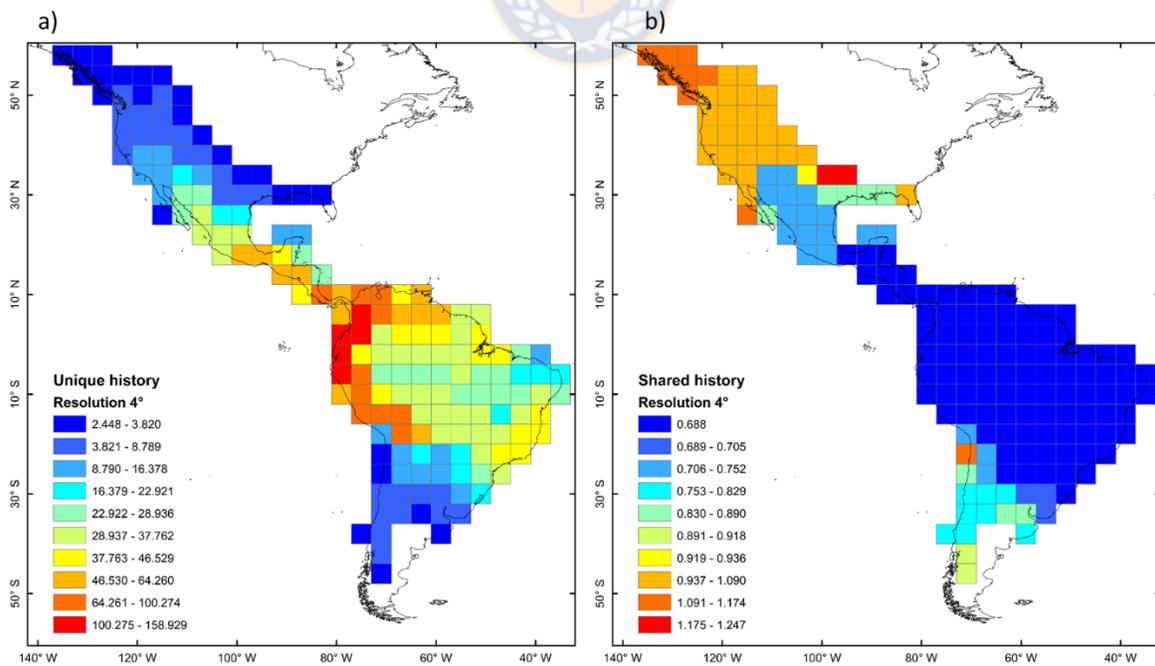


Figura S33. Historia única e historia compartida a resolución de 4°.

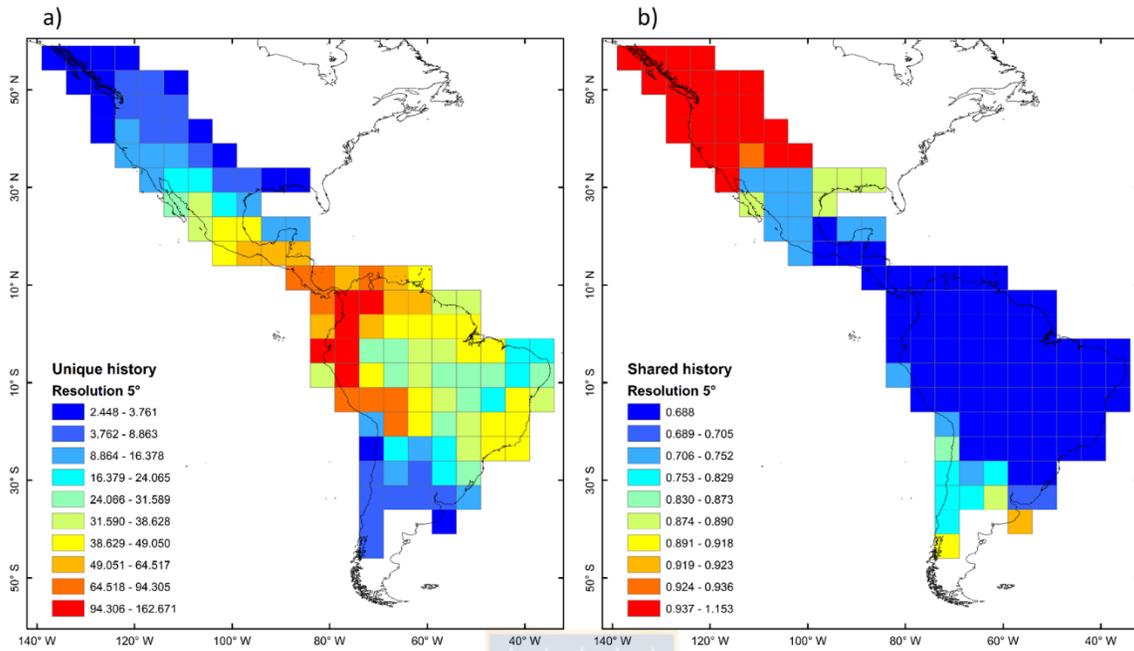


Figura S34. Historia única e historia compartida a resolución de 5°.



ANEXO XX. Análisis de componentes principales, para variables utilizadas en análisis BAE (PCA 1).

Resolución 1°

Tipo de variable	Eigenvalue	Porcentaje varianza explicada (%)
Heterogeneidad	2.44146	97.385
Energía	0.08104	90.954
Variabilidad climática	0.53345	84.971

Resolución 2°

Tipo de variable	Eigenvalue	Porcentaje varianza explicada (%)
Heterogeneidad	1.68994	93.841
Energía	0.023939	80.854
Variabilidad climática	0.375149	65.18

Resolución 3°

Tipo de variable	Eigenvalue	Porcentaje varianza explicada (%)
Heterogeneidad	1.96755	91.566
Energía	0.00286	62.139
Variabilidad climática	0.14464	75.344

Resolución 4°

Tipo de variable	Eigenvalue	Porcentaje varianza explicada (%)
Heterogeneidad	1.08571	94.25
Energía	0.01350	80.417
Variabilidad climática	0.53144	89.731

Resolución 5°

Tipo de variable	Eigenvalue	Porcentaje varianza explicada (%)
Heterogeneidad	1.61562	97.918
Energía	0.12126	96.938
Variabilidad climática	0.63637	92.56

Anexo XXI. Test de Normalidad multivariada basado en Kurtosis para matriz de datos Análisis Bayesiano de Endemismo. (Hipótesis nula: las muestras provienen de una distribución normal multivariada).

a) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos BAE 1°

$W = 200.4$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} = <0.01$

b) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos BAE 2°

$W = 90.774$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} <0.01$

c) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos BAE 3°

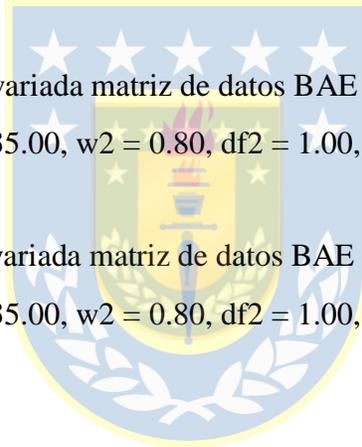
$W = 8.7289$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} = 0.995$

d) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos BAE 4°

$W = 36.918$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} <0.01$

e) Prueba de normalidad multivariada matriz de datos BAE 4°

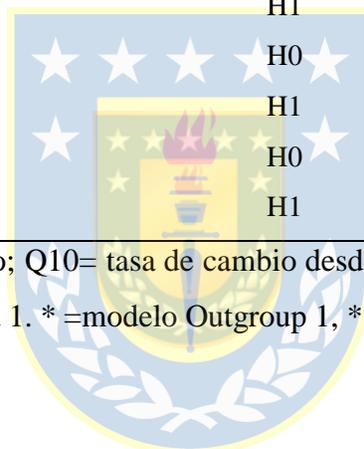
$W = 8.4352$, $w1 = 0.48$, $df1 = 35.00$, $w2 = 0.80$, $df2 = 1.00$, $p\text{-value} = 0.996$



Anexo XXII. Simulaciones escenarios de endemismo.

Modelos	Raíz	Simulaciones
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H0	SIM 1
Pi Estimado (Q10 + Q01)*	H1	SIM 2
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H0	SIM 3
Pi Estimado (Q10 + Q01)**	H1	SIM 4
Pi Estimado (Q01)	H0	SIM 5
Pi Estimado (Q01)	H1	SIM 6
Pi Estimado (Q10)	H0	SIM 7
Pi Estimado (Q10)	H1	SIM 8
Q10 + Q01	H0	SIM 9
Q10 + Q01	H1	SIM 10
Q01	H0	SIM 11
Q01	H1	SIM 12
Q10	H0	SIM 13
Q10	H1	SIM 14

Pi=frecuencia de cero y/o uno; Q10= tasa de cambio desde el estado 1 a 0; Q01= tasa de cambio desde el estado 0 a 1. * =modelo Outgroup 1, **= modelo Outgroup 2.



Anexo XXIII. Modelos de regresión espacial (SAR) para evaluar patrón de riqueza de especies endémicas (BAE) a resoluciones de 2, 3, 4 y 5°. En letras negras y cursiva modelo seleccionado en base a AICc.

a)

Resolución 2°

Hipótesis	Variable	df	logLik	AICc	ΔAIC	pseudo R²
Disponibilidad de agua	Precipitación anual	4	-182.676	373.94	0	0.120
Balance de agua-energía	AET	4	-185.688	379.964	6.024	0.196
Heterogeneidad de hábitat	Humedad topográfica	4	-188.138	384.865	10.925	0.662
Productividad	NDVI	4	-190.318	389.224	15.284	0.198
Especie energía	Temperatura anual	4	-191.282	391.152	17.212	0.130
Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación	4	-192.349	393.287	19.347	0.621
hipótesis estabilidad climática	Velocidad climática	4	-192.722	394.032	20.092	0.617

Resolución 3°

Hipótesis	Variable	df	logLik	AICc	ΔAIC	pseudo R²
Heterogeneidad de hábitat	Altitud (rango)	4	-19.53	52.775	0	0.861
Balance de agua-energía	AET	4	-21.456	56.626	3.851	0.809
hipótesis estabilidad climática	Velocidad climática	4	-22.269	58.252	5.478	0.781
Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación	4	-22.425	58.564	5.789	0.775
Especie energía	Temperatura anual	4	-22.999	59.711	6.936	0.753
Disponibilidad de agua	Precipitación anual	4	-23.467	60.649	7.874	0.73
Productividad	NDVI	4	-23.957	61.629	8.854	0.710

Resolución 4°

Hipótesis	Variable	df	logLik	AICc	ΔAIC	pseudo R²
Productividad	NDVI	4	-62.9	135.617	0	0.768
Disponibilidad de agua	Índice aridez	4	-66.207	142.232	6.614	0.704
hipótesis estabilidad climática	Velocidad climática	4	-68.01	145.838	10.221	0.661
Balance de agua-energía	AET	4	-68.038	145.895	10.277	0.661
Especie energía	Temperatura anual	4	-68.531	146.881	11.263	0.648
Heterogeneidad de hábitat	Heterogeneidad (Des. Est.)	4	-68.624	147.066	11.448	0.646
Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación	4	-69.776	149.371	13.754	0.614

Resolución 5°

Hipótesis	Variable	df	logLik	AICc	ΔAIC	pseudo R ²
Heterogeneidad de hábitat	Rugosidad topográfica	4	-26.356	67.379	0	0.864
Productividad	NDVI*	4	-29.048	72.762	5.383	0.778
Especie energía	Temperatura anual	4	-29.204	73.074	5.695	0.772
Variabilidad climática	Estacionalidad precipitación	4	-30.569	75.804	8.426	0.708
hipótesis estabilidad climática	Velocidad climática	4	-30.721	76.108	8.73	0.700
Balance de agua-energía	AET*	4	-30.993	76.653	9.274	0.684
Disponibilidad de agua	Precipitación anual	4	-31.058	76.782	9.404	0.681

*AET= Evapotranspiración actual; NDVI= índice de vegetación normalizado.

b) Coeficientes obtenidos por modelo lineal generalizados GLM (Poisson) para evaluar la hipótesis de estabilidad ambiental.

BAE	Coefficiente	P valor	Pseudo R ²	AICc
Temperatura	-0.303	<0.05	0.88	414.426

Anexo XXIV. Análisis de vías para evaluación de relaciones directas e indirectas de factores ambientales, espaciales e históricos (Estabilidad climática) sobre la riqueza de especies endémicas.

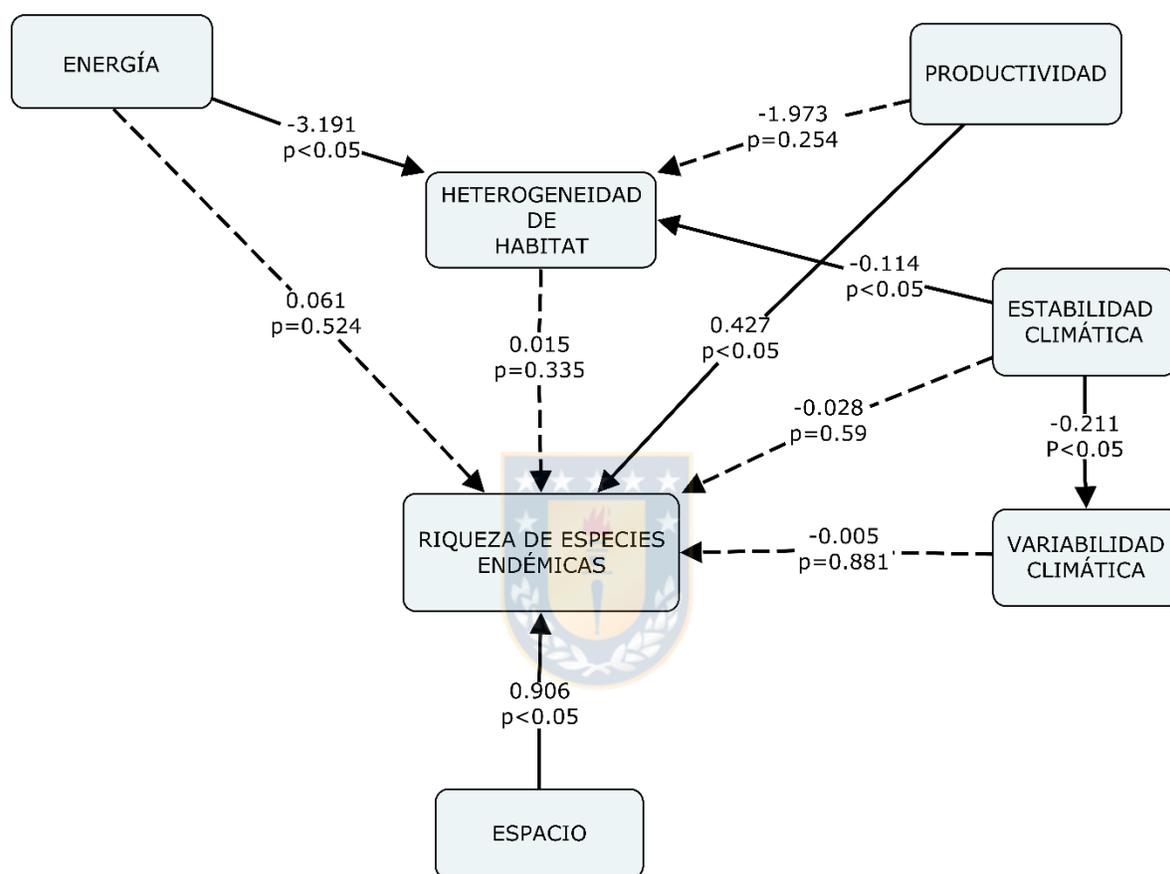


Figura S35. Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 2°), mostrando las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (ambiente, topografía y componente espacial). ($X^2_{(5)} = 0.288$; RMSEA=0.057 [0.000 – 0.184]). Líneas continuas indican relaciones significativas ($p < 0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p < 0.05$). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada ruta.

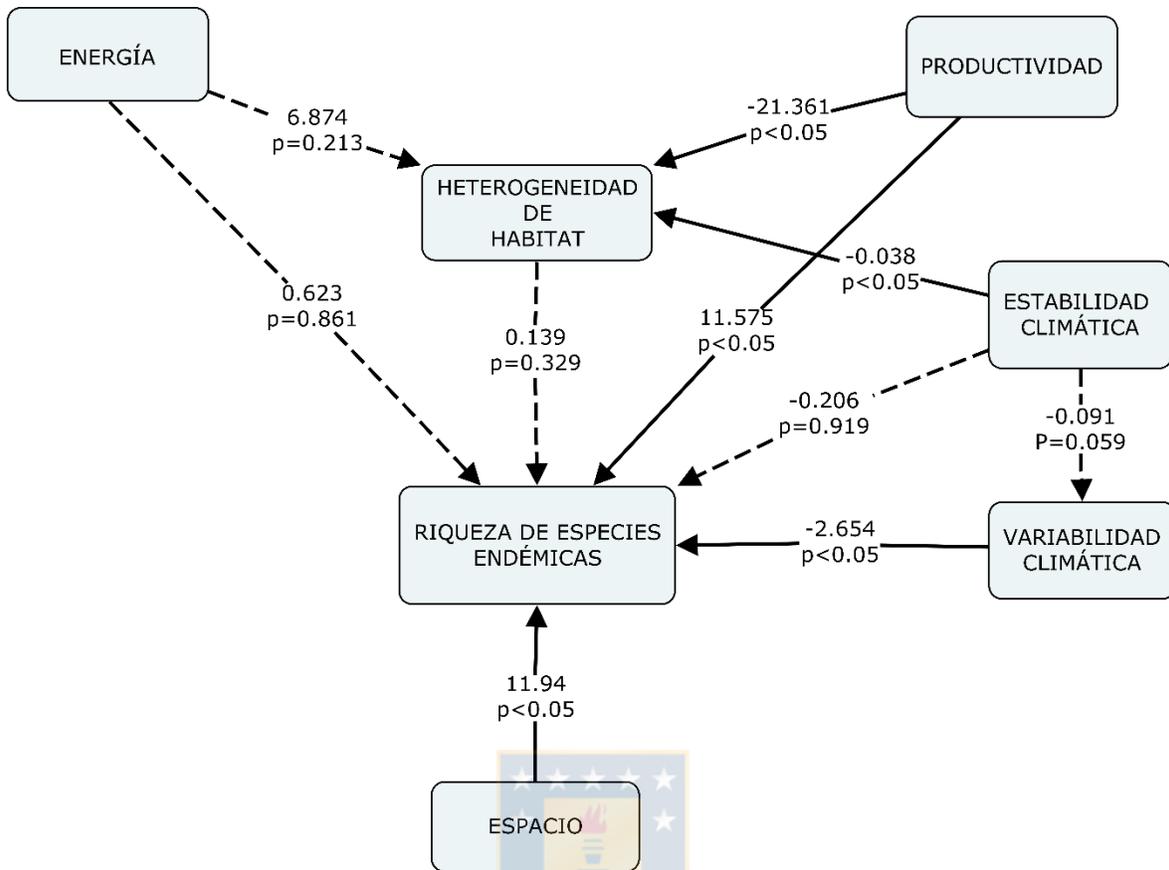


Figura S36. Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 3°), mostrando las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (ambiente, topografía y componente espacial). ($X^2_{(5)}=0.371$; RMSEA=0.08 [0 – 0.416]). Líneas continuas indican relaciones significativas ($p<0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p<0.05$). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada ruta.

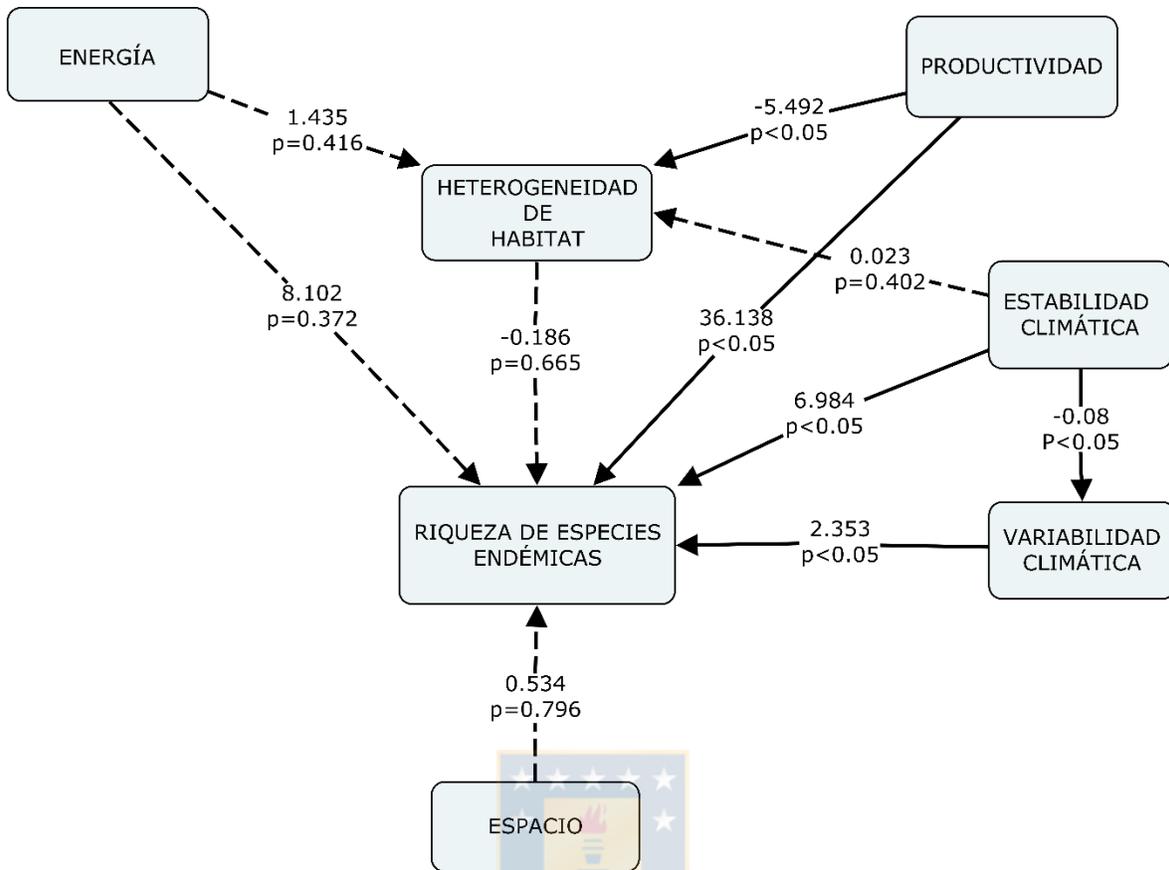


Figura S37. Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 4°), mostrando las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (ambiente, topografía y componente espacial), ($X^2_{(5)}= 0.122$; RMSEA=0.165 [0.241– 0.165]). Líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p<0.05$). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada ruta.

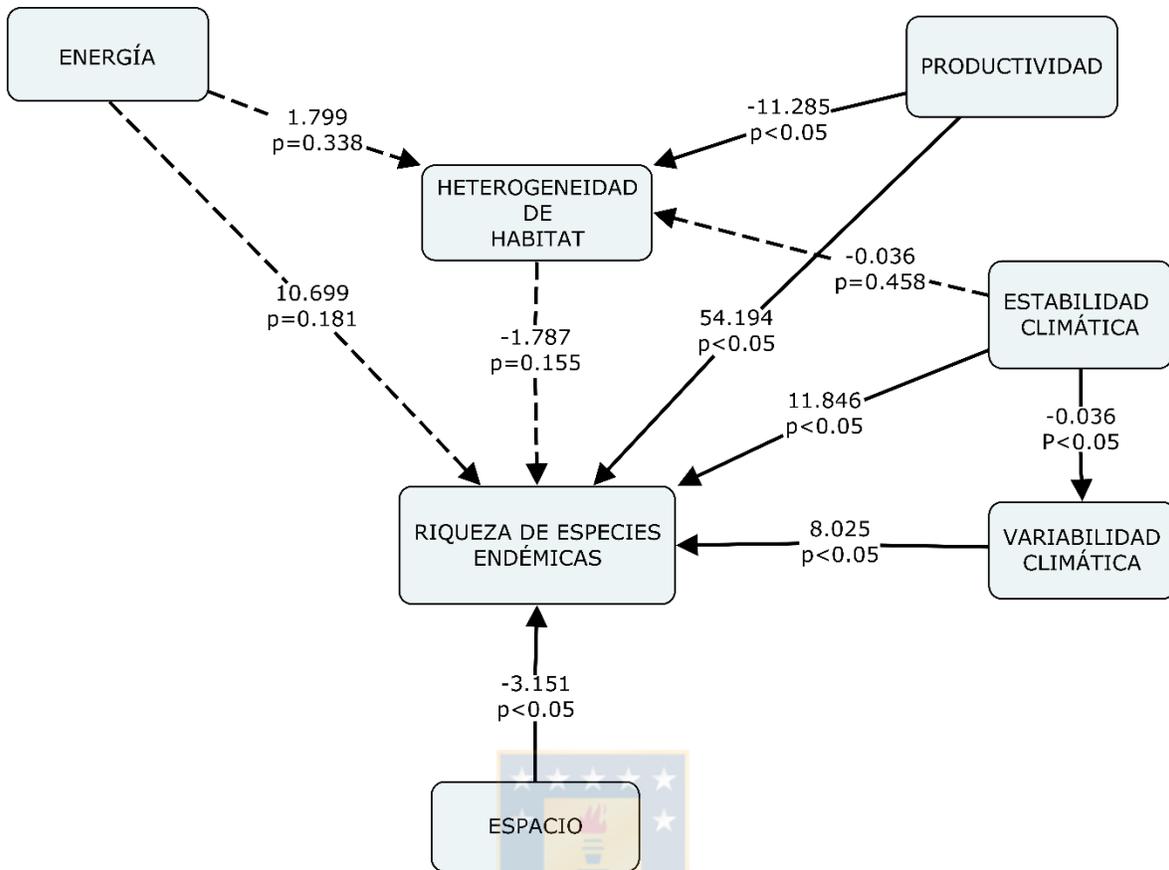


Figura S38. Diagrama de vías para análisis BAE (resolución 5°), mostrando las relaciones directas e indirectas entre riqueza de especies endémicas y distintos predictores (ambiente, topografía y componente espacial). ($X^2_{(5)}=0.000$; RMSEA=0.587 [0.405-0.785]). Líneas continuas indican relaciones significativas ($p<0.05$), líneas discontinuas indican relaciones no significativas ($p>0.05$). Se reportan los coeficientes estandarizados y valores de p de cada ruta.