

0381 16
29.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Filogenia del género *Eupherusa* Gould (Aves:
Trochilidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORADO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

MÉXICO, D.F.

1998

263245
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACIÓN

DISCONTINUA

INTRODUCCIÓN

PRESENTACIÓN

En esta tesis presento una serie de estudios diseñados con el fin de establecer las relaciones filogenéticas entre las especies de colibríes (Aves: Trochilidae) del género *Eupherusa* y sus géneros afines (*Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira*), utilizando caracteres de tipo morfológico (cuantitativos y cualitativos) y de tipo molecular (la secuencia de bases del gen mitocondrial que codifica el citocromo C). También obtuve datos de tipo molecular para otros siete géneros pertenecientes a las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae). El análisis de estos géneros, junto con *Eupherusa* y géneros afines, me permite esbozar algunas ideas preliminares acerca de la filogenia de nivel genérico dentro de los colibríes.

LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA Y LOS TIPOS DE CARACTERES

Los trabajos de Darwin y Wallace (1858; Darwin, 1859), en los que se plantea que la evolución biológica es un proceso de descendencia con modificación, establecieron las bases para el desarrollo de la sistemática filogenética. Sin embargo, no es sino hasta 1950 que se propone una metodología formal para resolver las filogenias, en el libro del entomólogo alemán Willi Hennig titulado *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (para esta tesis se consultó la nueva versión, elaborada por el autor en 1961, la cual fue traducida al castellano y publicada en Argentina en 1968), este trabajo marcaría la pauta para muchas de las investigaciones posteriores. En la actualidad se reconoce a la escuela taxonómica denominada Cladista como la representante actual de las ideas de Hennig.

Hennig (1968) planteó que las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies, vivientes y extintas, son las relaciones genealógicas; otros tipos de relaciones (*i.e.* las fenotípicas y genéticas) son fenómenos correlacionados con la descendencia genealógica con modificación y deben ser entendidos en ese contexto. La similitud, por sí sola, no permite el establecimiento de relaciones genealógicas. Sin embargo, los caracteres homólogos sinapomórficos (derivados compartidos) pueden ser utilizados para establecer las relaciones genealógicas; en otras palabras, la reconstrucción filogenética es posible. Por otra parte, en la actualidad es ampliamente aceptada la idea de que la mejor clasificación será aquella que refleje exactamente las relaciones genealógicas que existen entre los organismos (Ridley, 1993).

Los caracteres morfológicos se han utilizado de manera tradicional para la comparación y evaluación de las diferencias y similitudes entre los organismos, y hoy en día constituyen una herramienta importante para la reconstrucción de la filogenia (Remane, 1956 en Llorente, 1989). Sin embargo, en algunas especies que no presentan discontinuidades morfológicas, estos caracteres no son suficientes; además de que en este tipo de características es común el fenómeno de convergencia morfológica como resultado de presiones selectivas similares (Wiley, 1981). Es por esto que se han buscado otros tipos de caracteres, cuyo análisis permita que se puedan evaluar y complementar las hipótesis generadas por el análisis de caracteres morfológicos. El estudio de caracteres moleculares (p. ej. características de las proteínas y las secuencias de bases del ADN) ha tenido un enorme auge en los últimos años (Hillis *et al.*, 1996). En particular, los datos de las secuencias de bases de las moléculas de ADN son una herramienta muy poderosa para resolver la filogenia de los organismos debido a que son las unidades básicas de información y a que la cantidad de datos confiables que pueden ser obtenidos a partir de muestras pequeñas y en periodos de tiempo cortos es muy grande (Ridley, 1993; Hillis *et al.*, 1996). De hecho, en los últimos diez años se han producido una gran cantidad de trabajos que estiman la divergencia genética intra e interespecífica en diversos grupos de organismos, utilizando la secuenciación del ADN mitocondrial (Avise *et al.*, 1987; Avise, 1989; Morit *et al.*, 1987; Hillis *et al.*, 1996). En invertebrados y vertebrados, este tipo de estudios se han incrementado, en comparación con los que emplean caracteres morfológicos, isoenzimas o endonucleasas de restricción (Kocher *et al.*, 1989; Simon *et al.*, 1991).

ANTECEDENTES Y ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LA TAXONOMÍA DE LA FAMILIA TROCHILIDAE

El Orden Apodiformes esta formado por las familias Apodidae (vencejos) y Trochilidae (colibríes). La familia Trochilidae esta constituída por dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae), 110 géneros y aproximadamente 325 especies (Gerwin y Zink, 1989; Ornelas, 1996, indica que existen alrededor de 340 especies), por lo que es considerada una de las familias de aves de distribución americana más diversas. Sesenta de los 110 géneros de colibríes (55%) son monotípicos, lo cual indica que existe poca resolución de la filogenia dentro de la familia. Para dilucidar las relaciones filogenéticas dentro de la familia Trochilidae se necesita mucha investigación. La mayoría de los estudios recientes han tratado aspectos ecológicos y conductuales (p. ej. Feinsinger y Colwell, 1978; Snow, 1981; Bleiweiss, 1990; Ornelas, 1994, 1996), de tal modo que en la literatura encontramos pocos trabajos modernos acerca de su taxonomía (Schuchmann,

1987; Zusi y Bentz, 1982; Zusi, 1985; Gerwin y Zink, 1989; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997; Bleiweiss, 1998).

Existe un consenso acerca del origen monofilético de la familia (Ridway, 1911; Sibley y Ahlquist, 1990). Por otra parte, Bleiweiss *et al.* (1994; 1997) probaron la monofilia de las dos subfamilias de la familia Trochilidae (Phaethornithinae y Trochilinae) utilizando la técnica de la hibridación de ADN. Sin embargo, a nivel de los géneros las relaciones filogenéticas no han sido bien establecidas.

EL GÉNERO *EUPHERUSA*

El reconocimiento del género *Eupherusa* ha estado bajo discusión desde que Gould lo describió en 1861. Parte de la discusión se debe a que los caracteres morfológicos parecen no ser suficientes para delimitar a las especies y al género mismo. El género presenta algunos caracteres consistentes, como el parche rojizo en el ala, que corresponde a las plumas covertedoras secundarias, que se presenta en todas las especies, por lo que se puede pensar que se trata de un grupo monofilético. Sin embargo, datos moleculares recientes (Capítulo 4) no apoya esta última conclusión.

Gould (1861) definió al género *Eupherusa* e incluyó dentro de él a tres especies, a las cuales caracterizó con base en caracteres morfológicos externos y patrones de coloración. De acuerdo con Gould (1861), el género *Eupherusa* está constituido por colibríes pequeños (longitud total 90-95 mm); de pico recto y tan grande como la cabeza; con tomio maxilar serrado terminalmente; con el opérculo nasal frecuentemente disminuído; con una cola que es más de la mitad de larga que el ala, redondeada, con rectrices anchas secundarias leonadas, y con rectrices laterales principalmente blancas (al menos en el interior); los machos adultos son de color verde metálico brillante por debajo, con las covertedoras de la cola de abajo blancas; las hembras son pálido o grisáceas por debajo; las plumas secundarias son de color rojizo y usualmente terminan en un color verde u oscuro. Posteriormente, el género fue estudiado por Ridway (1911) y Peters (1945), quienes relizan algunas modificaciones al esquema de Gould. En 1964 Rowley y Orr describen la cuarta especie dentro del género.

En la actualidad se considera que el género *Eupherusa* está compuesto por 4 especies de distribución Mesoamericana (AOU, 1983): (1) *E. eximia*, residente de la ladera este de México (estados de Puebla, Veracruz, noreste de Oaxaca y Chiapas), aunque también se le localiza en Honduras, Guatemala, Belice, Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá; (2) *E. cyanophrys*,

especie endémica de la Sierra de Miahuatlán en el estado de Oaxaca; (3) *E. poliocerca*, residente de Guerrero y el oeste de Oaxaca; y (4) *Eupherusa nigriventris*, residente en Costa Rica y el oeste de Panamá. La AOU (1983) también señala que las relaciones filogenéticas entre *E. eximia*, *E. cyanoprhus* y *E. poliocerca* son inciertas, indicando que éstas tres especies son, probablemente, aloespecies de una misma superespecie.

Rowley y Orr (1964) proponen que los géneros más estrechamente emparentados con *Eupherusa* son *Elvira* y *Chalybura*, debido a que presentan el tomio aserrado y debajo de las plumas covertoras presentan un conjunto de plumas pequeñas.

Estos antecedentes nos permiten darnos cuenta que las relaciones entre las especies del género *Eupherusa* y sus géneros afines no están bien definidas, por lo que es necesario realizar estudios que permitan evaluar las diferentes hipótesis. Dichos estudios fueron desarrollados en esta tesis doctoral.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Debido a la propuesta de Rowley y Orr (1964) de que los grupos más estrechamente emparentados con *Eupherusa* son *Elvira* y *Chalybura*, al iniciar este trabajo sólo se pensó en trabajar con las especies de dichos géneros. Sin embargo, en el estudio molecular descrito en el Capítulo 4, se incluyen también datos de 14 especies de nueve géneros adicionales, pertenecientes a las dos subfamilias de colibríes, cuyos tejidos estaban disponibles en la colección perteneciente al Museo de Zoología Alfonso L. Herrera (Facultad de Ciencias, UNAM), lo cual me permitió analizar las relaciones filogenéticas de una muestra de especies que abarca varias de las ramas de la familia Trochilidae. Por otra parte, de acuerdo con el análisis molecular presentado en el Capítulo 4, el género *Abeillia* (el cual es monotípico y endémico de México) resultó ser un grupo cercano a *Eupherusa*; dado que tuve oportunidad de revisar y obtener datos morfológicos de ejemplares de *Abeillia*, este género fue incluido tanto en la monografía que se presenta en el Capítulo 1, como en el análisis morfométrico que se presenta en el Capítulo 2.

Para tratar de resolver la filogenia del género *Eupherusa* este trabajo se organizó en cuatro capítulos de la siguiente manera. En el capítulo 1 ("Revisión de las especies de colibríes de los géneros *Eupherusa*, *Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira* (Trochilidae)") se presenta una monografía de las especies del género *Eupherusa* y géneros afines, basada en un análisis descriptivo de la mayoría de los ejemplares de la que se encuentran depositados en las principales colecciones de aves de Estados Unidos y México, así como en la información, previamente publicada y original de la

autora, que existe acerca de su biología.

En el capítulo 2 ("Morfometría de las especies de colibríes de los géneros *Eupherusa*, *Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira* (Trochilidae)") se presenta un análisis estadístico de los datos morfológicos de las diferentes especies del género *Eupherusa* y géneros afines, cuyos objetivos son determinar los patrones de variación morfológica en las especies del género *Eupherusa* y de los géneros que son considerados más cercanamente emparentados, así como el grado de similitud fenética entre las especies del género *Eupherusa* y de sus géneros más cercanos.

En el capítulo 3 ("El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas"¹) se presenta una revisión crítica de los diferentes métodos de análisis filogenético que existen. En este capítulo se discuten los problemas asociados a la reconstrucción filogenética; las ventajas y desventajas de los principales métodos; así como algunos de los usos que se les pueden dar a las filogenias.

En el capítulo 4 ("Molecular phylogenetic studies of the hummingbird genera *Eupherusa* and *Amazillia* with comments on higher level relationships"²) se presentan los resultados de un análisis filogenético utilizando datos moleculares (secuenciación de un fragmento de 433 bp del gen mitocondrial que codifica el citocromo b). Aunque el estudio enfatiza el análisis de *Eupherusa* y sus supuestos grupos hermanos (*Chalybura* y *Elvira*), también se estudiaron 14 especies de nueve géneros adicionales, pertenecientes a las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae). En total, el estudio incluye información: (a) de todas las especies del género *Eupherusa* (cuatro o cinco especies, dependiendo si consideramos a las poblaciones *E. eximia* de México y de Centro América como una o dos especies; ver Capítulo 2); (b) de algunas de las especies de los géneros que se han propuesto como más cercanamente emparentados con *Eupherusa*: *Chalybura* (una especie) y *Elvira* (una especie); y (c) de algunas especies de otros géneros cuyo parentesco con *Eupherusa* aparentemente no es tan cercano: *Abeillia* (una especie), *Amazillia* (cinco especies), *Atthis* (una especie), *Calothorax* (una especie), *Colibri* (una especie), *Hylocharis* (una especie), *Lampornis* (una especie), *Lamprolaima* (una especie) y *Phaetornis* (dos especies).

¹ Este capítulo fue publicado en la revista *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **60**: 169-181 (1997).

² Este capítulo se encuentra actualmente en revisión en la revista *Willson Bulletin*.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologist's Union. 1983. The AOU check-list of North American birds. A.O.U. 6a edición.
- Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb y N.C. Saunders. 1987. Intraespecific phylogeography: The mitochondrial bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 489-522.
- Avise, J.C., B.W. Bowen y T. Lamb. 1989. DNA fingerprints from hypervariable mitochondrial genotypes. *Mol. Biol. Evol.* **6**: 258-269.
- Bleiweiss, R. 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds: a neotological perspective on the generation of diversity. In Moss, R.M. y W.D. Allmon (eds.), *Causes of evolution*, pp. 354-380. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1994. DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* **111**: 8-19.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Mol. Biol. Evol.* **14**: 325-343.
- Bleiweiss, R. 1998. Slow rate of molecular evolution in high-elevation humminbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **95**: 612-616.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London.
- Darwin, C. y A. Wallace. 1859. (Leído ante la Sociedad en 1858.) On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Proc. Linn. Soc. (Zool.)* **3**: 45-62. (Reimpreso en Barrett, P. H., ed., 1977, *The collected papers of Charles Darwin*, The University of Chicago Press.)
- Feinsinger, P. y R.K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* **18**: 779-795.
- Gerwin, J.A. y R.M. Zink. 1989. Phylogenetic patterns in the genus *Heliodoxa* (Aves: Trochilidae): an allozymic perspective. *Will. Bull.* **101**: 525-705.
- Gould, J. 1861 (reimpreso en 1947). *A monograph of the Trochilidae or family of hummingbirds*. Vols. 1-5. Taylor y Francis, Londres.
- Hennig, W. 1961. Elementos de una sistemática filogenética. EUDEBA, Buenos Aires.
- Hillis, D.M., C. Moritz y G.A. Dover. 1996. *Molecular systematics*. 2a ed. Sinauer, Mass.

- Kocher, T.D., W.K. Thomas, A. Meyer, S.V. Edwards, S. Paabo, F.X. Villablanca y A.C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86**: 6196-6200.
- Llorente, J. 1989. Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias* (Num. especial 3.) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Moritz, C. y W.M. Brown. 1986. Tandem duplication of D-loop and ribosomal RNA sequences in lizard mitochondrial DNA. *Science* **233**: 1425-1427.
- Ornelas, J.F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds?. *Auk* **111**: 703-710.
- Ornelas, J.F. 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Ciencias*, núm. 42: 38-47.
- Peter, J.L. 1945. *Check-list of birds of the world*. Vol. 5. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell, Oxford.
- Ridway, R. 1911. The birds of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.* **50** (pt. 5): xxii-1-859.
- Rowley, J.S. y R.T. Orr. 1964. A new hummingbird from southern Mexico. *Condor* **66**: 81-84.
- Schuchmann, K.L. 1987. The display of the Booted Racket-tailed Hummingbird *Ocreatus underwoodii*, with notes on the systematic position of the genus. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **107**: 20-22.
- Shields, G.F. y K.M. Helm-Bychowski. 1988. Mitochondrial DNA of birds. In Johnston, R.F. (ed), *Current Ornithology*, Vol. 5, pp. 273-295. Plenum Press, N.Y.
- Sibley, C.G. y Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Snow, D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In Forey PL (ed) (Greenwood PH, general ed), *The evolving biosphere. Chance, change, and challenge*, pp. 169-178. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics*. John Wiley and Sons, N.Y.
- Zusi, R.L. 1985. A phylogenetic framework for the Trochilidae. Abstract No. 94, AOU, Tempe, Arizona.
- Zusi, R.L. y G.D. Bentz. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **95**: 412-420.

CAPÍTULO 1

REVISIÓN DE LAS ESPECIES DE COLIBRÍES DE LOS GÉNEROS *Eupherusa*, *Abeillia*, *Chalybura* Y *Elvira* (TROCHILIDAE)

INTRODUCCIÓN

El orden Apodiformes está formado por los vencejos (familia Apodidae) y los colibríes (familia Trochilidae) (Peters, 1945). Estas dos familias se han considerado dentro de un mismo orden desde hace 150 años, y actualmente su parentesco filogenético está bien fundamentado (Sibley y Ahlquist, 1990), aunque en el pasado causó controversia.

La familia Trochilidae se divide en las subfamilias Phaethornithinae y Trochilinae, las cuales están compuestas por 110 géneros y aproximadamente 325 especies (Gerwin y Zink, 1989; Ornelas, 1996, indica que existen alrededor de 340 especies). Es una de las familias de aves de distribución americana más diversas, y 60 de los 110 géneros (55%) son monotípicos, lo que indica que las relaciones filogenéticas dentro de la familia no están bien definidas. Aunque existe consenso acerca del origen monofilético de la familia, así como de la monofilía de las dos subfamilias que la constituyen (Ridway, 1911; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997), a nivel de género hay muchos problemas por resolver.

En particular, el género *Eupherusa* ha estado bajo discusión desde que Gould lo describió en 1861. Parte de la discusión se debe a que los caracteres morfológicos parecen no ser suficientes para delimitar a las especies y al género mismo (Capítulo 2). El género presenta algunos caracteres que hacen pensar que se trata de un grupo monofilético, sin embargo datos moleculares recientes (Capítulo 4) no parecen apoyar esta conclusión. En este trabajo se presenta una revisión de las especies propuestas para el género *Eupherusa* y las de los géneros que se consideran filogenéticamente más cercanos a él: *Abeillia*, *Elvira* y *Chalybura* (Rowley y Orr, 1964; Capítulo 4).

ANTECEDENTES

Esta sección se divide en tres partes. En la primera se presenta una descripción del orden Apodiformes y de la familia Trochilidae; en la segunda se hace una breve reseña de los estudios taxonómicos que se han realizado acerca de los colibríes; y en la tercera se plantea la problemática taxonómica del género *Eupherusa*.

Características generales de los colibríes

El orden Apodiformes está constituido por aves de tamaño muy pequeño a mediano; con una fórmula muscular pélvica de A; un húmero corto y manos largas; que presentan 10 plumas primarias, siendo las exteriores más largas; de 6 a 11 plumas secundarias; con 10 plumas rectrices; que no presentan procesos basipterigoideos; con la fúrcula en forma de U con un pequeño hipocleideum; que presentan una sólo glándula carótida, la cual se encuentra del lado izquierdo (excepto en *Cypseloides*, que presenta las dos glándulas de cada lado); que carecen de caeca; que presentan un hipotarso simple e hiporaquis; con los tendones flexores de tipo 5; que son nidícolas y gimnopaédicos; y cuyos huevos son blancos (Ridgway, 1911).

La familia Trochilidae contiene especies de pájaros que sólo existen en el continente Americano, alcanzando su máxima diversidad en las latitudes tropicales (Peterson y Chalif, 1989), y que tienen las siguientes características: son schizognatos, anisodáctilos y con 8 pares de costillas; tienen picos largos y delgados; la lengua es extensible y está adaptada para alimentarse de néctar; no presentan puente tibial; presentan nostrilos laterales, ampliamente operculados; presentan de 6 a 7 plumas secundarias; las plumas alulares están ausentes o sólo presentan una; el hiporaquis es pequeño o está ausente; presentan de 14 a 15 vértebras cervicales; la siringe tiene dos músculos distintivos extrínsecos especiales; no presentan músculos esternotraqueales; la caeca es rudimentaria o está ausente; no presentan vesícula biliar; la glándula del aceite está desnuda, distintivamente bilobulada y con los lobulos muy separados; la mayoría presentan diastataxis (pérdida de las plumas secundarias), y sólo algunos autaxis; no presentan garras en las patas; su nido es en forma de copa esférica; ponen dos huevos blancos (Sibley y Ahlquist, 1990); son generalmente iridiscentes; cuando se mueven, las alas producen un zumbido y su movimiento es tan rápido que, en la mayoría de las especies, los individuos se ven difusos o borrosos; revolotean cuando se están alimentando; son agresivos ("belicosas"); los machos adultos de la mayoría de las especies presentan la garganta brillante, característica ausente en las hembras (debido a esto, en algunos casos no se pueden distinguir en el campo a las hembras de los machos juveniles).

La clasificación taxonómica de los Trochilidae

La mayoría de las investigaciones realizadas con miembros de la familia Trochilidae han tratado aspectos ecológicos y conductuales (p. ej. Feinsinger y Colwell, 1978; Snow, 1981; Bleiweiss, 1990; Ornelas, 1994, 1996), por lo que la literatura referente a la sistemática del grupo es relativamente escasa. Sin embargo, en algunos trabajos ecológicos y de comportamiento se reportan notas sobre la posición

sistemática de algunas especies (p. ej. *Ocratus underwoodii*; Schuchmann, 1987). A continuación se presenta una breve cronología de los estudios recientes sobre filogenia de colibríes.

Las clasificaciones actuales de la familia Trochilidae están basadas en las características de su morfología externa, tales como el pico y el plumaje, las cuales fueron utilizadas desde el final de siglo XIX por diversos autores (Gould, 1857; Elliot, 1897; Boucard, 1895; Hartert, 1900; Ridgway, 1911; Simon, 1921; Peters, 1945). Dichas clasificaciones también han incorporado caracteres conductuales, particularmente de forrajeo (Feinsinger y Colwell, 1978).

Con respecto a las clasificaciones más modernas, Zusi y Bentz (1982), en un trabajo a nivel de familias, analizan la variación anatómica en un músculo de los vencejos y colibríes y discuten sus implicaciones sistemáticas. Posteriormente, Zusi presentó en el congreso de 1985 de la *American Ornithologist's Union* (AOU), un esquema filogenético de la familia Trochilidae basado en un análisis de la musculatura.

Utilizando métodos moleculares más modernos (aloenzimas), así como un análisis fenético, Gerwin y Zink (1989) analizaron las relaciones filogenéticas del género *Heliodoxa* con referencia a algunas especies de géneros relacionados (*Polyplancta aurescens*, *Urosticte benjamini* y *Schistes geoffroyi*). Los resultados de este estudio indican que el género *Heliodoxa* es parafilético, ya que también debería incluir a *P. aurescens*, mientras que *U. benjamini* y *S. geoffroyi* fueron genéticamente muy distintos. Otro resultado interesante de este trabajo es que, de acuerdo con el análisis fenético, el color de la garganta (rosa, azul o ambos) apareció y evolucionó dos veces en *Heliodoxa*, es decir que hubo un paralelismo.

La referencia básica sobre la filogenia de la Clase Aves es el libro de Sibley y Ahlquist (1990); este estudio fue realizado con base en caracteres moleculares derivados de un análisis de hibridización del ADN, cuyos resultados son bastantes satisfactorios a nivel de familia (y taxa superiores), pero poco resolutivos por debajo de dicho nivel taxonómico. Estos autores señalan que sus resultados son una aproximación, ya que para resolver las relaciones entre las especies se tienen que obtener datos directos del ADN (e.g. de secuencias de bases), los cuales hasta entonces no estaban disponibles (ver Capítulos 3 y 4). Sibley y Ahlquist (1990) proponen el superorden Apodimorphae, el cual contiene los ordenes Apodiformes (vencejos) y Trochiliformes (colibríes). La diferencia principal entre ésta clasificación y la clasificación tradicional es que eleva a nivel de orden a las familias. Sus resultados, utilizando el método del promedio de ligamiento (UPGMA), no permiten resolver las relaciones de algunos de los grupos formados.

Posteriormente, en una serie de publicaciones, Bleiweiss y colaboradores (1994, 1997, 1998) investigan los patrones de evolución de los clados mayores de los colibríes, desarrollando una primera aproximación a la filogenia de los colibríes. En el primer trabajo, Bleiweiss *et al.* (1994), utilizando la misma técnica de hibridización del ADN, determinaron la estructura filogenética de los colibríes "a gran escala". Estos autores analizaron ocho géneros de colibríes y uno de vencejos, y sus resultados están apoyados a un nivel de un 100% de confiabilidad por las pruebas estadísticas de "bootstrapping" y "jackknifing". En este trabajo se apoya la monofilia de las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae), y se propone que la diversificación del grupo ocurrió en los Andes durante el Mioceno medio. Posteriormente, Bleiweiss *et al.* (1997), también utilizando la técnica de hibridización del ADN, presentan evidencia de que existen seis linajes evolutivos principales de colibríes, y de que su divergencia morfológica no siempre se ve reflejada en una divergencia genética, dado que encontraron que la distancia genética de especies morfológicamente distintas no fue tan grande como se esperaba: Bleiweiss *et al.* (1997) también presentan evidencia de que en los colibríes andinos existen dos clados mayores, y uno en los de norteamérica. Finalmente, Bleiweiss (1998) propone que los clados mayores de las tierras altas de sudamérica evolucionaron a una tasa muy rápida.

En resumen, aunque existe un consenso acerca del origen monofilético de la familia (Ridway, 1911; Sibley y Ahlquist, 1990), así como sobre la monofilia de las dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae) (Bleiweiss *et al.*, 1994), a nivel de los géneros las relaciones filogenéticas no han sido bien establecidas. Por lo tanto, todavía falta mucha investigación para poder dilucidar las relaciones filogenéticas dentro de la familia Trochilidae.

La problemática taxonómica del género *Eupherusa*

El género *Eupherusa* ha estado bajo discusión desde que Gould lo describió en 1861. Parte de la discusión se debe a que los caracteres morfológicos parecen no ser suficientes para delimitar a las especies y al género mismo. El género presenta algunos caracteres consistentes (Capítulo 2), destacando el parche rojizo en el ala, el cual corresponde a las plumas colectoras secundarias, que se presenta en todas las especies, lo que sugiere que se trata de un grupo monofilético. Sin embargo, datos moleculares recientes no parecen apoyar esta conclusión (Capítulo 4).

Gould (1861), como ya se mencionó, definió al género *Eupherusa* e incluyó dentro de él a tres especies: *E. eximia* (con dos subespecies), *E. egregia* y *E. poliocerca*, a las cuales caracterizó con base en caracteres morfológicos externos y patrones de coloración.

Ridway (1911) presenta la distribución geográfica de las tres especies del género: *E. eximia* se distribuye en el sureste de México (en Veracruz y Oaxaca), Guatemala y Nicaragua; *E. egregia* en Costa Rica y el oeste de Panamá; y *E. poliocerca* del suroeste de México (en Guerrero y en el extremo oeste de Oaxaca). Este autor separa (al igual que Elliot en 1879) a *E. nigriventris* en un género separado al que denomina *Callipharus*.

Peters (1945) incluye de nuevo a *Callipharus* dentro del género *Eupherusa*, y considera a *E. egregia* como una raza de *E. eximia*. Este autor también cuestiona el estatus de *E. poliocerca*, a la cual considera una subespecie de *E. eximia*. Por lo tanto, Peters (1945) reconoce solamente dos a especies dentro del género *Eupherusa*: *E. eximia*, con cuatro subespecies, a las que separa de acuerdo a su distribución; y *E. nigriventris*, sin subespecies, cuya distribución se limita a la ladera caribeña de Costa Rica y algunas laderas de las montañas de Chiriquí y Veraguas.

En 1964, Rowley y Orr describen la cuarta especie dentro del género, *Eupherusa cyanophrys*; y además proponen que, aunque se encuentran en simpatria, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* no están cercanamente relacionadas. *E. cyanophrys* presenta un caracter distintivo con respecto al género, ya que es la única que presenta una corona de color azul o violeta (Capítulo 2).

Para la AOU (1983), el género *Eupherusa* está compuesto por cuatro especies de distribución Mesoamericana (Mapa 1):

- (1) *E. eximia*, residente de la ladera este de México (en los estados de Puebla, Veracruz, noreste de Oaxaca y Chiapas); también se localiza en Honduras, Guatemala, Belice, Nicaragua, Costa Rica y oeste de Panamá.
- (2) *E. cyanophrys*, especie endémica de la Sierra de Miahuatlán, en el estado mexicano de Oaxaca.
- (3) *E. poliocerca*, es residente de Guerrero y el oeste de Oaxaca (p. ej. Putla de Guerrero y Río Jalatengo), en México (Mapa 1).
- (4) *Eupherusa nigriventris*, residente de Costa Rica y el oeste de Panamá (Mapa 1).

La AOU (1983) señala que las relaciones entre *E. eximia*, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* son inciertas, indicando que éstas tres especies son, probablemente, aloespecies de una misma superespecie (i.e. *E. [eximia] poliocerca*, *E. [eximia] eximia* y *E. [eximia] cyanophrys*). En el Cuadro 1 se resumen cronológicamente las propuestas de clasificación de este género.

Debido a las distintas opiniones que existen acerca del estatus taxonómico de *Eupherusa*, se han propuesto dos géneros como grupos hermanos: *Elvira* y *Chalybura*. Rowley y Orr (1964) proponen que estos géneros son los más estrechamente emparentados con *Eupherusa*, ya que tienen el tomio aserrado y debajo de las plumas covertoras presentan una especie de plumas pequeñas. El género *Elvira* comprende

dos especies, una de las cuales es endémica de las tierras altas de Costa Rica, mientras que la otra se distribuye en Costa Rica y el oeste de Panamá (Mapa 2). *Chalybura* incluye dos especies que presentan una distribución más amplia, ya que se encuentran desde Panamá hasta Ecuador (Mapa 3). El género *Abeillia* fue incluido en esta monografía (Mapa 2) y en el análisis morfométrico (Capítulo 2), debido a que el análisis molecular (Capítulo 4) sugiere que es el posible grupo hermano de *Eupherusa*.

MATERIAL Y MÉTODOS

La mayoría de los ejemplares existentes en las colecciones ornitológicas nacionales y extranjeras más importantes fueron consultados para este trabajo. Se revisaron 849 ejemplares de las siguientes colecciones: Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM); California Academy of Sciences, San Francisco (CAS); United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington (USNM); Bell Museum of Natural History, Minnesota (BMNH); American Museum of Natural History, Nueva York (AMNH); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Moore Laboratory of Comparative Zoology, Pasadena (MLZ); Los Angeles County Museum, Los Angeles (LACM); Louisiana State University Museum of Zoology, Baton Rouge (LSUMZ) y Western Foundation of Vertebrate Zoology, Los Angeles (WFVZ).

De cada ejemplar examinado se registró la información disponible acerca del sexo, localidad y fecha de colecta. Se tiene la localidad de todos los ejemplares examinados, aunque en algunas casos sólo se hace referencia al país de colecta. Una parte de los ejemplares de la colección Moore (MLZ) fueron colectados por Mario Del Toro Avilés, de quién sus localidades de colecta no son muy confiables (Binford, 1989; Jim Northern, curador de la MLZ, comunicación personal). La fecha de colecta no estuvo disponible para todos los ejemplares; este problema se presentó sobre todo en los ejemplares más antiguos. Los ejemplares colectado más recientemente cuentan con casi todos los datos y se encuentran depositados en las colecciones mexicanas.

Como se observa en las descripciones de las especies, los datos de historia natural son escasos debido a que son organismos difíciles de observar; de hecho, no existen estudios detallados sobre la historia natural de ninguna de las especies. Todos los datos disponibles a este respecto se basan en observaciones esporádicas acumuladas a lo largo de muchos años por diversos investigadores, incluyendo la autora de este trabajo. Se propone que estos colibríes son territoriales y que defienden un territorio de alimentación, más que de anidación. Es posible que por esta razón se cuenta con observaciones de muy pocos nidos, ya que son difíciles de localizar.

[A cada uno de los ejemplares, los cuales están preservados en forma de piel, se les tomaron las medidas externas convencionales en estudios de aves (Baldwin *et al.*, 1931); el análisis estadístico de esta información constituye el tema del Capítulo 2 de esta tesis. En dicho capítulo también se resumen, en forma tabular, las características de coloración de las distintas especies, por lo que dicho cuadro no se presenta aquí.]

RESULTADOS

Revisión de las especies de los géneros *Eupherusa*, *Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira*

Eupherusa presenta una distribución mesoamericana; tres de las cuatro especies que forman el género se presentan en México y dos de ellas son endémicas. Ésto hace pensar que el género pudo haber tenido su origen en nuestro país. *Abeillia* es un género monotípico que presenta una distribución que abarca desde el sureste de México (norte de Oaxaca) hasta el norte de Nicaragua. *Elvira* es un género que presenta dos especies una distribución restringida a Costa Rica y el oeste de Panamá. Finalmente, *Chalybura* es un género que tiene dos especies con una distribución que abarca desde Costa Rica hasta Venezuela y el norte de Ecuador. A continuación se describen las cuatro especies pertenecientes al género *Eupherusa*, las dos especies de *Chalybura*, las dos especies de *Elvira* y *Abeillia* *abeilli*. Las características morfológicas y de coloración de todas las especies consideradas en este estudio se resumen en los cuadros del Capítulo 2 de esta tesis.

Género *Eupherusa*

Diagnosis

Gould (1857) definió al género *Eupherusa* con el monotipo *Ornismya eximia* De Lattre. Este autor incluyó tres especies dentro del género: *E. eximia* (con dos subespecies), *E. egregia* y *E. poliocerca*, a las cuales caracterizó con base en caracteres morfológicos externos y patrones de coloración. De acuerdo con Gould (1861), el género *Eupherusa* está constituido por colibríes pequeños (longitud total 90-95 mm) [el estudio cuantitativo de los ejemplares de museo presentado en el Capítulo 2 de esta tesis muestra que este rango de tamaños es mucho más amplio]; de pico recto y tan grande como la cabeza; con tomio maxilar aserrado terminalmente; con el opérculo nasal frecuentemente disminuído; con una cola que es más de la mitad de larga que el ala, redondeada, con las rectrices secundarias anchas y leonadas, y con las rectrices laterales principalmente blancas (al menos en el interior). Los machos adultos son de color verde metálico brillante en su parte ventral, y, en general, tienen la parte ventral de las covertoras de la cola de color blanco. Las hembras son de color gris pálido o

grisáceo en la parte ventral; con las plumas secundarias de color rojizo, con una terminación que, generalmente, es de color verde u oscuro. Las especies de este género son consideradas robadoras de néctar debido a que presenta la maxila aserrada (Ornelas, 1994), sin embargo no existe ninguna evidencia directa de campo.

Descripción de las especies

1. *Eupherusa eximia* (De Lattre, 1843)

Nombre común en inglés: Stripe-Tailed Hummingbird.

Nombre común en español: Chupamirto cola rayada coliblanca, colibrí colirrayado.

Ejemplar tipo: *Ornismya eximia* De Lattre, 1843, Echo Monde Savant, Sér. 2, 7, col. 1069 (Guatemala = Cobán).

a. Sinonimia: Ornismya eximia, Polytmus egregius, Eupherusa egregia.

b. Descripción: Colibrí de tamaño mediano (largo total promedio = 92.32 mm), con el dorso verde metálico brillante, en la parte ventral presenta un verde esmeralda lustroso; las alas son principalmente púrpura oscuro, con un parche muy conspicuo rojizo-canela que corresponden a las plumas secundarias y a la base de las plumas primarias; el pico es moderadamente largo y negruzco; la cola es de color bronce oscuro; las dos plumas rectrices exteriores son blancas con los márgenes exteriores negros, dándole a la cola un aspecto de repiza por abajo. El macho adulto presenta el dorso verde bronceado, la cola principalmente bronceado oscuro, las rectrices dan apariencia de repiza con el blanco y negro, las secundarias son rojizas brillante con negro; la parte ventral la presentan verde brillante, con oscuro en el abdomen. Las hembras son similares al macho con respecto al dorso, pero la parte ventral es grisácea y está matizada con un amarillo pálido, algunas veces presentan pequeñas motas de color verde bronceado a los lados; las rectrices exteriores enteramente blancas, el pico es negro, las patas color carne oscuro. Los juveniles presentan la parte final de las plumas de la cara, la parte dorsal, los lados y los flancos de color amarillo (Blake, 1953; Ridgely y Gwynne Jr., 1989; Stiles y Skutch, 1989).

c. Subespecies: E. eximia egregia, E. eximia nelsoni, E. eximia eximia.

d. Distribución: Residente de la ladera del Golfo y del Caribe, en el este de México, incluyendo los estados de Puebla, Veracruz, noreste de Oaxaca y Chiapas; al este de Guatemala, Belize, Honduras,

norte-centro de Nicaragua, en el interior en las tierras altas de Costa Rica y en el oeste de Panamá, específicamente al este de Veraguas (AOU, 1983). En Costa Rica y el oeste de Panamá, es un colibrí estrictamente de altitudes medias, moderadamente frías; es conocido desde la cuenca Caribeña de las tierras altas centrales, especialmente el Reventazón y las regiones montañosas de Dota (Slud, 1964). En Costa Rica se ha encontrado en cuatro localidades a lo largo de la Cordillera Guanacaste, en Monteverde en la Cordillera de Tilarán, se ha reportado en tres localidades de la Cordillera de Talamanca, estas se extienden desde su tope norte al borde panameño; probablemente la distribución de estas aves es continua a lo largo de este país. Su centro de abundancia coincide con el cinturón subtropical donde los bosques están bien conservados, y probablemente son adyacentes al cinturón montañoso bajo. Carriker (1910) reporta que en Centroamérica esta especie es un ave de bosque que raramente sale a los bordes, siendo un ave no común, aún en las localidades más favorecidas, y, por lo tanto, no siempre recolectada.

e. Historia natural

Hábitat: Es una especie de zonas tropicales y subtropicales, que se presenta en los bosques húmedos, tanto en áreas abiertas, como en el borde y en claros dentro de los bosques. Reside principalmente en lugares fríos y húmedos en el dosel, pero frecuentemente descienden al nivel arbustivo en claros, a lo largo de los bordes y en crecimientos secundarios, semiabiertos; las hembras frecuentemente son encontradas en el nivel arbustivo. Los machos cantan regularmente en los claros y bordes, perchando en el estrato medio (Stiles y Skutch, 1989).

Alimentación: Se alimentan principalmente del néctar de las flores; se les ha observado visitando los árboles de *Inga*, en los matorrales donde abundan especies de las familias Acanthaceae, Rubiaceae y epífitas (p. ej. de las familias Ericaceae y Gesneriaceae). Existen algunas observaciones de machos perforando las corolas de las flores (*i.e.* utilizando "ilegalmente" el recurso o, en otras palabras, robando néctar, ya que no transportan polen) y comportándose territorialmente en las flores (Stiles y Skutch, 1989).

Reproducción: La reproducción se lleva a cabo de septiembre u octubre a marzo o abril (Stiles y Skutch, 1989). Esta especie construye un bello nido en forma de copa con plantas y fibras coloreadas, utilizando también algunos helechos; los nidos son decorados con musgo y líquen, utilizando generalmente muchos pedacitos de un líquen de color rojo brillante, que ningún otro colibrí de Costa Rica utiliza para tal fin; los nidos se construyen a alturas de 1 a 3 metros y cerca de las ramas.

f. Registros

(i) México

Chiapas: El Suspiro, Berriozabal, 1200 msnm, 12 Julio 1957 (LSUMZ); El Suspiro, Berriozabal, 1200 msnm, 12 Julio 1957 (LSUMZ); El Suspiro, Berriozabal, 1200 msnm, 12 Julio 1957 (LSUMZ); Aprox. 8 Km S Solosuchiapa (16 47.8 93 16.1), 5 Diciembre 1962 (LSUMZ); Montecristo Caves, Rancho Nuevo Mundo, 17 Noviembre 1949 (LACM); Ocozocoautla, El Ocote, 14 Abril 1955 (LACM); Ocozocoautla, El Ocote, 16 Abril 1955 (LACM); Ocozocoautla, El Ocote, 20 Abril 1955 (LACM); Santa Rosa, Comitán, 3 Julio 1937 (MLZ); Santa Rosa, Comitán, 29 Julio 1937 (MLZ); Santa Rosa, Comitán, 30 Julio 1937 (MLZ); Montañas de Sinojoval, 20 Julio 1946 (LMZ); Montañas de Sinojoval, 20 Julio 1946 (LMZ); Montañas de Sinojoval, 19 Julio 1946 (LMZ);. Montecristo Caves, 17 Noviembre 1949 (LMZ); Ocozocoautla, El Ocote, 14 Abril 1955 (LMZ); Ocozocoautla, El Ocote, 16 Abril 1955 (LMZ); Ocozocoautla, El Ocote, 20 Abril 1955 (LMZ);

Oaxaca: 6 MI SO Valle Nacional, 1900 Ft, 22 Noviembre 1961 (LSUMZ); 11 MI SO Valle Nacional, 22 Abril 1961 (LSUMZ); Soyaltepec, 18 Enero 1944 (LACM); Rancho Sol y Luna, San Pedro Tapanatepec, 16 Mayo 1963 (WFVZ); 25 Km NO, Rancho Vicente, San Pedro Tapanatepec, 24 Abril 1964 (WFVZ); NO, Rancho Cerro Baul, San Pedro Tapanatepec, 25 Noviembre 1963 (WFVZ); Cerro Baul, 14 Marzo 1966 (WFVZ); 8 Km S, Solosuchiapa, 25 Noviembre 1962 (WFVZ); 25 Km NO, Rancho Vicente, San Pedro Tapanatepec, 15 Enero 1964 (WFVZ); Rancho Sol y Luna, San Pedro Tapanatepec, 20 Mayo 1963 (WFVZ); Rancho Sol y Luna, 17 Mayo 1963 (WFVZ); El Suspiro, Berriozabal, 12 Julio 1957 (WFVZ); El suspiro, Berriozabal, 30 Mayo 1964 (WFVZ); Chimalapas, 7 Mayo 1992 (MZFC); Chimalapas, 7 Mayo 1992 (MZFC); Rancho Sol y Luna, San Pedro Tapanatepec, 9 Mayo 1963 (WFVZ); Cerro Baul, San Pedro Tapanatepec, 19 Abril 1966 (WFVZ); Cerro Baul, San Pedro Tapanatepec, 19 Abril 1966 (WFVZ); Cerro Baul, San Pedro Tapanatepec, 25 Abril 1967 (WFVZ); 25 Km NO Rancho San Vicente, San Pedro Tapanatepec, 15 Marzo 1964 (WFVZ); Rancho Sol y Luna, San Pedro Tapanatepec, 9 Mayo 1963 (WFVZ); 12 mi NO, San Pedro Tapanatepec, 20 Mayo 1963 (WFVZ); Escuilapa, 6 Abril 1939 (LMZ); Escuilapa, 16 Abril 1939 (LMZ); Escuilapa, 13 Abril 1939 (LMZ); Escuilapa, 2 Abril 1939 (LMZ); Moctum, 13 Noviembre 1941 (LMZ); Moctum, 25 Septiembre 1941 (LMZ); Moctum, 2 Noviembre 1941 (LMZ); Moctum, 8 Noviembre 1941 (LMZ); Moctum, 27 Noviembre 1941 (LMZ); Soyaltepec, 18 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 16 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 12 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 2 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 7 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 11 Noviembre 1943 (LMZ); Soyaltepec, 14 Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 20

Enero 1944 (LMZ); Soyaltepec, 18 Enero 1944 (LMZ); La Cova (SNMNH); Lachixola(SNMNH); 16 Kms ENE Piedra Blanca (SNMNH);

Veracruz: Motzorongo, 4 Julio 1929 (MLZ); Presidio 35 Km S Cordoba, 7 Mayo 1942 (LMZ); Presidio 35 Km S Cordoba, 30 Abril 1942 (LMZ); La Gloria, 10 MI SO Presidio, 5 Julio 1942 (LMZ); La Gloria, 10 MI SO Presidio, 8 Julio 1942 (LMZ); La Gloria, 10 MI SO Presidio, 10 Julio 1942 (LMZ); Presidio, 3 Mayo 1948 (LMZ).

(ii) Guatemala

Ciudad de Guatemala (SNMNH); Verapaz, sin fecha (WFVZ); Rancho Vicente, San Pedro Tapanatepec, 5 Diciembre 1963 (WFVZ); Guatemala, 1877 (MLZ); Guatemala, 1877 (MLZ).

(iii) Costa Rica

Costa Rica.3 Km SSE Cartago, Muneco, 8 Abril 1973 (WFVZ); Volcan Barba, Heredia, 30 Marzo 1986 (WFVZ); San Joaquin de Dota, 28 Febrero 1931 (MLZ); Azahar, Cart, Mayo 1901 (MLZ); Estrella, Cart, 22 Octubre 1932 (MLZ); Zarcero, 21 Septiembre 1934 (MLZ); Cervantes (SNMNH); Irazú (SNMNH); Barranca (SNMNH); Tenorio (SNMNH); Santa María de Dota (SNMNH).

(iv) Panamá

Panamá, sin fecha (MLZ); Boqueti, Chir, sin fecha (MLZ); Boqueti, Chir, sin fecha (MLZ); Volcán Chiriquí (SNMNH). Boquete (SNMNH).

(v) Honduras

Cerro Santa Maria, 29 Diciembre 1933 (MLZ); San Marcos de Guaymaca, 2 Julio 1934 (MLZ); Alto Cantoral, 18 Febrero 1934 (MLZ); Catacamas, 3 Abril 1933 (MLZ); Catacamas, 10 Octubre 1937 (MLZ); Catacamas, 25 Septiembre 1937 (MLZ); Catacamas, 25 Septiembre 1937 (MLZ); Catacamas, 16 Septiembre 1937 (MLZ); Catacamas, 12 Octubre 1937 (MLZ); Catacamas, 3 Octubre 1937 (MLZ); Muye, Lapa, 20 Febrero 1937 (MLZ); San Jose de Santa Barbara, 4 Mayo 1937 (MLZ); Muye, Lapa, 25 Febrero 1937 (MLZ); Faldon de Santa Barbara, 28 Abril 1935 (MLZ); San Jose de Santa Barbara, 21 Abril 1935 (MLZ); Catamas, Olan, 22 Octubre 1937 (MLZ); Catamas, Olan, 19 Septiembre 1937 (MLZ).

2. *Eupherusa cyanophrys* Rowley y Orr, 1964

Nombre común en inglés: Blue-capped hummingbird y Oaxaca hummingbird.

Nombre común en español: Chupaflor de Oaxaca.

Ejemplar tipo: *Eupherusa cyanophrys* Rowley and Orr, 1964, Condor, 66, p. 82. (11 millas al sur de Juchatengo, a 4700 pies, Oaxaca, México).

a. *Sinonimia*: No tiene.

b. *Descripción*: Es un colibrí mediano (largo total promedio = 98.94 mm), de color verde metálico brillante, cuya característica más distintiva es la presencia de una corona azul en los machos; como en todas las especies de este género, presenta un parche color canela conspicuo en las alas, que corresponde a las plumas secundarias y a la base de las primeras primarias; el pico es negro, recto y de tamaño mediano, con una lengua contráctil; presentan un crisum inmaculadamente blanco. Existe dimorfismo sexual en esta especie; el macho es verde metálico oscuro, la cola es verde metálico con las plumas externas negras en la parte exterior, mientras que la parte interior es de color blanco. La hembra es verde metálico en la parte dorsal, el vientre es gris con algunas plumas verdes en los flancos, la cola es verde metálico, al igual que la del macho, pero presentan las plumas externas blancas en la base, verde oscuro en su parte media y blancas en las puntas (Rowley y Orr, 1964; Edwards, 1989).

c. *Subespecies*: No tiene.

d. *Distribución*: Eendémica de la Sierra de Miahuatlán, en la parte central del estado de Oaxaca (AOU, 1983).

e. *Historia natural*

Hábitat: Es una especie común en su área de distribución restringida. Es típica de bosques montanos húmedos y selva mediana húmeda; se le puede observar fácilmente en los bordes de los bosques o selvas (obs. pers.), y también en áreas abiertas. Es posible que la especie no sea tan ecológicamente frágil como se piensa, ya que se le ha observado y recolectado en un área donde existen cafetales (obs. pers.).

Alimentación: Se tiene poca información sobre esta especie, aunque, como todos los colibríes, se alimenta de néctar, presentando una lengua contráctil.

Reproducción: La reproducción se lleva a cabo de abril a junio, presentando los testículos de tamaño mediano (3x2 mm) en el mes de abril (datos MZFC), y una reducción muy marcada en el mes de enero. En general, construyen sus nidos en forma de copa, utilizando líquenes, musgos y hepáticas.

f. Registros

(i) México

Oaxaca: 3 MI N Pluma Hidalgo, 5000 FT, 30 Abril 1964 (LSUMZ); 3 MI N Pluma Hidalgo, 5000 FT, 30 Abril 1964 (LSUMZ); 3 MI N Pluma Hidalgo, 5000 FT, 23 Abril 1964 (LSUMZ); 3 MI N Pluma Hidalgo, 5000 FT, 2 de mayo 1964 (LSUMZ); 3 MI N Pluma Hidalgo, 5000 FT, 2 de mayo 1964 (LSUMZ); 16 MI Camino N San Gabriel Mixtepec, 4350 FT, 10 Mayo 1964 (LSUMZ); 16 MI Camino N San Gabriel Mixtepec, 4350 FT, 12 Mayo 1964 (LSUMZ); 30 Km E Cerro Verde, Santa Rosa, 25 Octubre 1964 (WFVZ); Km 183 carretera a Puerto Escondido, 3 Mayo 1965 (WFVZ); 10 mi S, La Cima Juchatengo, 5 Noviembre 1964 (WFVZ); 30 Km E Cerro Verde, Santa Rosa, 19 Octubre 1964 (WFVZ); 4 Km N Lachao Nuevo, 5 Noviembre 1964 (WFVZ); 30 Km E Cerro Verde, Santa Rosa, 15 Octubre 1964 (WFVZ); cerca La Cima, Km 183, 20 Abril 1965 (WFVZ); 9 mi S, La Cima Juchatengo, 1 Octubre 1964 (WFVZ); 9 mi SW, La cima Juchatengo, 13 Abril 1965 (WFVZ); cerca La Cima, Km 183, 11 Junio 1965 (WFVZ); 36.5 Km N, Km 183 San Gabriel Mixtepec, 5 Diciembre 1964 (WFVZ); Km 182 Rio Jalatengo, 11 Febrero 1965 (WFVZ); Juchatengo, 2 Marzo 1965 (WFVZ); 36.5 Km N San Gabriel Mixtepec, sin fecha (WFVZ).

3. *Eupherusa poliocerca* Elliot, 1871

Nombre común en inglés: White-tailed hummingbird.

Nombre común en español: Chupaflor de Guerrero.

Ejemplar tipo: *Eupherusa poliocerca* Elliot, 1871, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4,8, p. 266 (Putla, Oaxaca, México).

a. Sinonimia: Eupherusa (eximia) poliocerca.

b. Descripción: Es un colibrí mediano (largo total promedio = 94.99 mm), con el pico recto y negro; como todos los miembros del género, presenta un parche conspicuo de color rojizo en el ala, que corresponde a las plumas secundarias y a la base de algunas primarias; las patas son rosas. El macho es

totalmente verde metálico, a excepción de las alas que son negras con el parche antes descrito; dos plumas de la cola son verde metálico, al igual que el resto del cuerpo, mientras que las demás plumas son blancas, con una línea negra delgada en el contorno, acentuándose esta tonalidad al final; presentan un crism inmaculadamente blanco. Las hembras, al igual que el macho, son verde metálico en el dorso, ventralmente son grises, con algunas plumas con terminación rojiza en los flancos, la cola dorsalmente es verde metálico, mientras que ventralmente es blanca, con una línea negra en el contorno.

c. *Subespecies*: No tiene.

d. *Distribución*: Residente del estado de Guerrero y del oeste de Oaxaca (Putla de Guerrero y Río Jalatengo; AOU, 1983).

e. *Historia natural*

Hábitat: Es una especie de la zona subtropical, que se presenta en áreas con condiciones de semiaridéz, en zonas abiertas, y en el borde y en los claros de los bosques.

Alimentación: Es una especie comedora de néctar, que presenta una lengua contráctil para tal fin (obs. pers.). Se cree que durante el invierno, cuando hay escasas de flores, podría complementar su dieta con insectos pequeños.

Reproducción: Su época de reproducción comprende los meses de septiembre a julio (datos del MZFC). Construyen un nido en forma de copa utilizando líquenes, hepáticas y musgos.

f. *Registros*

(i) México

Guerrero: El Descanso (Bosque de Lauráceas), 2 KM SO Puerto El Gallo, 1 Abril 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 2 Abril 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 2 Abril 1983 (MZFC); 14 KM S Puerto El Gallo, 1 Abril 1983 (MZFC); 14 KM S Puerto El Gallo, 1 Abril 1983 (MZFC); 14 KM S Puerto El Gallo, 1 Abril 1983 (MZFC); Retrocesos, 21 KM NE Paraíso, 26 Octubre 1983 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 26 Octubre 1983 (MZFC); La Golondrina, 13 KM NNE Paraíso, 27 Octubre 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 28 Octubre 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 28 Octubre 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 28 Octubre 1983 (MZFC); El Descanso (Bosque de Lauráceas), 2 KM SO Puerto El Gallo, 25 Noviembre 1983 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 26 Octubre 1983 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE

Paraíso, 2 Abril 1983 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 26 Octubre 1983 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 25 Marzo 1984 (MZFC); El Faisanal, 7.5 Km NNE Paraíso, 26 Marzo 1984 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 2 Diciembre 1984 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 2 Diciembre 1984 (MZFC); Omiltemi, Hortiguillas, 3 Febrero 1985 (MZFC); Nueva Delhi, 8.5 Km NNE Paraíso, 22 Febrero 1985 (MZFC); Omiltemi, Captación Potrerillos, 3 Junio 1985 (MZFC); Omiltemi, Capatación Potrerillos, 18 Octubre 1985 (MZFC); Omiltemi, Capatación Agua Fría, 20 Octubre 1985 (MZFC); Omiltemi, Hortiguillas, 15 Diciembre 1985 (MZFC); San Vicente 9 Mayo 1947 (LMZ); Omiltemi (SNMNH).

Oaxaca: Putla, Km 135 sobre la carretera Putla, 21 de Junio de 1965 (WFVZ); Putla, Km 135 sobre la carretera Putla, 22 de Junio de 1965 (WFVZ); Putla, Km 135 sobre la carretera Putla, 5 de Julio de 1965 (WFVZ).

4. *Eupherusa nigriventris* Lawrence 1868

Nombre común en inglés: Black bellied hummingbird.

Nombre común en español: Colibrí pechinegro.

Ejemplar tipo: *Eupherusa nigriventris* Lawrence, 1868, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 19 (1867), p. 232. (Costa Rica).

a. *Sinonimia*: *Callipharus nigriventris*, *Polytmus nigriventris*, *Thaumatias nigriventris*, *Elvira nigriventris*.

b. *Descripción*: Es un colibrí muy pequeño (largo total promedio = 78.21 mm), con las plumas secundarias y la base de algunas primarias de color canela o rojizo, con una terminación negra, las tres rectrices exteriores son blancas. El macho adulto presenta la frente, corona, cara y partes inferiores de color negro aterciopelado, las plumas internas de la cola y el crisum son blancas; la parte dorsal es verde bronceado, de color negruzco en las rectrices centrales. Las hembras son gris pálido en la parte ventral, con manchas verdes bronceadas lateralmente; ambos sexos presentan pico negro y las patas color carne oscuro (Stiles y Skutch, 1989). Los juveniles presentan la cabeza, cara, la parte de atrás del cuello y la rabadilla de color negro, con un tono más oscuro al final de las plumas; en los machos juveniles el negro es remplazado por un color bronce enegrecido más oscuro, pero no totalmente negro.

c. *Subespecies*: No tiene.

d. *Distribución*: Residente de Costa Rica, principalmente de las tierras altas centrales, y del oeste de Panamá, al este de Veraguas; es común sobre la ladera Caribeña (AOU, 1983). En Costa Rica y en el oeste de Panamá, es una especie Caribeña conocida principalmente de las tierras altas centrales, ahí se distribuye a lo largo de las laderas norte y este de la Cordillera Central y en los bordes de la región del altiplano; también se le localiza en las colinas y laderas de las partes montañosas de las provincias del Limón y Cartago, que suben a través del sector norteño de la Cordillera de Talamanca, a lo largo de la cual su distribución es continua dentro de Panamá (Slud, 1964).

e. *Historia natural*

Hábitat: Se le encuentra regularmente en las porciones muy húmedas de la zona subtropical y en los cinturones montañosos bajos, siempre en ambientes boscosos, aunque también se le ha detectado frecuentemente en los claros y bordes de las tierras altas. Usualmente se le observa en los estratos bajos del bosque, aunque también los encontramos sobre los árboles. Localmente es común encontrarla con *Lampornis hemileucurus*, el cual tiene la misma distribución (Slud, 1964).

Alimentación: Se alimenta de néctar, presentando una lengua contráctil para tal fin.

Reproducción: La reproducción ocurre de octubre a marzo, aunque algunas veces empieza a principios de agosto (Stiles y Skutch, 1989). Construyen un nido pequeño en forma de copa con partes de helechos y telarañas, escasamente decorado con pedazos pequeños de líquenes y musgo; el nido lo construyen a una altura de 2 a 4 metros, sobre los arbustos, frecuentemente se ve protegido por hojas grandes.

f. *Registros*

(i) Costa Rica

Costa Rica (SNMNH); La Hondura (SNMNH); Coliblanco (SNMNH); Guayabo (SNMNH); 481657 (AMNH); 481651 (AMNH); 57479 Volcán La Hondura (AMNH); 38579 (AMNH); 46977 (AMNH); 481653 La Hondura (AMNH); 36120 (FMNH); 73260 (FMNH); La Hondura, 22 Diciembre 1898 (LMZ); La Hondura, 17 Diciembre 1898 (LMZ); La Hondura, 20 Diciembre 1898 (LMZ); Carrillo, 26 Mayo 1905 (LMZ); La Hondura, 17 Diciembre 1898 (LMZ); Cariblanco de Sarapiquí, Septiembre 1899 (LMZ); Río Navarro, El Muñeco, 10 Mi S Cartago, 31 Enero 1933 (LMZ); Río Navarro, El Muñeco, 10 Mi S Cartago, 31 Enero 1933 (LMZ); Hacienda Orietta, Cartago Peralta, 24

Octubre 1927 (LACM); La Honduras, San José, 13 Marzo 1929 (LACM).

(ii) Panamá

Volcan Chiriquí (SNMNH); 481657 (AMNH); 481658 (AMNH); 481660 (AMNH); 38580, Veraguas (AMNH); 481659 (AMNH); 38578 Veraguas (AMNH); 481655 Veraguas (AMNH); 481656 Veragindes (AMNH); 38581 Veraguas (AMNH); 38582 Veraguas (AMNH); 24231 Veraguas (FMNH); 45527 Veraguas (FMNH); 49194 Veraguas (FMNH); 206913 (FMNH).

Género *Abeillia*

Diagnosis

Este género monotípico fue descrito por Bonaparte (1849) con el tipo *Abeillia typica*. La especie *A. abeillei* fue descrita por Delattre y Lesson en 1839, con el tipo *Ornismya abeillei*. Este género siempre se ha considerado monotípico y no han habido problemas para definir ni al género ni a la especie, aunque presenta varias sinonímias. Es un colibrí pequeño (largo total promedio = 73.73 mm) al que se considera cercanamente emparentado con el género *Klais* (Ridway, 1911), aunque su cola es relativamente más larga, más distintivamente emarginada o doblemente redondeada en el macho adulto; las últimas plumas tienen el pileum verde metálico, el mentón y la garganta son brillantes y de color verde esmeralda metálico. El pico es más corto que la cabeza y recto; el cúlmen está redondeado, excepto basalmente, donde se contrae por una pequeña inserción; el tomio es liso; la mandíbula tiene la ranura media lateral; el operculo nasal es moderadamente ancho y fuertemente convexo, solamente la porción interior está oculta por un penacho frontal, el cual se extiende anteriormente a la parte anterior del final del nostrilo. Los tarsos están emplumados, excepto en el lado posterior; los dedos anteriores son de la misma longitud, aunque el que está más afuera se observa aparentemente más corto. El ala es cuatro veces más larga que el cúlmen expuesto; las primarias más externas son más largas, y de forma normal. La cola del macho adulto es dos tercios más grande que el ala y es marcadamente emerginada, con las rectrices laterales cortas; la hembra adulta presenta la cola moderadamente redondeada, con las rectrices medias cortas; en ambos sexos las rectrices están redondeadas en su parte terminal.

Descripción de la especie

5. *Abeillia abeillei* (Delattre and Lesson 1839)

Nombre común en inglés: Emerald-chinned hummingbird.

Nombre común en español: Colibrí barbiesmeralda.

Ejemplar tipo: *Ornismya abeillei* Delattre and Lesson, 1839, Rev. Zool. [Paris], 2, p. 16. 16 (Jalapa, [Veracruz]).

a. *Sinonimia*: *M[ellisuga] abeillei*, [*Ramphonicron*] *abeillei*, [*Basilinna*]=*Baucis abeillei*, *Basilinna abeillei*, *B[aucis] abeillei*, *Baucis abeillei*.

b. *Descripción*: El macho adulto es de color verde y bronce metálico, incluyendo la parte media de las rectrices, el resto de la cola es negra, sin brillo con azul o bronce; las rectrices tienen el extremo gris pardoso y con la mitad basal de la parte externa bronce verdoso apagado, las remiges son púrpura oscuro; con una pequeña mancha postocular blanca; el mentón y la garganta son brillantes y de color verde esmeralda metálico; la parte baja de la garganta es negro aterciopelado, seguido de un verde bronce oscuro y pasando por un negro apagado sobre los cachetes, las partes bajas son gris oscuro y a veces se sobrelapan con el verde bronce metálico, excepto en el abdomen; las covertoras de la cola en la parte ventral son verde bronce metálico centralmente, pero marginadas con gris bronce; el pico es blanco apagado; los iris son cafés oscuro; las patas cafés. La hembra adulta es similar al macho, pero las rectrices laterales son distintivamente punteadas con un gris "cafesoso" pálido y las partes ventrales de un gris pálido, con manchas verde metálico o verde bronce a los lados.

c. *Subespecies*: No tiene.

d. *Distribución*: Sureste de México, en los estados de Veracruz (Jalapa, Córdoba, Orizaba), Oaxaca y Chiapas (Tumbalá); Guatemala (Cobán; Ciudad de Guatemala; Volcán del Fuego; Pié de la Cuesta, San Marcos; Tolimás, Sololá); norte de Nicaragua (Matagalpa).

e. *Historia natural*

Hábitat: Se le observa en el interior de los bosques y selvas, y raras veces en los bordes de éstos. Usualmente utiliza los estratos medios y el sotobosque.

Alimentación: Su alimentación consiste en néctar de las flores, aunque no existen reportes de preferencia por especies particulares de plantas.

Reproducción: Se reproduce de febrero a marzo. Construye un nido en forma de copa con vástagos de telarañas y otros materiales.

f. Registros

(i) México

Oaxaca: Moctum, 14 Septiembre 1941 (MLZ); Soyaltepec, 26 Diciembre 1943 (MLZ).

Chiapas: Cerro Brujo, Ocozocuautila, 13 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 31 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 19 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 14 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 11 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 6 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 11 Junio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 16 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 16 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 9 Junio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 13 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 13 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 17 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 20 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 21 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 21 Julio 1940 (MLZ); Santa Rosa, Comitán, 26 Julio 1937 (MLZ); Cacahoatan, 25 Mayo 1943 (MLZ); Volcán Tacana, 12 Mayo 1943 (MLZ); Tumbala, 28 Junio 1949 (MLZ); Socoltenango, 4 Septiembre 1942 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 29 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 9 Agosto 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 5 Julio 1940 (MLZ); Cerro Brujo, Ocozocuautila, 8 Agosto 1940 (MLZ).

(ii) Honduras

Catacamas, Olan, 21 Octubre 1937 (MLZ); Cerro Nieve de Santa Barbara, 10 Abril 1935 (MLZ); Cerro Nieve de Santa Barbara, 22 Abril 1935 (MLZ); San José de Santa Barbara, 7 Abril 1935 (MLZ); San José de Santa Barbara, 8 Abril 1935 (MLZ); San José de Santa Barbara, 8 Abril 1935 (MLZ).

El Género *Elvira*

Diagnosis

El género *Elvira* fue descrito por Mulsant y Verreaux (1865) con el tipo *Trochilus (Thaumatias) chionura* Gould. Es un género considerado cercanamente relacionado a *Eupherusa* (Ridgway, 1911), pero con la maxila totalmente lisa. También es referido como *Lawrencius* por Ridgway (1886) con el tipo *Eupherusa cupreiceps*. Son colibríes de tamaño pequeño, con el pico recto. El macho es verde metálico excepto por el color blanco en el centro del vientre; la cola es casi totalmente blanca, con las puntas color negro, con la parte central de las plumas verde bronceado. La hembra es dorsalmente verde metálico, mientras que el vientre lo presenta blanco con verde a los lados y flancos; la garganta algunas veces presenta unas motas verdes, la cola es similar a la del macho, pero con las puntas color blanco (Ridgely y Gwynne Jr., 1989). Presenta la maxila aserrada y no se sabe si roban néctar (Ornelas, 1994).

La distribución del género se restringe a centroamérica (desde Costa Rica hasta el oeste de Panamá), y desde que fue definido se le considera constituido por dos especies, *E. chionura* y *E. cupreiceps*. Estas dos especies son bastante diferentes en sus detalles estructurales y si no fuera por que *E. chionura* presenta las secundarias de color verde y oscuras, la cola emarginada y la ausencia del tomo aserrado, podría ser considerada dentro del género *Eupherusa*.

Descripción de las especies

6. *Elvira chionura* (Gould, 1851)

Nombre común en inglés: White-tailed emerald.

Nombre común en español: Esmeralda coliblanca.

Ejemplar tipo: *Trochilus (Thaumatias?) chionura* Gould, 1851, Proc. Zool. Soc. London (1850), p. 162. (Chiriquí cerca de David, provincia de Veragua, a una altitud desde 650 a 900 m [Chiriquí, Panamá]).

a. *Sinonimia*: *Trochilus (Thaumatias) chionura*, *Thaumatias chionurus*, [*Thaumatias*] *chionurus*, [*Thaumantias*] *chionura*, *Thaumantias chionurus*, [*Leucippus*] *chionurus*, *A[gyrtria] chionura*, *Elvira chionura*, *Eupherusa chionura*, [*Eupherusa*] *chionura*, [*Polytmus*] *chionurus*, *Elvira chionura*, [*Elvira*] *chionura*, *E[lvira chionura]*, *Eupherusa niveicauda*.

b. *Descripción*: Es un colibrí pequeño (largo total promedio = 79.42 mm). El macho adulto es color verde-bronce metálico; la parte superior de las coberteras y las rectrices de enmedio usualmente más bronceadas; tres de las rectrices externas (sobre cada lado) son blancas a lo ancho y cortadas

abruptamente de un color negro (pasando por un bronce apagado); las remiges son púrpura, las secundarias matizadas de castaño, el interior de éstas más o menos verde; el mentón, la garganta, los cachetes, el pecho (excepto en el medio), los lados y flancos son de un verde metálico brillante (más o menos verde amarillentos anteriormente), las plumas son gris pálido con blanco en la superficie y basalmente tienen gris negruzco; el abdomen, la línea media del pecho, la región anal y la parte baja de las covertoras de la cola son de color blanco, algunas veces la parte lateral corta de las covertoras de la cola tienen motas verde metálico; el pico es negro, la mandíbula basalmente es café; el iris es café oscuro; las patas son negruzcas. La hembra adulta es verde metálico brillante o verde bronceado en el dorso; las covertoras de la cola de arriba son grandes y cuatro de las rectrices de enmedio son color bronce; tres pares laterales de rectrices son blancas, la tercera esta muy ensanchada y moteada con negro, en la cuarta y quinta cruza una banda subterminal negra y moteada; las remiges son negruzcas, desvaneciéndose el brillo con púrpura; el mentón, la garganta y la línea media de los cachetes y pecho, el abdomen, los flancos, la región anal y la parte baja de las covertoras de la cola son de color blanco; algunas veces la parte baja de la garganta y los cachetes están punteados con un verde metálico; el resto de las partes bajas son verde esmeralda metálico, las plumas en la superficie son grisáceas; el pico es negruzco; la mandíbula basalmente es pálida; el iris es café oscuro; las patas son cafés.

c. *Subespecies*: No tiene.

d. *Distribución*: Residente de las partes altas del suroeste de Costa Rica (norte de las montañas de Dota) y el oeste de Panamá (Chiriquí, Veraguas y este de Coclé) (AOU, 1983).

e. *Historia natural*

Hábitat: Frecuentemente se le observa en los bosques húmedos de montaña, en zonas semiabiertas, y en los jardines de las casas que se encuentran en los bosques. Al macho es fácil observarlo en el dosel y a las hembras en el sotobosque.

Alimentación: Son visitantes regulares de las flores de árboles (p. ej. *Symphonia*, *Inga* y *Quararibea*), epífitas (p. ej. *Clusia*, familia Ericaceae), arbustos (p. ej. *Palicourea* y *Stachytarpheta*) y en plátanos.

Reproducción: Probablemente se reproduce entre junio y noviembre, aunque no hay datos precisos. Los nidos no están descritos para esta especie, aunque se infiere que construye un nido en forma de copa utilizando hojas de árboles y helechos arborecentes, decorados con musgos y líquenes.

f. Registros

(i) Costa Rica

Santa María de Dota (SNMNH); Laguna Santa María de Dota (SNMNH).

(ii) Panamá

Volcan Chiriqui (SNMNH); Panamá (SNMNH); Panamá (SNMNH); Boquete (SNMNH); Boquete (SNMNH); Veragua (SNMNH); Santa Clara, Chiriqui (SNMNH); Santa Clara, Chiriqui (SNMNH); Santa Clara, Chiriqui (SNMNH); Santa Clara, Chiriqui (SNMNH); Palo Santo, El Volcán Chiriqui (SNMNH).

7. *Elvira cupreiceps* (Lawrence, 1867)

Nombre común en inglés: Coppery-headed emerald.

Nombre común en español: Esmeralda de coronilla cobriza.

Ejemplar tipo: *Eupherusa cupreiceps* Lawrence, 1867, Ann. Lyc. Nat. Hist. N.Y., 8, p. 348. (Barranca, Costa Rica).

a. Sinonimia: *Eupherusa cupreiceps*, *E[lvira] cupreiceps*, [*Elvira*] *cupreiceps*, [*Polytmus*] *cupreiceps*, [*Thaumatias*] *cupreiceps*, *Thaumatias cupreicpes*, *Lawrencius cupreiceps*, [*Elvira*] *caeruleiceps*.

b. Descripción: Es un colibrí muy pequeño (largo total promedio = 76.8 mm). Similar a *E. chionura*, pero el pico está marcadamente decurvado y el macho adulto tiene las parte de arriba de las covertedoras de la cola color bronce brillante; el pileum y las rectrices medias son de color bronce cobrizo en lugar de verde, no presenta blanco en el abdomen y las rectrices laterales están moteadas con gris claro en vez de negro. El macho adulto tiene el pileum bronce cobrizo oscuro; la parte trasera del cuello negro, las escapulas, la rabadilla y las covertedoras de las alas son verde-bronce; la parte superior de las covertedoras de la cola es de color bronce cobrizo brillante; la parte media de las rectrices es color bronce (mucho menos cobrizo que la parte superior de las covertedoras de la cola); cuatro de las rectrices externas (sobre cada lado) son blancas, las últimas tres con motas gris pálido, la cuarta moteada (más o menos abruptamente)

con negro; las remiges son café púrpura apagado, el interior de las secundarias verde-bronce; las partes ventrales son verde-amarillo metálico brillante; las partes inferiores de las covertedoras de la cola son blancas, la parte anal es blancuzca; la maxila es negra; la mandíbula en su parte terminal es de color pálido apagado; el iris es café oscuro, las patas café grisáceo. La hembra adulta presenta un verde metálico apagado en la parte dorsal (menos bronceado que en el macho adulto), en el pileum; la parte de arriba de las covertedoras y la parte media de las rectrices es bronce brillante; cuatro de las rectrices externas son blancas, la cuarta está moteada con negro; las remiges son como en el macho adulto; la parte ventral es gris blancuzca, los lados están más o menos moteados con verde metálico; las demás características son iguales a las del macho.

c. Subespecies: No tiene.

d. Distribución: Residente en las partes altas de Costa Rica, principalmente sobre la ladera caribeña de la Cordillera Central y en las cordilleras de Tilarán y Guanacaste (AOU, 1983).

e. Historia natural

Hábitat: Se les observa en los alrededores de los bosques húmedos de las tierras altas. A los machos frecuentemente se les encuentra en el dosel, aunque también se les observa junto con las hembras en todos los niveles de claros y áreas semiabiertas. Las hembras también se observan frecuentemente en el sotobosque.

Alimentación: Se alimentan del néctar de las flores; regularmente visitan a pequeñas influorescencias de árboles (p. ej. *Pithecellobium*, *Quararibea* y *Guarea*), epífitas (p. ej. *Clusia*, familia Ericaceae) y arbustos (especialmente *Besleria*).

Reproducción: Se reproducen entre octubre y marzo. Contruyen un nido en forma de copa con pedazos de hojas de plantas y de helechos arbóreos; en la parte externa lo decoran con musgo y pedazos de líquenes.

f. Registros

(i) Costa Rica

Costa Rica (SNMNH); Costa Rica (SNMNH); Costa Rica (SNMNH); El Naranjo (SNMNH); Sarapiquí (SNMNH); Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco

de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Cariblanco de Sarapiquí (SNMNH); Carrillo (SNMNH); Villa Quesada (SNMNH).

Género *Chalybura*

Diagnosis

El género *Chalybura* fue descrito por Reichenbach (1854) con el tipo *Agytria δ buffonii*. Posteriormente, Elliot (1879) lo designa *Trochilus buffonii*, y reconoce seis especies. Ridway (1911) reconoce cuatro especies (*Chalybura buffonii*, *Ch. caeruleogaster*, *Ch. urochrysia* y *Ch. isaurae*), con una distribución que va desde Nicaragua a Venezuela y Ecuador. La AOU (1983) reconoce dos especies, aunque aclara que, anteriormente, algunas poblaciones fueron reconocidas como diferentes especies. *Ch. buffonii* que es residente de Panamá y América del Sur, desde el este de Colombia hasta el centro de Venezuela y el suroeste de Ecuador. Las poblaciones del suroeste de Ecuador y el este de Colombia han sido reconocidas como distintas especies: una por Hartert en 1894 (*Ch. intermedia*) y otra por Gould en 1847 (*Ch. caeruleogaster*). Para *Ch. urochrysia*, que tiene una distribución que va desde el extremo este de Honduras hasta el sur de Colombia y el noroeste de Ecuador, se ha propuesto que las poblaciones de Honduras, Nicaragua y Costa Rica sean reconocidas como como *Ch. urochrysia*, mientras que las poblaciones que se distribuyen en el resto del rango sean consideradas otra especie, *Ch. melanorrhoea*; aunque también se reporta que las dos especies se entrecruzan en el noroeste de Panamá.

Las dos especies, *Chalybura buffonii* y *Ch. urochrysia*, son de tamaño grande, presentan el pico recto y largo. *Ch. buffonii* presenta el pico negro. El macho es verde metálico, con un conspicuo color blanco sedoso en la parte ventral de las plumas colectoras; la cola es blanca azulosa. La hembra es similar al macho pero más pequeña, con gris en el vientre y las plumas de la cola exteriores con la punta blanca (Ridgely y Gwynne Jr., 1989). Por su parte, *Ch. urochrysia* presenta la base de la mandíbula inferior de color rojo pálido a rosado; las patas son rojas o rosas, lo que permite distinguirlas fácilmente en el campo. El macho es verde bronceado en el dorso; la parte ventral es de color verde azuloso, presentando partes grises en esta parte del cuerpo; algunas poblaciones presentan la parte ventral verde. La hembra es similar al macho pero ventralmente es gris con verde a los lados; las colectoras de la cola son blancas (Ridgely y Gwynne Jr., 1989). Presentan ambos tomios aserrados, pero se desconoce si son especies robadoras de néctar (Ornelas, 1994).

Descripción de las especies

8. *Chalybura buffonii* (Lesson, 1832)

Nombre común en inglés: White-vented plumeleteer.

Nombre común en español: No existe.

Ejemplar tipo: *Trochilus buffonni* Lesson, 1832, Les Trochil., p. 31, pl. 5. (Brazil, error = región de Bogotá, Colombia).

a. *Sinonimia*: *Trochilus buffonii*, *P[olytmus] buffonii*, [*Polytmus*] *buffonii*, [*Lampornis*] *buffonii*, *Lampornis buffonii*, *Hypuroptila buffoni*, [*Agyrtria*] δ . *Chalybura buffonii*, [*Agyrtria*] *buffoni*, *C[halybura] buffoni*, [*Chalybura*] *buffoni*, *Chalybura[Lampornis] buffoni*, [*Polytmus*] *aeneicauda*.

b. *Descripción*: Es un colibrí grande (largo total promedio = 114.28 mm). El macho adulto tiene el dorso verde metálico encendido, ligeramente apagado sobre el pileum; la parte superior de las covertoras de la cola está más bronceada; las rectrices medias son bronce metálico, algunas veces blancuzcas; las rectrices (excepto las de enmedio) son de color negro azulado, usualmente el filo es más o menos ancho de color bronce hacia la base, algunas veces las barbas del próximo par de las de enmedio también pueden ser de color bronce; las remiges son de color café apagado, con una banda púrpura; el interior de las secundarias es verde metálico; la parte ventral es verde esmeralda metálico, las plumas basalmente presentan gris y cruza una barra blancuzca en la parte subterminal y marginadas con un gris pálido; el penacho del femoral, la región anal y la parte ventral de las covertoras de la cola son blancas; el pico es negro apagado; el iris es café oscuro; las patas son color marrón. La hembra adulta es similar al macho, pero las rectrices laterales están moteadas con gris pálido; las partes ventrales incluyendo el malar y las regiones suborbitales son de color gris pálido, usualmente con motas verde metálico, algunas veces éstas motas llegan a cubrir toda la superficie; el penacho del femoral, la región anal y la parte ventral de las covertoras son de color blanco como en el macho adulto.

c. *Subespecies*: *Ch. intermedia*, *Ch. caeruleogaster*.

d. *Distribución*: Residente de Panamá (desde el oeste de la provincia de Panamá, sobre la ladera pacífica, a la Zona del Canal, en las tierras bajas caribeñas en dirección este), y en América del Sur, desde el este de Colombia hasta la parte central de Venezuela (Miranda y Guárico) y sur del suroeste de Ecuador.

(SNMNH); Bogota (SNMNH); Bogota (SNMNH); Colombia (SNMNH); Lagwayna (SNMNH); N. Grenada (SNMNH); El Bosque Sierra Negra, Carreipia Guajira (SNMNH); Sierra Perija, Departamento Magdalena (SNMNH); Simiti, Departamento Bolivar (SNMNH); Simiti, Departamento Bolivar (SNMNH); Santander del Norte Guanalito (SNMNH); Santander del Norte Guanalito (SNMNH); El Conejo, Departamento Magdalena (SNMNH); El Conejo, Departamento Magdalena (SNMNH); El Conejo, Departamento Magdalena (SNMNH); Norosi, Departamento Bolivar (SNMNH); Finca Volador, Departamento Bolivar (SNMNH); Santa Marta (SNMNH); Santa Marta (SNMNH); Santa Marta (SNMNH); Santa Marta (SNMNH); Tierra Nueva, Departamento Magdalena (SNMNH); Santa Rosa, Departamento Bolivar (SNMNH); Santander del Norte, Rito Torra (SNMNH); Santander del Norte, Rito Torra (SNMNH); Los Gorros, Departamento Magdalena (SNMNH); La Cueva, Depto. Magdalena (SNMNH); Monte Elias, Departamento Magdalena (SNMNH);

(iii) Venezuela

San Julian (SNMNH); San Julian (SNMNH); La Guayra (SNMNH); La Guayra (SNMNH); Río Cumboto, Ocumane de la Costa (SNMNH); Puerto Cabello (SNMNH); Rancho, Guanitas (SNMNH); Venezuela (SNMNH); El Encanto Miranda (SNMNH); N. Grenada (SNMNH);

8. *Chalybura urochrysis* (Gould, 1861)

Nombre común en inglés: Bronze-tailed plumeleeter.

Nombre común en español: Colibrí patirrojo.

Ejemplar tipo: *Hypuroptila urochrysis* Gould, 1861, Monogr. Trochil., pt. 22, pl. [7] y texto. (En la vecindad de Panamá, error = oeste de Colombia).

(SNMNH); Río Jurubida (SNMNH); Río Nogui-Choco (SNMNH).

DISCUSIÓN

La publicación de monografías es escasa, probablemente debido a que la recopilación de la información es una tarea bastante complicada, aún en el caso de las aves, que son uno de los grupos de animales mejor conocidos. Por otra parte, las monografías son generalmente muy extensas, por lo que los gastos de su publicación son altos y solamente existen unas pocas revistas especializadas que las aceptan. Es muy desafortunado que no se promueva la realización de trabajos de tipo monográfico, ya que estos estudios son fundamentales para tener un conocimiento completo de la filogenia de los seres vivos. Este conocimiento, además de tener un profundo interés teórico (que es, de hecho, el que ha llevado a la realización de la presente monografía), es de gran importancia práctica para cuestiones relativas a la conservación de la biodiversidad y a la prospección biótica en busca de genes, biomoléculas y procesos bioquímicos de interés industrial.

Consideraciones taxonómicas

El género *Eupherusa* descrito por Gould (1857) ha tenido varios problemas en su definición como género desde su descripción (ver detalles en los antecedentes). Tanto Ridgway (1911) como Elliot (1879) separaron a *E. nigriventris* del género, incluyéndola en el género *Callipharus*, aún cuando había sido descrita como *E. nigriventris* por Lawrence (1868). La definición del grupo fue hecha con base en caracteres morfológicos, donde el parche rojizo de las plumas secundarias fue el carácter diagnóstico para el género. En general, ésta descripción concuerda bien con las medidas y caracteres que se utilizan para definir a las especies (Capítulo 2). Sin embargo, algunos caracteres biométricos no son de mucha utilidad para distinguir algunas de las especies, ya que al compararlas, y probablemente debido a la amplia distribución que presentan, la variación de los caracteres morfológicos se vuelve continua y no se observa (o tal vez no existe) una definición clara de las poblaciones entre ellas (Capítulo 2). Tal es el caso de *E. eximia*, la cual presenta una distribución que abarca desde el estado de Veracruz, en México, hasta el oeste de Panamá. Es posible que sus poblaciones hayan estado aisladas desde hace mucho tiempo y que la diferenciación alcanzada sea tal que tendríamos que catalogar a las distintas poblaciones como especies diferentes, tal como lo indican los análisis efectuados con las secuencias del ADN (Capítulo 4).

Eupherusa ha sido considerado un grupo monofilético y tradicionalmente se le ha relacionado con *Elvira* y *Chalybura*. La revisión de los especímenes demuestra que *Elvira* es morfológicamente muy parecido a *Eupherusa*, mientras que *Chalybura* es un género más distinto, ya que presenta una mayor longitud total. De acuerdo con su morfología, *Elvira chionura* tiene un parecido tan grande con *Eupherusa* (Capítulo 2) que podría ser considerada como parte de dicho género. Las especies del género *Eupherusa* presentan maxila aserrada, lo cual sugiere que probablemente son robadoras de néctar (Ornelas, 1994). Por su parte, dentro del género *Elvira* sólo *E. chionura* presenta una maxila aserrada incipiente, mientras que el género *Chalybura* carece de dicho atributo.

El género *Elvira* esta formado por dos especies y es bastante homogéneo desde el punto de vista morfológico (Capítulo 2); varios otros géneros de colibríes presentan dicha homogeneidad (entre ellos *Eupherusa*, *Elvira*, *Abeillia* y *Klais*).

Abeillia abeillei ha estado ligado filogenéticamente al género *Klais*, que también es monotípico, debido a que morfológicamente comparten varios caracteres. Debido a ésto último, en este estudio se incluyó *Abeillia*, ya que constituye un clado junto con *Eupherusa* y el grupo más cercano filogenéticamente a ellos es *Elvira*, siguiéndole *Chalybura*. Todo esto concuerda, aunque parcialmente, con las propuestas que tradicionalmente se han manejado, ya que el análisis de los datos provenientes de la secuenciación del ADN (Capítulo 4) demuestra que *A. abeillei* forma parte del clado de las especies de *Eupherusa*, por lo que será de gran interés secuenciar en el futuro a *Klais* para saber donde se ubica en la filogenia y poner a prueba la hipótesis de su relación con *A. abeillei*.

Consideraciones biogeográficas

La distribución de los géneros estudiados en el presente trabajo abarca principalmente desde México hasta Centroamérica, aunque el género *Chalybura* se distribuye hasta el norte de Ecuador y el centro de Venezuela. Este patrón de distribución Mesoamericano se repite en varios grupos de colibríes, por lo que Centroamérica ha sido propuesta como el centro de origen de varios de éstos géneros. En el caso de *Eupherusa*, el género focal de esta monografía, su distribución va desde México hasta el oeste de Panamá. En *E. eximia*, la especie que presenta la distribución más amplia, se pueden distinguir varias poblaciones con un cierto grado de diferenciación, lo cual ha llevado a discusiones acerca de la existencia de razas y subespecies.

La AOU (1983) sólo reconoce cuatro especies dentro del género *Eupherusa*, incluyendo a todas las poblaciones de *E. eximia* como una sola. Sin embargo, una comparación de las secuencias del ADN de las poblaciones de México y de Centroamérica demuestra que son distintas en un 10% (Capítulo 4);

tomando en cuenta que, por ejemplo, las dos subfamilias de colibríes son distintas en un 13%, éste 10% es una diferencia bastante considerable. La población de Centroamérica está más relacionada con *E. nigriventris*, la cual presenta una distribución restringida a Centroamérica. Por lo anterior, proponemos que el centro de origen del género *Eupherusa* se encuentra en Centroamérica y no en México, aunque en este país se presentan dos especies endémicas y parte de la distribución de *E. eximia*. Por desgracia, no se tuvieron disponibles los tejidos de individuos provenientes de poblaciones intermedias para el estudio de secuenciación del ADN (Capítulo 4); esta información permitiría aclarar como ocurrió la ampliación de la distribución y cuales podrían ser las barreras geográficas para éste género.

La distribución geográfica de las distintas especies de *Eupherusa* no se sobrepone (Mapa 1), lo que apoya la idea de que se trata de especies diferentes. Tal es el caso de *E. poliocerca*, la cual era considerada una subespecie de *E. eximia*. Sin embargo, estas dos especies se encuentran separadas geográficamente, ya que una se distribuye en la ladera oeste de México (*E. poliocerca*), mientras que la otra (*E. eximia*) se encuentra en la ladera este de México, presentando una distribución más sureña. Aunque podría haber ocurrido que *E. poliocerca* y *E. cyanophrys* fueran especies simpátricas, hoy en día esto no ocurre; algunos autores proponen que estas dos especies no están tan estrechamente relacionadas, aunque pertenecen al mismo género (Rowley y Orr, 1964).

La distribución de *Elvira* se restringe a Costa Rica y Panamá. *E. cupreiceps* es endémica de Costa Rica, mientras que *E. chionura* se distribuye en Costa Rica y el oeste de Panamá. Esta distribución tiene un componente histórico, ya que la historia geológica de centroamérica se centra en varios posibles orígenes, es decir que centroamérica surgió varias veces en el tiempo geológico, ya que hay registros que ésta parte del continente varias veces se hundió y volvió a surgir. Debido a esto, podríamos pensar que anteriormente estos colibríes podrían haber sido una sola población grande que se fue fragmentando, dando lugar, primero, a un proceso de especiación, y, segundo, con el paso del tiempo, a una diferenciación de los géneros (*i.e.* *Elvira* y *Eupherusa*).

Por su parte, los colibríes del género *Chalybura* tienen una distribución más amplia y, a juzgar por su morfología, se relacionan más con especies de colibríes sudamericanos.

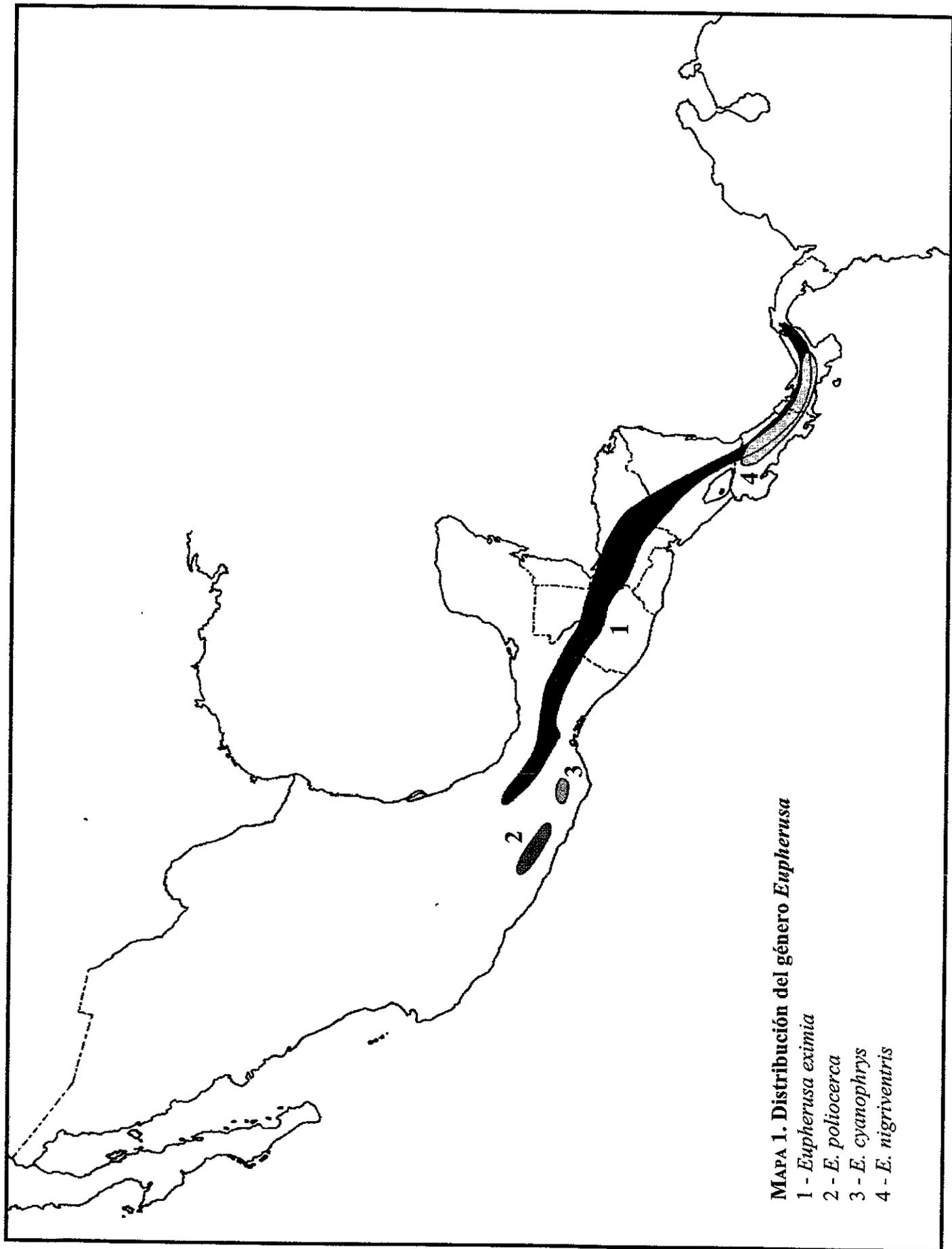
LITERATURA CITADA

- American Ornithologist's Union. 1983. *The AOU check-list of North American birds*. 6a. edición. A.O.U.
- Baldwin, S.P., H.C. Oberholser y L.G. Worley. 1931. Measurements of birds. *Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist.* **2**: 9-107.
- Blake, E.H. 1953. *Birds of Mexico*. Univ. of Chicago Press.
- Bleiweiss, R. 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds: a neotological perspective on the generation of diversity. In Moss, R.M. y W.D. Allmon (eds.), *Causes of evolution*, pp. 354-380. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1994. DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* **111**: 8-19.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Mol. Biol. Evol.* **14**: 325-343.
- Bleiweiss, R. 1998. Slow rate of molecular evolution in high-elevation hummingbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**: 612-616.
- Boucard, A. 1895. *Genera of hummingbirds*. Parry and Son, London.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London.
- Edwards, E.P. 1989. *A field guide to the birds of Mexico*. Pub. y dist. Ernest P. Edwards. Sweet Briar, VA 24595.
- Elliot, D.G. 1879. *A classification and synopsis of the Trochilidae*. Smithsonian contributions to knowledge 317. Washington, D.C.
- Feinsinger, P. y R.K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* **18**:779-795.
- Gerwin, J.A. y R.M. Zink. 1989. Phylogenetic patterns in the genus *Heliodoxa* (Aves: Trochilidae): an allozymic perspective. *Will. Bull.* **101**:525-705.
- Gould, J. 1861 (reimpreso en 1947). *A monograph of the Trochilidae or family of hummingbirds*. Vols. 1-5. Taylor y Francis, Londres.
- Hartert, E. 1900. Trochilidae, Reichenow, A. (ed.), In *Das Tierreich*, vol. 9. Deutsche Zoologische Gesellschaft, Berlin.
- Ornelas, J.F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds?. *Auk* **111**:703-710.
- Ornelas, J.F. 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Ciencias*, núm. 42: 38-47.

- Peter, J.L. 1945. *Check-list of birds of the world*. Vol. 5. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Peterson, R.T. y E.L. Chalif. 1989. *Aves de México*. Guía de Campo. Ed. Diana, México.
- Ridgway, R. 1911. The birds of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 50, pt. 5:xxii-1-859.
- Rowley, J.S. y R.T. Orr. 1964. A new hummingbird from southern Mexico. *Condor* 66:81-84.
- Schuchmann, K.L. 1987. The display of the Booted Racket-tailed Hummingbird *Ocreatus underwoodii*, with notes on the systematic position of the genus. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 107:20-22.
- Sibley, C.G. y Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Simon, E. 1921. *Histoire naturelle des Trochilidae (Synopsis et catalogue)*. Encyclopedie Roret, Paris.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. Distribution and Ecology. *Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist.* Vol. 128.
- Snow, D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In Forey PL (ed) (Greenwood PH, general ed), *The evolving biosphere. Chance, change, and challenge*, pp. 169-178. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1989. *A Guide to the birds of Costa Rica*. Comstock Pub. Assoc. Cornell University Press, N.Y..
- Zusi, R.L. 1985. A phylogenetic framework for the Trochilidae. Abstract No. 94, American Ornithologists Union Congress, Tempe, Arizona.
- Zusi, R.L. y G.D. Bentz. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 95:412-420.

Cuadro 1. Sinopsis de las propuestas de clasificación taxonómica del género *Eupherusa* (Trochilidae).

Autor(es) y año	Número de especies y subespecies que reconoce(n)
Gould, 1857	Reconoce tres especies: <i>Eupherusa eximia</i> (con dos subespecies), <i>E. egregia</i> y <i>E. poliocerca</i> .
Elliot, 1879	Separa <i>Eupherusa nigriventris</i> en un género aparte: <i>Callipharus</i> .
Ridway, 1911	<p><i>Eupherusa eximia</i>: SE de México (Veracruz y Oaxaca), Guatemala y Nicaragua.</p> <p><i>E. egregia</i>: Costa Rica y O de Panamá.</p> <p><i>E. poliocerca</i>: SO de México (Guerrero y extremo O de Oaxaca).</p> <p><i>Eupherusa (eximia) poliocerca</i>: SO de México, en los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca (Putla, Oaxaca).</p> <p><i>Callipharus nigriventris</i> Costa Rica y O de Panamá.</p>
Peters, 1945	<p><i>Eupherusa eximia nelsoni</i>, <i>E. e. eximia</i>, <i>E. e. egregia</i>: SE de México, desde Veracruz hasta el O de Panamá.</p> <p><i>Eupherusa nigriventris</i>: Costa Rica.</p>
Rowley y Orr, 1964	Describen la cuarta especie del género: <i>Eupherusa cyanophrys</i> .
AOU, 1983	<p>Reconoce cuatro especies:</p> <p><i>Eupherusa eximia</i> residente de la ladera E de México, incluyendo Puebla, Veracruz, NE de Oaxaca y Chiapas, también se localiza en Honduras, Guatemala, Belice, Nicaragua, Costa y Rica y O de Panamá.</p> <p><i>Eupherusa cyanophrys</i> endémica de la sierra de Miahuatlán, Oaxaca.</p> <p><i>Eupherusa poliocerca</i> residente de Guerrero y O de Oaxaca.</p> <p><i>Eupherusa nigriventris</i> residente en Costa Rica y O de Panamá.</p>



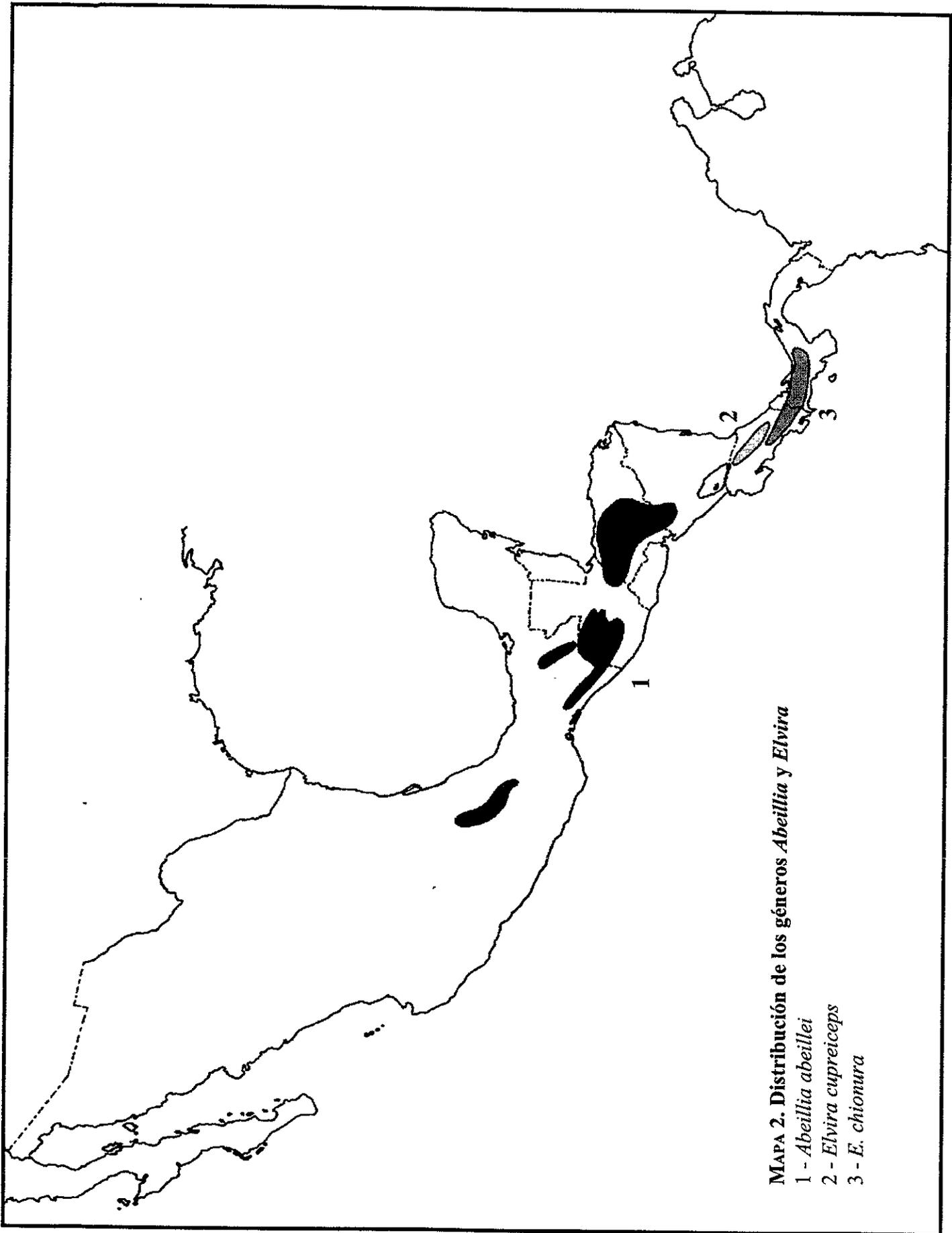
MAPA 1. Distribución del género *Eupherusa*

1 - *Eupherusa eximia*

2 - *E. poliocerca*

3 - *E. cyanophrys*

4 - *E. nigriventris*

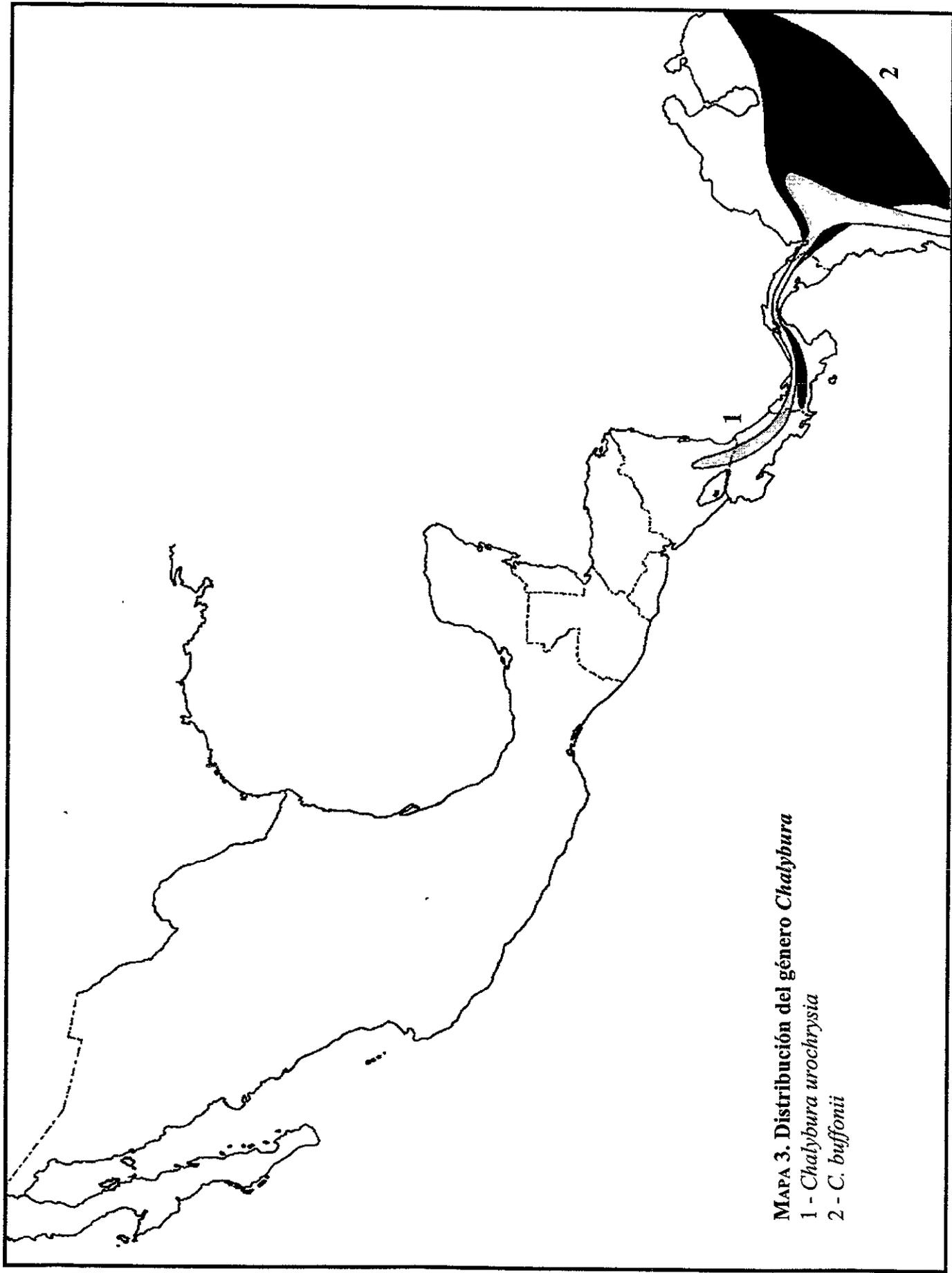


MAPA 2. Distribución de los géneros *Abeillia* y *Elvira*

1 - *Abeillia abeillei*

2 - *Elvira cupreiceps*

3 - *E. chionura*



MAPA 3. Distribución del género *Chalybura*
1 - *Chalybura urochrysis*
2 - *C. buffonii*

ANTECEDENTES SOBRE LA TAXONOMÍA DE LOS COLIBRÍES EN GENERAL Y DEL GÉNERO *EUPHERUSA* EN PARTICULAR

Los colibríes se encuentran incluidos dentro de la familia Trochilidae, perteneciente al orden Apodiformes. Esta familia está constituida por dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae), 110 géneros y aproximadamente 325 especies (Gerwin y Zink, 1989; Ornelas, 1996, indica que existen alrededor de 340 especies). Se han realizado numerosos trabajos con miembros de la familia Trochilidae, sin embargo, la mayoría de ellos han sido estudios de tipo ecológico y etológico (p. ej., Feinsinger y Colwell, 1978; Snow, 1981; Stiles y Skutch, 1989; Bleiweiss, 1990; Ornelas, 1994, 1996), por lo que la literatura referente a la sistemática del grupo es relativamente escasa (ver abajo). Sin embargo, en algunos trabajos ecológicos y de comportamiento se reportan notas sobre la posición sistemática de algunas especies (p. ej. *Ocratus underwoodii*; Schuchmann, 1987). Aunque los trabajos taxonómicos sobre este grupo son pocos, el número de investigadores interesados en dilucidar las relaciones filogenéticas de los colibríes parece estar aumentando, a juzgar por el hecho de que en los últimos años se han publicado varios trabajos sobre el tema (Schuchmann, 1987; Zusi y Bentz, 1982; Zusi, 1985; Gerwin y Zink, 1989; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997; Bleiweiss, 1998).

Las clasificaciones de la familia Trochilidae están basadas en su mayoría en características de su morfología externa, tales como el pico y plumaje, las cuales han sido utilizadas desde finales del siglo XIX (Gould, 1857; Elliot, 1897; Boucard, 1895; Hartert, 1900; Ridgway, 1911; Simon, 1921; Peters, 1945). Dichas clasificaciones también han incluido caracteres etológicos, por ejemplo de conducta de forrajeo (Feinsinger y Colwell, 1978). Estudios más recientes utilizan características de la morfología interna. Zusi y Bentz (1982), en un trabajo a nivel de familias, analizan la variación anatómica en un músculo de los vencejos y colibríes y discuten sus implicaciones sistemáticas. Posteriormente, Zusi presentó en el congreso de 1985 de la *American Ornithologist's Union* (AOU), un esquema filogenético de la familia Trochilidae basado en un análisis de la musculatura y el esqueleto. Trabajos más recientes utilizan datos moleculares, como en el caso del trabajo de Gerwin y Zink (1989), quienes analizaron las relaciones filogenéticas del género *Heliodoxa* con referencia a

algunas especies de géneros relacionados (*Polyplancta aurescens*, *Urosticte benjamini* y *Schistes geoffroyi*) utilizando aloenzimas.

En la actualidad existe consenso acerca del origen monofilético de la familia Trochilidae, así como de la existencia de dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae) (Ridway, 1911; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997). Sin embargo, a nivel de los géneros las relaciones filogenéticas no han sido bien establecidas. Sibley y Ahlquist (1990), utilizando la técnica de hibridización del ADN, proponen el superorden Apodimorphae, el cual contiene los ordenes Apodiformes y Trochiliformes, el primero incluye a todos los vencejos, mientras que el segundo está formado por los colibríes; la diferencia principal entre ésta clasificación y la clasificación tradicional es que eleva las familias a nivel de orden. En trabajos posteriores, Bleiweiss *et al.* (1994, 1997), utilizaron la misma técnica de hibridización del ADN para determinar la estructura filogenética de los colibríes "a gran escala"; sus resultados apoyan la monofilia de las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae). Además, en el trabajo publicado en 1997, Bleiweiss y colaboradores proponen seis clados evolutivos en colibríes y señalan que en muchos casos la divergencia morfológica no concuerda con la divergencia genética, ya que algunos géneros que morfológicamente son similares presentan una distancia genética parecida a géneros que son morfológicamente distintos (Bleiweiss *et al.*, 1997). Posteriormente, Bleiweiss (1998), utilizando nuevamente datos de hibridización del ADN de 26 especies de colibríes, encontró una relación negativa entre la altitud en la que habitan las especies y la tasa de evolución molecular que resulta difícil de explicar.

El género *Eupherusa*, tema principal de este trabajo, fue descrito por Gould en 1861. El reconocimiento del género ha estado bajo discusión desde que Gould lo describió. Parte de la discusión se debe a que los caracteres morfológicos parecen no ser suficientes para delimitar a las especies y al género mismo. El género *Eupherusa* está constituido por colibríes pequeños (longitud total 90-95 mm); de pico recto y tan grande como la cabeza; con tomio maxilar serrado terminalmente; con el opérculo nasal frecuentemente disminuído; con una cola que es más de la mitad de larga que el ala, redondeada, con rectrices anchas secundarias leonadas, y con rectrices laterales principalmente blancas (al menos en el interior); los machos adultos son de color verde metálico brillante por debajo, con las coberteras de

la cola de abajo blancas; las hembras son gris pálido o grisáceas por debajo; las plumas secundarias son de color rojizo y usualmente terminan en un color verde u oscuro. El género presenta algunos caracteres consistentes, como el parche rojizo en el ala, que corresponde a las plumas covertoras secundarias, que se presenta en todas las especies, por lo que se puede pensar que se trata de un grupo monofilético. Sin embargo, un análisis reciente en el que utilizamos datos moleculares (Capítulo 4) no apoya esta conclusión. No existe mucha información publicada acerca de la biología de este género (ver revisión en el Capítulo 1).

Gould (1861) definió al género *Eupherusa* e incluyó dentro de él a tres especies: *E. eximia* (con dos subespecies), *E. egregia* y *E. poliocerca*, a las cuales caracterizó con base en caracteres morfológicos externos y patrones de coloración. En 1964 Rowley y Orr describen la cuarta especie dentro del género, *E. cyanophrys*, y además proponen que, aunque *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* se encuentran en simpatria, están poco relacionadas. *E. cyanophrys* presenta un carácter distintivo de la especie con respecto al género, ya que es la única que presenta una corona de color azul o violeta. Para la AOU (1983), el género *Eupherusa* está compuesto por cuatro especies de distribución Mesoamericana: *E. eximia*, residente de la ladera este de México en los estados de Puebla, Veracruz, noreste de Oaxaca y Chiapas, también se localiza en Honduras, Guatemala, Belice, Nicaragua, Costa Rica y oeste de Panamá; *E. cyanophrys*, especie endémica de la Sierra de Miahuatlán, en el estado de Oaxaca; *E. poliocerca*, residente de Guerrero y el oeste de Oaxaca; y *E. nigriventris*, residente de Costa Rica y el oeste de Panamá. La AOU (1983) señala que las relaciones entre *E. eximia*, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* son inciertas, indicando que éstas tres especies son, probablemente, aloespecies de una misma superespecie.

Aunque la AOU (1983) reconoce como una sola especie a todas las poblaciones de *E. eximia*, una comparación de las secuencias del ADN de las poblaciones de México y de Centroamérica demuestra que por lo menos son distintas en un 10% (Capítulo 4); tomando en cuenta que, por ejemplo, las dos subfamilias de colibríes son distintas en un 13%, éste 10% es una diferencia bastante considerable. Ésto concuerda con el hecho de que a simple vista se percibieron diferencias entre los ejemplares de ambas zonas (B. Hernández, observación personal). Rowley y Orr (1964) propusieron a

los géneros *Elvira* y *Chalybura* como grupos hermanos de *Eupherusa*. Al igual que *Eupherusa*, algunas especies de estos géneros presentan el tomio aserrado y bajo las plumas colectoras presentan un grupo de plumas pequeñas. Por otro lado, a partir del estudio molecular descrito en el Capítulo 4, se encontró que el género *Abeillia* también está cercanamente relacionado con *Eupherusa*.

OBJETIVOS

1. Determinar los patrones de variación morfológica en las especies del género *Eupherusa* y de las especies de los tres géneros considerados más cercanamente emparentados con él (*Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira*).
2. Determinar, con base en caracteres morfológicos, el grado de similitud fenética de las especies del género *Eupherusa* y de sus supuestos géneros afines.
3. Determinar, con base en caracteres morfológicos, el grado de similitud fenética de las poblaciones de *Eupherusa eximia* de México y de Centroamérica.

MATERIAL Y MÉTODO

Se estudiaron todas las especies descritas de los géneros *Eupherusa* (cuatro especies; se consideraron por separado las poblaciones de *E. eximia* de México y Centro América, debido a las diferencias que se percibieron a simple vista entre los ejemplares), *Chalybura* (dos especies), *Elvira* (dos especies) y *Abeillia* (una especie); estas especies se enlistan a continuación:

1. <i>Eupherusa eximia</i>	4. <i>E. nigriventris</i>	7. <i>Elvira chionura</i>
2. <i>E. cyanophrys</i>	5. <i>Chalybura buffonii</i>	8. <i>E. cupreiceps</i>
3. <i>E. poliocerca</i>	6. <i>C. urochrysia</i>	9. <i>Abeillia abeilliei</i>

naturalistas y, posteriormente, los taxónomos (p. ej. en los ejemplares de museo no es posible contar con características etológicas que pudieran ser de utilidad taxonómica), sean, al menos parcialmente, responsables de la preponderancia de la morfología en la taxonomía de animales.

En el caso específico de la taxonomía de aves, varios autores han sugerido que los caracteres del esqueleto y la morfología interna podrían ser mejores para estudios taxonómicos debido a que pueden estar menos expuestos a las presiones selectivas del medio (y, por lo tanto, podrían tener una menor probabilidad de presentar convergencias) (Zusi y Bentz, 1982; Zusi, 1985). Otros autores han sugerido que otro tipo de características podrían brindar información acerca de las relaciones entre los diferentes grupos de aves; entre estas características se han mencionado algunos aspectos de las vocalizaciones, de la fisiología, el comportamiento de forrajeo, los sitios de anidación y los sistemas sociales (e.g. Lanyon, 1969; Ricklefs, 1980; Ralls y Harvey, 1985). En tiempos relativamente recientes, el desarrollo de las técnicas moleculares (análisis de isoenzimas, hibridización y secuenciación del ADN, etc.) y su aplicación a los estudios taxonómicos puso a disposición de los taxónomos una enorme cantidad de datos (Hillis *et al.*, 1996).

En la actualidad, los taxónomos deben examinar todos los caracteres disponibles con el fin de llegar a clasificaciones filogenéticas mejor sustentadas (aunque la importancia relativa de diferentes tipos de datos y la manera de combinarlos al realizar los análisis siguen siendo tema de controversia; Huelsenbeck *et al.*, 1996). En otras palabras, a pesar del auge de los estudios que emplean datos moleculares, se sigue considerando a la morfología comparada como una de las fuentes de información fundamentales para el estudio de la diversificación de los seres vivos.

En este capítulo presento un análisis estadístico de los datos morfológicos de las especies del género de colibríes *Eupherusa* y géneros afines, cuyos objetivos son determinar los patrones de variación morfológica en las especies del género *Eupherusa* y de los géneros que son considerados más cercanamente emparentados, así como el grado de similitud fenética entre las especies del género *Eupherusa* y de sus géneros más cercanos.

ANTECEDENTES SOBRE LA TAXONOMÍA DE LOS COLIBRÍES EN GENERAL Y DEL GÉNERO *EUPHERUSA* EN PARTICULAR

Los colibríes se encuentran incluidos dentro de la familia Trochilidae, perteneciente al orden Apodiformes. Esta familia está constituida por dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae), 110 géneros y aproximadamente 325 especies (Gerwin y Zink, 1989; Ornelas, 1996, indica que existen alrededor de 340 especies). Se han realizado numerosos trabajos con miembros de la familia Trochilidae, sin embargo, la mayoría de ellos han sido estudios de tipo ecológico y etológico (p. ej., Feinsinger y Colwell, 1978; Snow, 1981; Stiles y Skutch, 1989; Bleiweiss, 1990; Ornelas, 1994, 1996), por lo que la literatura referente a la sistemática del grupo es relativamente escasa (ver abajo). Sin embargo, en algunos trabajos ecológicos y de comportamiento se reportan notas sobre la posición sistemática de algunas especies (p. ej. *Ocratus underwoodii*; Schuchmann, 1987). Aunque los trabajos taxonómicos sobre este grupo son pocos, el número de investigadores interesados en dilucidar las relaciones filogenéticas de los colibríes parece estar aumentando, a juzgar por el hecho de que en los últimos años se han publicado varios trabajos sobre el tema (Schuchmann, 1987; Zusi y Bentz, 1982; Zusi, 1985; Gerwin y Zink, 1989; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997; Bleiweiss, 1998).

Las clasificaciones de la familia Trochilidae están basadas en su mayoría en características de su morfología externa, tales como el pico y plumaje, las cuales han sido utilizadas desde finales del siglo XIX (Gould, 1857; Elliot, 1897; Boucard, 1895; Hartert, 1900; Ridgway, 1911; Simon, 1921; Peters, 1945). Dichas clasificaciones también han incluido caracteres etológicos, por ejemplo de conducta de forrajeo (Feinsinger y Colwell, 1978). Estudios más recientes utilizan características de la morfología interna. Zusi y Bentz (1982), en un trabajo a nivel de familias, analizan la variación anatómica en un músculo de los vencejos y colibríes y discuten sus implicaciones sistemáticas. Posteriormente, Zusi presentó en el congreso de 1985 de la *American Ornithologist's Union* (AOU), un esquema filogenético de la familia Trochilidae basado en un análisis de la musculatura y el esqueleto. Trabajos más recientes utilizan datos moleculares, como en el caso del trabajo de Gerwin y Zink (1989), quienes analizaron las relaciones filogenéticas del género *Heliodoxa* con referencia a

algunas especies de géneros relacionados (*Polyplancta aurescens*, *Urosticte benjamini* y *Schistes geoffroyi*) utilizando aloenzimas.

En la actualidad existe consenso acerca del origen monofilético de la familia Trochilidae, así como de la existencia de dos subfamilias (Phaethornithinae y Trochilinae) (Ridway, 1911; Sibley y Ahlquist, 1990; Bleiweiss *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1997). Sin embargo, a nivel de los géneros las relaciones filogenéticas no han sido bien establecidas. Sibley y Ahlquist (1990), utilizando la técnica de hibridización del ADN, proponen el superorden Apodimorphae, el cual contiene los ordenes Apodiformes y Trochiliformes, el primero incluye a todos los vencejos, mientras que el segundo está formado por los colibríes; la diferencia principal entre ésta clasificación y la clasificación tradicional es que eleva las familias a nivel de orden. En trabajos posteriores, Bleiweiss *et al.* (1994, 1997), utilizaron la misma técnica de hibridización del ADN para determinar la estructura filogenética de los colibríes "a gran escala"; sus resultados apoyan la monofilia de las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae). Además, en el trabajo publicado en 1997, Bleiweiss y colaboradores proponen seis clados evolutivos en colibríes y señalan que en muchos casos la divergencia morfológica no concuerda con la divergencia genética, ya que algunos géneros que morfológicamente son similares presentan una distancia genética parecida a géneros que son morfológicamente distintos (Bleiweiss *et al.*, 1997). Posteriormente, Bleiweiss (1998), utilizando nuevamente datos de hibridización del ADN de 26 especies de colibríes, encontró una relación negativa entre la altitud en la que habitan las especies y la tasa de evolución molecular que resulta difícil de explicar.

El género *Eupherusa*, tema principal de este trabajo, fue descrito por Gould en 1861. El reconocimiento del género ha estado bajo discusión desde que Gould lo describió. Parte de la discusión se debe a que los caracteres morfológicos parecen no ser suficientes para delimitar a las especies y al género mismo. El género *Eupherusa* está constituido por colibríes pequeños (longitud total 90-95 mm); de pico recto y tan grande como la cabeza; con tomio maxilar serrado terminalmente; con el opérculo nasal frecuentemente disminuído; con una cola que es más de la mitad de larga que el ala, redondeada, con rectrices anchas secundarias leonadas, y con rectrices laterales principalmente blancas (al menos en el interior); los machos adultos son de color verde metálico brillante por debajo, con las coberteras de

la cola de abajo blancas; las hembras son gris pálido o grisáceas por debajo; las plumas secundarias son de color rojizo y usualmente terminan en un color verde u oscuro. El género presenta algunos caracteres consistentes, como el parche rojizo en el ala, que corresponde a las plumas covertedoras secundarias, que se presenta en todas las especies, por lo que se puede pensar que se trata de un grupo monofilético. Sin embargo, un análisis reciente en el que utilizamos datos moleculares (Capítulo 4) no apoya esta conclusión. No existe mucha información publicada acerca de la biología de este género (ver revisión en el Capítulo 1).

Goold (1861) definió al género *Eupherusa* e incluyó dentro de él a tres especies: *E. eximia* (con dos subespecies), *E. egregia* y *E. poliocerca*, a las cuales caracterizó con base en caracteres morfológicos externos y patrones de coloración. En 1964 Rowley y Orr describen la cuarta especie dentro del género, *E. cyanophrys*, y además proponen que, aunque *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* se encuentran en simpatría, están poco relacionadas. *E. cyanophrys* presenta un carácter distintivo de la especie con respecto al género, ya que es la única que presenta una corona de color azul o violeta. Para la AOU (1983), el género *Eupherusa* está compuesto por cuatro especies de distribución Mesoamericana: *E. eximia*, residente de la ladera este de México en los estados de Puebla, Veracruz, noreste de Oaxaca y Chiapas, también se localiza en Honduras, Guatemala, Belice, Nicaragua, Costa Rica y oeste de Panamá; *E. cyanophrys*, especie endémica de la Sierra de Miahuatlán, en el estado de Oaxaca; *E. poliocerca*, residente de Guerrero y el oeste de Oaxaca; y *E. nigriventris*, residente de Costa Rica y el oeste de Panamá. La AOU (1983) señala que las relaciones entre *E. eximia*, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* son inciertas, indicando que éstas tres especies son, probablemente, aloespecies de una misma superespecie.

Aunque la AOU (1983) reconoce como una sola especie a todas las poblaciones de *E. eximia*, una comparación de las secuencias del ADN de las poblaciones de México y de Centroamérica demuestra que por lo menos son distintas en un 10% (Capítulo 4); tomando en cuenta que, por ejemplo, las dos subfamilias de colibríes son distintas en un 13%, éste 10% es una diferencia bastante considerable. Ésto concuerda con el hecho de que a simple vista se percibieron diferencias entre los ejemplares de ambas zonas (B. Hernández, observación personal). Rowley y Orr (1964) propusieron a

los géneros *Elvira* y *Chalybura* como grupos hermanos de *Eupherusa*. Al igual que *Eupherusa*, algunas especies de estos géneros presentan el tomio aserrado y bajo las plumas covertedoras presentan un grupo de plumas pequeñas. Por otro lado, a partir del estudio molecular descrito en el Capítulo 4, se encontró que el género *Abeillia* también está cercanamente relacionado con *Eupherusa*.

OBJETIVOS

1. Determinar los patrones de variación morfológica en las especies del género *Eupherusa* y de las especies de los tres géneros considerados más cercanamente emparentados con él (*Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira*).
2. Determinar, con base en caracteres morfológicos, el grado de similitud fenética de las especies del género *Eupherusa* y de sus supuestos géneros afines.
3. Determinar, con base en caracteres morfológicos, el grado de similitud fenética de las poblaciones de *Eupherusa eximia* de México y de Centroamérica.

MATERIAL Y MÉTODO

Se estudiaron todas las especies descritas de los géneros *Eupherusa* (cuatro especies; se consideraron por separado las poblaciones de *E. eximia* de México y Centro América, debido a las diferencias que se percibieron a simple vista entre los ejemplares), *Chalybura* (dos especies), *Elvira* (dos especies) y *Abeillia* (una especie); estas especies se enlistan a continuación:

1. <i>Eupherusa eximia</i>	4. <i>E. nigriventris</i>	7. <i>Elvira chionura</i>
2. <i>E. cyanophrys</i>	5. <i>Chalybura buffonii</i>	8. <i>E. cupreiceps</i>
3. <i>E. poliocerca</i>	6. <i>C. urochrysis</i>	9. <i>Abeillia abeilliei</i>

Se revisaron los ejemplares de las colecciones más importantes de aves mexicanas, tanto nacionales como estadounidenses (American Museum of Natural History, Nueva York, E.U.; Bell Museum of Natural History, Saint Paul, Minnesota, E.U.; California Academy of Sciences, San Francisco, E.U.; Field Museum of Natural History, Chicago, E.U.; Instituto de Biología, UNAM, D.F., México; Los Angeles County Museum, Los Angeles, E.U.; Louisiana State University Museum of Zoology, E.U.; Moore Laboratory of Comparative Zoology, Harvard, E.U.; Museo de Zoología, UNAM, D.F., México; United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington D.C., E.U.; y Western Foundation of Vertebrate Zoology, Los Angeles, E.U.).

A los ejemplares revisados, los cuales están preservados en forma de piel, se les tomaron ocho medidas externas convencionales en estudios de morfología de aves (Baldwin *et al.*, 1931). Todas las medidas se tomaron con un vernier digital con una precisión de 0.01 mm y se expresan en milímetros. Tres medidas corresponden al pico y fueron tomadas a la altura del nostrilo: largo del pico (LP), altura del pico (AP), y ancho del pico (ANP). La longitud de la cola (LC) se midió desde su inicio y hasta la punta de la pluma más larga. La longitud del crisum (CRI) fue medida desde el inicio de éstas plumas hasta la pluma más larga. En seis de las nueve especies (*E. eximia*, *E. cyanophrys*, *E. poliocerca*, *E. cupreiceps*, *C. buffonii* y *C. urochrysis*), la parte ventral de la tercera rectriz está dividida en dos partes de distinto color, una parte más próxima al cuerpo y otra parte distal al mismo; en las otras tres especies (*E. nigriventris*, *A. abeillei* y *E. chionura*) la parte ventral de la tercera rectriz es de un solo color. Para este trabajo se midió la longitud de la porción distal de la tercera rectriz (REC) en las seis primeras especies. Se considera que para comparaciones interespecíficas de tamaño en aves la mejor medida es la longitud del ala (Lanyon, 1960; Selander y Johnston, 1967), así como el peso de la grasa corporal (Calhoun, 1947), sin embargo esta última no se puede evaluar en ejemplares de museo. En algunas especies existen otras medidas, como la longitud de la cola y el tamaño del tarso, que también son buenos indicadores del tamaño del cuerpo. Como medidas indicadoras del tamaño de los colibríes se tomaron la cuerda alar y el largo total del cuerpo. La longitud de la cuerda alar (CA) se tomó desde la base del ala hasta la punta de la pluma más larga. La longitud total (LT) fue medida desde la punta del pico hasta la punta de la pluma más larga de la cola. Debido al deterioro de algunos ejemplares, no

Chalybura; blancas con la punta negra en *Abeillia* y *Elvira*, así como en *E. nigriventris*; y blancas con la parte externa de la punta de color negro en *E. eximia*, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca*. Las plumas secundarias (SEC) son de color marrón en los géneros *Abeillia*, *Elvira* y *Chalybura*, mientras que en *Eupherusa* son rojas.

Por lo tanto, los géneros *Abeillia* y *Elvira* no pueden distinguirse entre sí con los colores que se registraron (aunque, como se verá posteriormente, presentan claras diferencias de tamaño). El género *Chalybura* se distingue de todos los demás por tener la parte ventral de las plumas de la cola de color negro; mientras que las dos especies de este género se distinguen entre sí por el color del crisum (Cuadro 1). El género *Eupherusa* se distingue de los demás por presentar las plumas secundarias de color rojo (en el campo éstas se observan como un parche rojizo en el ala). *E. eximia* y *E. poliocerca* no pueden distinguirse entre sí con los colores que se registraron, razón por la cual Peters (1945) consideró a la segunda como subespecie de la primera. *E. cyanophrys* se distingue de las demás especies del género por tener la corona azul, mientras que *E. nigriventris* es la especie más diferente dentro del género, ya que es la única que presenta la espalda verde-amarillenta, la corona negra y la parte ventral de las plumas de la cola de color blanco con la punta negra.

2. Caracteres merísticos

(a) Patrón de distribución de los caracteres merísticos

Las pruebas de Kolmogorov-Smirnov mostraron que la gran mayoría de las características medidas en cada una de las especies se distribuyeron normalmente ($p > .05$). Las únicas excepciones fueron la CA de *E. eximia* ($d = .095$, $p < .05$), cuando se consideraron las poblaciones de México y Centroamérica conjuntamente; sin embargo, al ser consideradas cada una por separado, sus distribuciones fueron normales. Las otras excepciones fueron la CA y la LT de *C. buffoni* ($d = .12$, $p < .05$, en ambos casos).

Debido a que la gran mayoría de las características se distribuyeron normalmente y a que los tamaños de muestra fueron relativamente grandes ($n > 30$) en la mayoría de los casos (ver Cuadro 3), solamente se utilizaron pruebas estadísticas paramétricas.

(b) *Correlaciones entre las características*

En el Cuadro 2 se presenta la matriz de correlaciones entre las variables morfológicas de cada una de las especies. El 40.6% (114/281) de las correlaciones fueron significativas. La mayoría de las correlaciones significativas fueron positivas (83.3%; 95/114). La única correlación negativa que se repitió entre especies fue LP vs. LC que fue significativa en *E. cyanophrys*, *E. poliocerca*, *E. chionura* y *C. urochrysa*. Las otras correlaciones negativas sólo se encontraron en una especie (6/114) o fueron positivas en algunas especies y negativas en otras (9/114). Todas las correlaciones fueron significativas al menos en una de las especies. Las correlaciones CA vs. LC, CA vs. LT y LC vs. LT fueron significativas y positivas en ocho de las nueve especies, incluidas las cuatro del género *Eupherusa*. Las correlaciones LT vs. CRI y CA vs. CRI fueron significativas y positivas en siete de las nueve especies, incluidas las cuatro (en el caso de LT vs. CRI) y tres (en el caso de CA vs. CRI) del género *Eupherusa*. La correlación LC vs. CRI fue significativa y positiva en seis de las nueve especies, incluidas tres del género *Eupherusa*. La correlación AP vs. ANP fue significativa y positiva en cinco de las nueve especies, incluidas dos del género *Eupherusa*. Las otras correlaciones se presentaron sólo en cuatro (LP vs. LC, AP vs. LC y AP vs. LT), tres (LP vs. AP, ANP vs. LC y ANP vs. LT), dos (siete correlaciones) o una (ocho correlaciones) de las especies.

En *E. eximia* (Total = poblaciones de México + poblaciones de Centroamérica) el 68% (19/28) de las correlaciones fueron significativas y positivas, con excepción de LP vs. CRI, LP vs. REC y AP vs. REC que fueron negativas; este patrón fue distinto al considerar las poblaciones de México y Centroamérica por separado. En las poblaciones de México sólo el 57% (16/28) de las correlaciones fueron significativas; las diferencias más notables fueron que el LP sólo se correlacionó con LT, mientras que al considerar todas las poblaciones juntas el LP se correlacionó con cinco de las otras siete variables, además de que en las de México ninguna correlación fue negativa. En las poblaciones de Centroamérica sólo el 32% (9/28) de las correlaciones fueron significativas y las tres correlaciones significativas de la REC (vs. AP, ANP y CA) fueron negativas; es interesante notar que

la correlación REC vs. CA tuvo signo diferente al comparar las de Centroamérica, donde fue negativa, con todas las poblaciones juntas y las de México, donde fue positiva.

En *E. cyanophrys* el 32% (9/28) de las correlaciones fueron significativas. En este caso siete de las nueve correlaciones significativas involucran a las variables CA y LC. Las correlaciones de LC vs. LP y AP fueron las únicas negativas.

En *E. poliocerca* el 39% (11/28) de las correlaciones fueron significativas. Las correlaciones de LP vs. AP y LC fueron las únicas negativas.

En *E. nigriventris* el 48% (10/21) de las correlaciones fueron significativas. En este caso tres de las cuatro correlaciones significativas que involucran a la variable AP (vs. CA, LC y LT) fueron las únicas negativas.

En *A. abeilli* sólo se encontraron dos correlaciones significativas (13%, 2/15) y ninguna fue negativa.

En *E. chionura* se encontró que sólo el 19% (4/21) de las correlaciones fueron significativas, incluyendo una negativa (LP vs. LC), mientras que en *E. cupreiceps* el 32% (9/28) de las correlaciones fueron significativas, incluyendo una negativa (LC vs. REC).

En las dos especies de *Chalybura* se encontró que una proporción alta de las correlaciones fue significativa. En *C. buffoni* el 46% (13/28) de las correlaciones fueron significativas y positivas, mientras que en *C. urochrysa* el 43% (12/28) fueron significativas, siendo cuatro de ellas negativas (LP vs. CA, LP vs. LC, CA vs. REC y LC vs. REC).

(c) Variación en las características morfológicas

Aunque en el Cuadro 3 y en las Figuras 4 a 11 se presentan información acerca de la variación existente en las variables medidas a cada una de las especies (desviación estándar, coeficientes de variación, valores mínimos y máximos, e intervalos de confianza), con el fin de comparar el grado de variación entre las variables y entre las especies, en las Figuras 1 a 3 se presentan los coeficientes de variación (CV) de las variables que mejor describen el tamaño total de los individuos (Figura 1: LT y

CA), el tamaño de sus picos (Figura 2: LP, AP y ANP) y el tamaño de sus colas (Figura 3: LC, CRI y REC).

En lo que respecta a las variables que describen el tamaño global de los colibríes (Figura 1), en términos generales tanto el LT como la CA muestran grados similares de variación en cada especie y entre especies (aproximadamente entre 4 y 7%), aunque en *E. nigriventris* (la especie más pequeña de *Eupherusa*) y en *C. buffoni* (la más grande de todas las especies aquí estudiadas) el CV del LT fue considerablemente mayor que el de CA (Figura 1). Parece haber una ligera tendencia a que la variación sea un poco mayor en las especies del género *Eupherusa* que en las de los otros géneros. Las variables que miden el tamaño global (LT y CA) fueron, junto con el LP (Figura 2) y el LC (Figura 3), las que mostraron un menor grado de variación (< 10%). Los CV del LP y el LC fueron muy similares entre todas las especies ($\approx 5\%$ y entre 5% y 10%, respectivamente).

Las variables que mostraron mayores CV fueron en ANP (Figura 2) y la REC (Figura 3), cuyos valores estuvieron entre 15% y 25%, mientras que se presentaron valores intermedios en la CRI (entre 10% y 15%) y el AP (entre 10% y 20%). En los valores del CV de las variables del pico y de la cola no se observa ningún patrón claro entre las especies o entre los géneros (con excepción de LP y LC que, como ya se mencionó, tuvieron valores muy similares en todas las especies).

(d) Comparación de las características morfológicas entre las poblaciones de *Eupherusa eximia* de México y de Centroamérica

Existen dos motivos principales para comparar las características morfológicas de los ejemplares de *E. eximia* pertenecientes a poblaciones de México y de Centroamérica. En primer lugar, la comparación de las secuencias de ADN mostró que existen diferencias considerables entre los ejemplares provenientes de ambas zonas (Capítulo 4). En segundo lugar, al revisar los ejemplares de *E. eximia* se tuvo la impresión de que, a pesar de presentar un patrón de coloración similar (Cuadro 1), los provenientes de México eran más pequeños que los de Centroamérica.

En el Cuadro 3 se presenta la estadística descriptiva de las características de los ejemplares de *E. eximia* provenientes de México y de Centroamérica. En el Cuadro 4 se presentan los resultados de

las pruebas de *t* de Student con las que se determinó si las poblaciones de *E. eximia* difieren entre si en alguna de sus características. Los resultados muestran que éstas poblaciones son significativamente diferentes en cinco de los ocho caracteres medidos (LP, AP, ANP, LT y CRI). En cuatro de las cinco variables en las que hubieron diferencias significativas, los ejemplares provenientes de México fueron más pequeños que los de Centroamérica, ya que tienen un pico menos largo, menos alto y menos ancho, además de que tienen una menor longitud total (Cuadro 3), sin embargo, la longitud del crisum de los ejemplares provenientes de México fue mayor. Por otra parte, los ejemplares de México y Centroamérica son virtualmente iguales en lo que respecta a la cuerda alar, largo de la cola y longitud de la parte ventral de la tercera rectriz (Cuadro 3).

En el segundo párrafo del inciso (b) de estos resultados se comparan las correlaciones entre pares de variables de las poblaciones de México y de Centroamérica de *E. eximia*.

(e) *Comparación interespecífica e intergenérica de las características morfológicas*

Debido a las razones y a los resultados expuestos en la sección (d) (ver también el inciso b), donde se muestra que los ejemplares de *E. eximia* provenientes de las poblaciones de México y de Centroamérica son morfológicamente diferentes entre si, en esta sección se analizan como si fueran dos unidades taxonómicas separadas, por lo que en los resultados expuestos en esta sección hablaremos de 10 "especies". En el Cuadro 3 y en las Figuras 4 a 11 se presenta el resumen estadístico de las medidas morfológicas de las diferentes especies analizadas. Con el fin de determinar si las especies estudiadas difieren en cuanto a su morfología, en primer lugar se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA por sus siglas en inglés) en el que se compararon simultáneamente las seis variables (se excluyeron la CRI y la REC, debido a que no se midieron en todas las especies: la CRI no se midió en *A. abeillei* y la REC no se midió en *E. nigriventris*, *A. abeillei* y *E. chionura*; Cuadro 3) de las 10 especies. El resultado del MANOVA indicó que existen diferencias significativas en las medidas morfológicas de las especies estudiadas ($\lambda_{\text{Wilks}} = .022$, $R_{\text{Rao}} = 85.89$, $g_1 = 54$, $g_2 = 4180$, $p < .00$)¹.

¹ NOTA: $p < .00$ es la p mínima que dá el programa STATISTICA para el caso de un MANOVA y ANDEVA.

Posteriormente, con el fin de identificar las variables específicas en las que existen diferencias significativas, se procedió a realizar análisis de varianza univariados (ANDEVA) para cada una de las variables medidas (en este caso si se incluyeron la CRI y la REC). Los resultados de estos análisis se presentan en el Cuadro 5. Los resultados de los análisis univariados indican que existen diferencias significativas en todas las variables medidas ($p < .00$). Finalmente, con el fin de identificar cuales especies difieren significativamente en cada una de las variables medidas, se procedió a realizar una prueba de Scheffe para cada una de las variables. Los resultados de estas pruebas se muestran en el Cuadro 6.

Las dos especies de *Chalybura* fueron significativamente más grandes que todas las demás, presentando valores promedio más altos en casi todas las características (Cuadros 3 y 6; Figuras 4 a 11). Las únicas excepciones fueron el ANP, donde *C. urochrysia* no fue significativamente diferente de *E. eximia* proveniente de Centroamérica (Cuadro 6, Figura 6); la CRI, donde *C. urochrysia* no fue significativamente diferente de *E. cyanophrys* (Cuadro 6, Figura 10). La única variable morfológica en la que las especies de *Chalybura* fueron las más pequeñas, junto con *E. cupreiceps*, fue la REC (Cuadro 6, Figura 11). Las dos especies de *Chalybura* fueron similares entre si en cinco de las ocho características, siendo *C. buffonii* más grande que *C. urochrysia* en el LP, el LC y la CRI (Cuadro 6 y Figuras 4, 8 y 10).

A. abeillei fue la especie más pequeña (Cuadros 3 y 6; Figuras 4 a 11), presentando valores significativamente menores a los de las demás especies en el LP y el AP, y estando en el grupo de especies con los promedios más bajos en el ANP (junto con las dos especies de *Elvira*), la CA (junto con las dos especies de *Elvira* y *E. nigriventris*) y la LT (junto con las dos especies de *Elvira* y *E. nigriventris*). Sólo en el caso de la LC hubo una especie con valores significativamente menores a los de *A. abeillei* (*E. cupreiceps*). (Como ya se mencionó, a *A. abeillei* no se le midieron la CRI ni la REC.)

Después de *A. abeillei*, las especies más pequeñas son las del género *Elvira* (Cuadros 3 y 6; Figuras 4 a 11), ya que estas especies estuvieron en el grupo de especies con los promedios más bajos del ANP (junto con *A. abeillei*), CA (junto con *A. abeillei* y *E. nigriventris*), LT (junto con *A. abeillei*

y *E. nigriventris*) y CRI (junto con *E. nigriventris*), además de que fueron las que tuvieron menor LC. En cuanto a la LP, sólo *A. abeillei* y *E. nigriventris* tuvieron longitudes menores; mientras que sólo *A. abeillei* tuvo una menor AP (en este caso *E. nigriventris* no fue significativamente distinta de *Elvira*, y *E. chionura* no difirió de ninguna de las especies de *Eupherusa*, con excepción de *E. eximia* proveniente de Centroamérica que fue mayor).

No hubo una sola característica métrica en la que todas las especies del género *Eupherusa* fueran similares (Cuadro 6; Figuras 4 a 11). *E. nigriventris* fue la especie de menor tamaño dentro del género (Cuadros 6; Figuras 4 a 11), ya que fue significativamente más pequeña que las demás de su género en cinco de las siete variables que se le midieron (a esta especie no se le midió la REC): LP, CA, LC, LT y CRI. En el caso de la AP, *E. nigriventris* fue similar a todas las demás especies de su género, con excepción de *E. eximia* proveniente de Centroamérica que fue mayor; mientras que en el caso de el ANP, fue similar a *E. eximia* proveniente de México, pero menor a las demás especies de su género. De hecho, *E. nigriventris* estuvo en el grupo de especies con los promedios más bajos entre todas los géneros incluidos en este trabajo en CA (junto con *A. abeillei* y las especies de *Elvira*), LT (junto con *A. abeillei* y las especies de *Elvira*) y CRI (junto con *A. abeillei*).

Aunque en las comparaciones pareadas entre los ejemplares de *E. eximia* provenientes de México y los de Centroamérica se encontraron diferencias significativas en cinco de las ocho variables medidas (LP, AP, ANP, LT y CRI; Cuadro 4), al hacer las pruebas de Scheffe incluyendo a todas las especies de los cuatro géneros estudiados no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables (Cuadro 6).

E. eximia (de México y Centroamérica), *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* fueron similares en las tres medidas del pico (LP, AP y ANP) y en la CA (Cuadro 6). *E. cyanophrys* y *E. poliocerca* fueron las especies con mayor LC y LT, pero menor REC, dentro de su género. *E. cyanophrys* fue la especie con mayor valor de CRI dentro de su género.

DISCUSIÓN

Patrones de variación morfológica

vs. LC en *E. chionura*, y CA vs. LC en *A. abeillei*, las cuales no fueron significativas) hayan sido altamente significativas y positivas (Cuadro 2) es consistente con esta última hipótesis.

En las especies del género *Eupherusa* la coloración es bastante homogénea (Cuadros 1 y 7). Las excepciones son: (a) *E. cyanophrys* que presenta una corona de un color distinto al de todas las demás especies y un CRI similar sólo al de *E. nigriventris*; y (b) y *E. nigriventris* que fue distinta a las demás especies en el color de ESP, CO y PC. Las dimensiones de las características morfológicas medidas también son bastante similares dentro del género *Eupherusa* (Figuras 4-11). Las excepciones son (cuadros 6 y 7): (a) *E. nigriventris*, que presenta las medidas más pequeñas LP, CA, LC, LT Y CRI (a esta especie no se le midió la REC); (b) *E. eximia* que presenta un LC intermedio entre el de *E. nigriventris* y el de las otras dos especies, y la mayor REC; y (c) *E. cyanophrys* que presenta la mayor CRI. Por lo tanto, dentro del género *Eupherusa*, la especie que fue más diferente en color y dimensiones fue *E. nigriventris*.

Los colores registrados en *A. abeillei* son idénticos a los de las dos especies de *Elvira* y muy similares a los de las dos especies de *Chalybura* (las únicas diferencias son en el PC de ambas especies de *Chalybura* y en el CRI de *C. urochrysa*); con respecto a las especies del género *Eupherusa* difieren en el color de al menos dos atributos (Cuadros 1 y 7). *A. abeillei* es, en términos generales, la especie de menor tamaño de todas las estudiadas (ver Cuadro 3), y fue de las que mostró los menores CVs en LT, CA y LC (recordemos que a esta especie sólo se le midieron seis características, ya que en casi todos los ejemplares el crisum son unas plumas poco conspicuas y la parte ventral de la tercera rectriz es de un solo color). Las dos especies del género *Elvira* son idénticas en coloración (Cuadros 1 y 7) y no mostraron diferencias significativas en el tamaño de ninguna de las siete características que se les midieron a ambas (Cuadro 7) (a *E. chionura* no fue posible medirle la REC, ya que esta característica no está bien definida en esta especie). Con excepción del CRI, los colores de las dos especies del género *Chalybura* son iguales; las especies de este género fueron, en términos generales, las más grandes de este estudio (Cuadros 6 y 7).

Similitud fenética de las especies del género *Eupherusa* y de sus supuestos géneros afines

En el Cuadro 7 se resumen las similitudes y diferencias en las características merísticas y de color que detectaron entre las especies estudiadas en este trabajo. En términos generales, podemos ver que varias de las características consideradas, algunas por si solas y otras al ser usadas en combinaciones, nos permiten diferenciar a los cuatro géneros entre si y a la mayoría de las especies.

El género *Eupherusa* se distingue de los demás géneros gracias a que es el único que presenta color rojo en las plumas covertoras secundarias, que en el campo se observan fácilmente como un parche rojo en las alas (Cuadro 1). Este carácter único y distintivo hace pensar que el género es monofilético y ha sido determinante para el reconocimiento taxonómico del género (Gould 1861). Sin embargo, en el Capítulo 4 de esta tesis presento un análisis filogenético, en el que se utilicé datos moleculares (secuenciación de un fragmento de 433 bp del gen mitocondrial que codifica el citocromo b), que no apoya la hipótesis de la monofilia del género, ya que indica que *A. abeilli* debería de ser incluida dentro de *Eupherusa*. Si esta última hipótesis resulta cierta, entonces el parche rojo ya no será un carácter diagnóstico del género.

Las especies del género *Eupherusa* son relativamente fáciles de distinguir (Cuadro 7). *E. nigriventris*, especie que se distribuye en Costa Rica y Panamá (ver Capítulo 1), es de las más fáciles de distinguir, ya que es la única, de las nueve especies estudiadas, que presenta la espalda de color verde-amarillento y la corona negra. Además, esta especie se distingue de las demás de su género por ser la única que tiene las plumas de la cola de color blanco con la punta negra, y por tener una longitud del pico, una cuerda alar, un largo de la cola, un largo total y una longitud del crisum significativamente menores. Es interesante notar que, aunque morfológicamente *E. nigriventris* es la especie más distinta dentro del género, la filogenia molecular presentada en el Capítulo 4 no permite distinguir a esta especie de manera tan clara, ya que forma un grupo junto con las poblaciones Centroamericanas de *E. eximia*.

E. cyanophrys, especie endémica de la Sierra de Miahuatlán en Oaxaca (ver Capítulo 1), también es fácil de distinguir, ya que es la única, de las nueve especies estudiadas, que presenta la corona de color azul. Además, esta especie se distingue de las demás de su género por tener un crisum significativamente más largo.

E. eximia, especie que se distribuye en el este de México y gran parte de Centroamérica (sin embargo, ver discusión de la siguiente sección), tiene una longitud de la cola que es significativamente distinta al del resto de las especies incluídas en este estudio: su longitud es menor a la de las dos especies de *Chalybura*, *E. cyanophrys* y *E. poliocerca*, y mayor a la de las dos especies de *Elvira*, *A. abeillei* y *E. nigriventris*.

Por su parte, aunque *E. poliocerca*, que es endémica de Guerrero y el oeste de Oaxaca (ver Capítulo 1), no presentan ninguna característica única de color, ni valores distintivos en las variables medidas, puede distinguirse de las demás especies de su género por no presentar las características exclusivas mencionadas. Por otro lado, aunque pudiera existir el riesgo de confundir ejemplares de cola relativamente corta de esta especie con ejemplares de cola relativamente larga de *E. eximia* (Cuadro 3), especie que no presenta ninguna característica de color que la distinga de *E. poliocerca*, el hecho de que tengan distribuciones alopatricas hace que esto sea imposible (a menos que no se tengan localidades precisas de colecta).

El género monotípico *Abeillia*, que se distribuye en el sureste de México, Guatemala y el norte de Nicaragua (ver Capítulo 1), se distingue de los demás géneros gracias a que su pico es mucho menos largo y más corto que el de todas las demás especies incluídas en este estudio (Cuadros 3 y 7); de hecho, en términos generales, *A. abeillei* es la especie más pequeña incluída en este trabajo. Aunque *A. abeilli* es una especie que no se puede distinguir del género *Elvira* con los colores utilizados en este estudio, su pico es mucho menos corto que el de ambas especies de este último género y sus rangos ni siquiera se superponen (*A. abeillei*: 8.79-10.91 mm; *E. chionura*: 13.33-15.66 mm; *E. cupreiceps*: 11.45-15.85 mm; Cuadro 3); además, las distribuciones de estos dos géneros no se traslapan (ver más adelante).

El género *Chalybura* se distingue fácilmente de los otros tres géneros estudiados debido a que es el único que presenta las plumas de la cola de color negro (Cuadro 1), además de que, en términos generales, las especies de este género son las de mayor tamaño (las especies de este género tienen una mayor longitud del pico, altura del pico, largo de la cola, cuerda alar y largo total). Por otra parte, *C. buffoni*, que se distribuye en Panamá y desde el este de Colombia hasta la parte central de Venezuela y

el sur del suroeste de Ecuador (Capítulo 1), se puede distinguirse fácilmente de *C. urochrysia*, que se distribuye en Honduras, Nicaragua, Costa Rica y desde Panamá y el oeste de Colombia hasta el noroeste de Ecuador (Capítulo 1), gracias a que la primera tiene el crism de color blanco, mientras que la segunda lo tiene de color gris. Además, la longitud del pico, de la cola y del crism son mayores en *C. buffoni*. Desafortunadamente, para la construcción de la filogenia molecular presentada en el Capítulo 4 sólo se tuvo acceso a los tejidos de *C. urochrysia*.

El género *Elvira* no presenta ninguna característica única de color, ni valores distintivos en las variables medidas, sin embargo puede distinguirse de los demás géneros por no presentar las características exclusivas mencionadas para cada uno de éstos. Por otra parte, las dos especies de este género, *E. chionura*, que se distribuye en el suroeste de Costa Rica y el oeste de Panamá (Capítulo 1), y *E. cupreiceps*, que es endémica de Costa Rica (Capítulo 1), no pueden distinguirse entre si con ninguna de las variables evaluadas en este trabajo. De hecho, en la experiencia de la autora de este trabajo, la distinción de ambas especies a simple vista es bastante complicada. Sin embargo, de acuerdo con Stiles y Skutch (1989), la mayoría de las plumas de la cola (las que se encuentran en ambos lados, pero no las centrales) de *E. cupreiceps* son de completamente bancas, mientras que las plumas laterales de la cola de *E. chionura* son blancas con una banda terminal (*i.e.* con la punta) negra. Desafortunadamente, para la construcción de la filogenia molecular presentada en el Capítulo 4 no se tuvo acceso a los tejidos de *E. chionura*, por lo que a este nivel (molecular) no podemos confirmar que se trata de dos especies. El estudio de estas especies es uno aspecto interesante para estudiar en el futuro.

Similitud fenética de las poblaciones de *Eupherusa eximia* de México y de Centroamérica

Los resultados de los análisis morfológicos (Cuadros 2 y 4) muestran que las poblaciones de México y Centroamérica de *E. eximia* son diferentes en muchos aspectos. Las diferencias significativas de tamaño detectadas mediante las pruebas de *t* de Student (Cuadro 4) apoyan la impresión obtenida durante la revisión de los ejemplares. Como se observa en los Cuadros 3 y 4, las poblaciones difieren significativamente en cinco de los ocho caracteres medidos (LP, AP, ANP, LT y CRI), siendo los

ejemplares provenientes de México más pequeños que los de Centroamérica, ya que tienen un pico menos largo, menos alto y menos ancho, además de que tienen una menor longitud total, aunque la longitud del crisum de los ejemplares provenientes de México fue mayor. Además, en las poblaciones de México el 57% (16/28) de las correlaciones entre las variables morfológicas fueron significativas y ninguna fue negativa. Mientras que en las poblaciones de Centroamérica sólo el 32% (9/28) de las correlaciones fueron significativas y las tres correlaciones significativas de la REC (*vs.* AP, ANP y CA) fueron negativas; es interesante notar que la correlación REC *vs.* CA tuvo signo diferente al comparar las de Centroamérica, donde fue negativa, con las poblaciones de México, donde fue positiva.

En conclusión, los datos morfométricos presentados en este trabajo sugieren que las poblaciones de México y Centroamérica de *E. eximia* constituyen unidades históricas que podrían considerarse especies separadas. Esta conclusión se ve apoyada por los resultados del análisis filogenético realizado con datos moleculares (secuenciación de un fragmento de 433 bp del gen mitocondrial que codifica el citocromo b) que se presenta en el Capítulo 4 de esta tesis. La comparación de las secuencias de las poblaciones de México y de Centroamérica demuestra que son distintas en un 10%; tomando en cuenta que, por ejemplo, las dos subfamilias de colibríes (*Phaethorninae* y *Trochilinae*) son distintas en un 13%, éste 10% es una diferencia bastante considerable. El estudio molecular demuestra que las poblaciones de Centroamérica están más relacionadas con *E. nigriventris*, la cual presenta una distribución restringida a Centroamérica. Por desgracia, para el estudio presentado en el Capítulo 4 no se tuvieron disponibles los tejidos de individuos provenientes de poblaciones intermedias para su estudio; esta información permitiría aclarar si existen o existieron barreras geográficas entre las poblaciones de México y Centroamérica. Sin embargo, podemos especular que las diferencias entre las poblaciones son un resultado, al menos parcial, de que dichas poblaciones han estado aisladas por mucho tiempo. Este aislamiento podría deberse a que existen barreras geográficas importantes que han impedido el flujo génico. Estas barreras podrían ser las tierras bajas de Nicaragua, el canal de Panamá y las montañas de Costa Rica.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologist's Union. 1983. *The AOU check-list of North American birds*. 6a. edición. A.O.U.
- Baldwin, S. P., H. C. Oberholser y L. G. Worley. 1931. Measurements of birds. *Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist.* **2**: 9-107.
- Bleiweiss, R. 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds: a neotological perspective on the generation of diversity. In Moss, R.M. y W.D. Allmon (eds.), *Causes of evolution*, pp. 354-380. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1994. DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* **111**: 8-19.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch y J.C. Matheus. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Mol. Biol. Evol.* **14**: 325-343.
- Bleiweiss, R. 1998. Slow rate of molecular evolution in high-elevation humminbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **95**: 612-616.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres. (Facsimil dela primera edición, Harvard University Press.)
- Darwin, C. 1871 (edición en castellano de 1989). *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. EDAF, Madrid.
- Darwin, C. y A. Wallace. 1859. (Leído ante la Sociedad en 1858.) On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Proc. Linn. Soc. (Zool.)* **3**: 45-62. (Reimpreso en Barrett, P. H., ed., 1977, *The collected papers of Charles Darwin*, The University of Chicago Press.)
- Endler, J. A. 1977. *Geografic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.
- Feinsinger, P. y R.K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* **18**: 779-795.

- Gerwin, J.A. y R.M. Zink. 1989. Phylogenetic patterns in the genus *Heliodoxa* (Aves: Trochilidae): an allozymic perspective. *Will. Bull.* **101**: 525-705.
- Gould, J. 1861 (reimpreso en 1947). *A monograph of the Trochilidae or family of hummingbirds*. Vols. 1-5. Taylor y Francis, Londres.
- Gould, S. J. y R. F. Johnson. 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **3**: 457-498.
- Huelsenbeck, J. P., J. J. Bull y C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *TREE* **11**: 152-158.
- Johnsgard, P. A. 1983. *The hummingbirds of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Lanyon, W. E. 1969. Vocal characters and avian systematics. In Hinde, R. A. (ed.), *Bird vocalizations*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Ornelas, J.F. 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds?. *Auk* **111**:703-710.
- Ornelas, J.F. 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Ciencias*, No. 42: 38-47.
- Peter, J.L. 1945. *Check-list of birds of the world*. Vol. 5. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Ralls y Harvey. 1985. [COMPLETAR LA CITA]
- Ricklefs, R. 1980. [COMPLETAR LA CITA]
- Ridgway, R. 1911. The birds of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 50, pt. 5:xxii-1-859.
- Schuchmann, K.L. 1987. The display of the Booted Racket-tailed Hummingbird *Ocreatus underwoodii*, with notes on the systematic position of the genus. *Bull. Brit. Ornithol. Club* **107**: 20-22.
- Sibley, C.G. y Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Snow, D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In Forey PL (ed) (Greenwood PH, general ed), *The evolving biosphere. Chance, change, and challenge*, pp. 169-178. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stiles, F.G. y A.F. Skutch. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, N.Y.

- Williams, G. C. 1992. *Natural selection. Domains, levels, and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- Zink, R. M. 1989. The study of geographic variation. *Auk* **106**: 157-160.
- Zink, R. M. y J. Van Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. In: R. F. Johnson (ed.), *Current ornithology*, Vol. 4. Plenum Press, N. Y.
- Zusi, R.L. 1985. A phylogenetic framework for the Trochilidae. Abstract No. 94, AOU, Tempe, Arizona.
- Zusi, R.L. y G.D. Bentz. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **95**: 412-420.

Cuadro 1. Comparación de las características de color de plumaje de las especies de los géneros de colibríes *Eupherusa*, *Abeillia*, *Elvira* y *Chalybura*. **ESP:** color de la espalda; **CO:** coloración de la corona; **CR:** color del crisum; **PC:** color de las plumas de la cola; **SEC:** color de las plumas secundarias.

Especie	ESP	CO	CR	PC*	SEC
1. <i>Eupherusa eximia</i>	Verde	Verde	Blanco	2	Rojo
2. <i>Eupherusa cyanophrys</i>	Verde	Azul	Gris	2	Rojo
3. <i>Eupherusa poliocerca</i>	Verde	Verde	Blanco	2	Rojo
4. <i>Eupherusa nigriventris</i>	Verde-amarillento	Negro	Gris	1	Rojo
5. <i>Abeillia abeillei</i>	Verde	Verde	Blanco	1	Marrón
6. <i>Elvira chionura</i>	Verde	Verde	Blanco	1	Marrón
7. <i>Elvira cupreiceps</i>	Verde	Verde	Blanco	1	Marrón
8. <i>Chalybura buffonii</i>	Verde	Verde	Blanco	Negro	Marrón
9. <i>Chalybura urochrysia</i>	Verde	Verde	Gris	Negro	Marrón

* 1: blanco con la punta negra; 2: blanco con la parte externa de la punta de color negro.

Cuadro 2. Matriz de correlaciones entre las variables morfológicas medidas en las especies de los géneros *Eupherusa*, *Abellia*, *Ehivra* y *Chalybura*. LP: largo del pico; AP: altura del pico; ANP: ancho del pico; CA: cuerda alar; LC: longitud de la cola; LT: largo total; CR1: longitud del crisum; REC: longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz.

Variables correlacionadas	<i>Eupherusa eximia</i> (For.)		<i>Eupherusa eximia</i> (Mex)		<i>Eupherusa eximia</i> (C.A.)		<i>Eupherusa cyanophrys</i>		<i>Eupherusa polioerca</i>		<i>Eupherusa nigritarsis</i>		<i>Abellia abellei</i>		<i>Ehivra chionura</i>		<i>Ehivra cupreiceps</i>		<i>Chalybura buffoni</i>		<i>Chalybura urochrysa</i>	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
LP-AP	.20	<.002	.28	.004	.23	.036	.33	.033	.24	.022	.19	.019	.24	.022	.19	.019	.24	.022	.19	.019	.28	.007
LP-ANP	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049	.13	.049
LP-CA	.42	<.000	.41	<.000	.35	.008	.36	.001	.36	.016	.22	.007	.36	.016	.22	.007	.36	.016	.22	.007	.23	.005
LP-LC	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.18	.035	.16	.045
LP-LT	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.20	.042	.24	.013
LP-CR1	.32	<.000	.37	<.000	.30	.049	.30	.049	.32	.051	.21	.049	.32	.051	.21	.049	.32	.051	.21	.049	.25	.002
LP-REC	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.16	.014	.23	.005
AP-CA	.17	.009	.19	.020	.31	.019	.37	.013	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.16	.045
AP-LC	.17	.009	.19	.020	.31	.019	.37	.013	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.16	.045
AP-LT	.17	.009	.19	.020	.31	.019	.37	.013	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.16	.045
AP-CR1	.17	.009	.19	.020	.31	.019	.37	.013	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.16	.045
AP-REC	.17	.009	.19	.020	.31	.019	.37	.013	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.37	.013	.31	.019	.16	.045
ANP-CA	.15	.017	.26	.001	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.19	.019	.25	.002
ANP-LC	.22	.001	.27	.007	.49	<.000	.49	.024	.49	.024	.49	.024	.49	.024	.49	.024	.49	.024	.49	.024	.25	.002
ANP-LT	.61	<.000	.63	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.60	<.000	.71	<.000
ANP-CR1	.48	<.000	.46	<.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.53	.000	.56	<.000
ANP-REC	.29	.001	.44	<.000	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.60	.004	.62	<.000
CA-LC	.22	.023	.36	.002	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.05	.727	.37	.008
CA-LT	.43	<.000	.43	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.50	<.000
CA-CR1	.33	<.000	.53	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.62	<.000
CA-REC	.43	<.000	.43	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.46	<.000	.50	<.000
LC-LT	.33	<.000	.53	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.62	<.000
LC-CR1	.33	<.000	.53	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.62	<.000
LC-REC	.33	<.000	.53	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.67	<.000	.62	<.000
LT-CR1	.28	.003	.46	<.000	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.68	<.000
LT-REC	.28	.003	.46	<.000	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.68	<.000
CR1-REC	.28	.003	.46	<.000	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.62	.002	.68	<.000

Cuadro 3. Resumen estadístico de las características morfológicas medidas en las especies de los géneros de colibríes *Eupherusa*, *Abeillia*, *Elvira* y *Chalybura*. Todas las medidas están expresadas en mm. LP: largo del pico; AP: altura del pico; ANP: ancho del pico; CA: cuerda alar; LC: longitud de la cola; LT: largo total; CRI: longitud del crisum; REC: longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz.

Especie		LP	AP	ANP	CA	LC	LT	CRI	REC
1. <i>Eupherusa</i> <i>eximia</i> (Tot)*	Promedio	17,06	2,10	2,28	56,85	33,64	92,32	12,29	11,41
	Mediana	17,10	2,08	2,24	57,59	33,78	92,78	12,43	11,76
	Desv. Est.	1,00	0,36	0,48	3,42	2,18	5,30	1,59	2,4
	Coef. Var.	5,86	17,14	21,05	6,02	6,48	5,74	12,94	21,03
	Mínimo	13,62	1,4	1,25	42,55	27,25	78,28	7,05	6
	Máximo	19,98	3,26	3,54	62,84	39,81	105,16	16,46	17,1
	N	246	248	248	248	247	245	133	118
1.a <i>Eupherusa</i> <i>eximia</i> (México)	Promedio	16,91	2,04	2,19	56,95	33,63	91,57	12,56	11,41
	Mediana	16,92	2,02	2,18	57,75	33,73	91,73	12,56	11,81
	Desv. Est.	0,94	0,32	0,48	3,41	2,26	5,04	1,59	2,17
	Coef. Var.	5,56	15,69	21,92	5,99	6,72	5,50	12,66	19,02
	Mínimo	13,62	1,4	1,25	47,41	27,85	79,98	8,93	6,39
	Máximo	18,95	2,99	3,2	62,52	39,81	103,6	16,46	15,56
	N	146	148	148	148	148	146	85	71
1.b <i>Eupherusa</i> <i>eximia</i> (C. A.)	Promedio	17,27	2,19	2,41	56,69	33,65	93,42	11,82	11,41
	Mediana	17,35	2,13	2,39	57,42	33,91	93,88	11,92	11,6
	Desv. Est.	1,05	0,38	0,45	3,44	2,08	5,51	1,5	2,76
	Coef. Var.	6,08	17,35	18,67	6,07	6,18	5,90	12,69	24,19
	Mínimo	14,36	1,53	1,53	42,55	27,25	78,28	7,05	6
	Máximo	19,98	3,26	3,54	62,84	38,41	105,16	14,67	17,1
	N	100	100	100	100	99	99	48	47
2. <i>Eupherusa</i> <i>cyamophrys</i>	Promedio	17,27	2,05	2,31	58,24	37,03	98,94	14,58	7,75
	Mediana	17,22	2	2,22	59,01	36,76	98,5	15,27	8,25
	Desv. Est.	0,85	0,31	0,42	3,9	2,79	5,43	2,1	1,55
	Coef. Var.	4,92	15,12	18,18	6,70	7,53	5,49	14,40	20,00
	Mínimo	15,68	1,4	1,63	51,19	31,64	87,89	9,56	4,11
	Máximo	19,16	3	3,54	64,95	43,75	112,2	17,28	9,83
	N	57	57	57	57	57	57	23	14
3. <i>Eupherusa</i> <i>poliocerca</i>	Promedio	17,23	2,02	2,29	57,95	35,72	94,99	12,63	9,78
	Mediana	17,26	1,935	2,31	58,9	35,62	95,49	12,67	10,01
	Desv. Est.	0,93	0,32	0,50	3,46	3,19	5,47	1,97	1,8
	Coef. Var.	5,40	15,84	21,83	5,97	8,93	5,76	15,60	18,40
	Mínimo	15,18	1,47	1,21	47,93	26,48	79,91	8,14	6,43
	Máximo	19,06	2,91	3,43	62,94	43,44	104,6	18,75	12,98
	N	81	80	81	81	81	81	36	31

* (Tot): estadísticos que consideran las medidas de todos los ejemplares; (México): estadísticos que consideran las medidas de los ejemplares colectados en México; (C. A.): estadísticos que consideran las medidas de los ejemplares colectados en América Central.

Cuadro 3 (cont.)

Especie		LP*	AP	ANP	CA	LC	LT	CRI	REC
4. <i>Eupherusa nigriventris</i>	Promedio	13.87	1.93	1.92	48.07	28.52	78.21	9.85	
	Mediana	13.86	1.91	1.87	48.46	28.9	77.74	9.82	
	Desv. Est.	0.74	0.40	0.44	1.95	1.74	5.72	1.15	
	Coef. Var.	5.34	20.73	22.92	4.06	6.10	7.31	11.68	
	Mínimo	12.18	1.33	1.2	43.56	23.05	68.22	7.24	
	Máximo	15.94	3.76	2.74	52.35	31.72	94.7	12.06	
	N	43	44	44	45	45	43	23	
5. <i>Abeillia abeillei</i>	Promedio	9.80	1.42	1.44	46.90	29.23	73.73		
	Mediana	9.79	1.36	1.42	46.95	29.28	73.97		
	Desv. Est.	0.58	0.18	0.30	1.92	1.19	2.67		
	Coef. Var.	5.92	12.68	20.83	4.09	4.07	3.62		
	Mínimo	8.79	1.12	1	42.51	26.67	69.3		
	Máximo	10.91	1.83	2.33	50.2	31.21	79.51		
	N	29	29	29	29	29	29		
6. <i>Elvira chionura</i>	Promedio	14.31	1.85	1.72	48.30	27.37	79.42	10.09	
	Mediana	14.3	1.86	1.64	47.6	26.99	79.6	10.12	
	Desv. Est.	0.50	0.30	0.35	2.35	1.78	3.97	1.31	
	Coef. Var.	3.49	16.22	20.35	4.87	6.50	5.00	12.98	
	Mínimo	13.33	1.23	1.01	43.53	24.26	71.6	7.6	
	Máximo	15.66	2.79	2.85	53.1	31.42	88.52	14.59	
	N	48	49	49	48	47	45	38	
7. <i>Elvira cupreiceps</i>	Promedio	13.69	1.72	1.68	46.04	26.06	76.80	10.46	4.56
	Mediana	13.69	1.66	1.64	45.86	25.96	77.28	10.35	4.47
	Desv. Est.	0.75	0.32	0.37	1.94	1.67	3.31	1.22	0.71
	Coef. Var.	5.48	18.60	22.02	4.21	6.41	4.31	11.66	15.57
	Mínimo	11.45	1.16	1.1	40.6	23.13	64.45	7.13	3.31
	Máximo	15.85	2.59	2.66	49.7	30.79	84.16	13.26	6.42
	N	89	89	89	88	89	89	53	44
8. <i>Chalybura buffonii</i>	Promedio	22.99	2.57	2.82	66.69	43.70	114.28	20.95	4.17
	Mediana	22.88	2.54	2.79	67.73	44.08	115.93	21.29	4.2
	Desv. Est.	1.07	0.33	0.47	3.61	3.64	10.75	2.4	0.98
	Coef. Var.	4.65	12.84	16.67	5.41	8.33	9.41	11.46	23.50
	Mínimo	19.3	1.84	1.84	57.43	35.25	119.1	15.84	2.67
	Máximo	25.74	4.21	3.98	73.76	51.57	128.46	27.32	6.22
	N	157	157	156	157	156	156	108	24
9. <i>Chalybura urochrysia</i>	Promedio	22.29	2.68	2.65	66.14	42.15	114.15	14.33	4.62
	Mediana	22.37	2.68	2.67	66.54	42.54	114.6	14.36	4.47
	Desv. Est.	0.78	0.30	0.40	3.22	3.31	5.27	1.98	0.92
	Coef. Var.	3.50	11.19	15.09	4.87	7.85	4.62	13.82	19.91
	Mínimo	19.91	1.91	1.65	58.98	30.89	99.83	9.61	2.71
	Máximo	24.49	3.49	3.92	72.23	48.41	129.07	18.61	6.22
	N	93	93	93	93	93	92	84	24

Cuadro 4. Comparación de las características morfológicas de los ejemplares de *Eupherusa eximia* provenientes de México y Centroamérica. Se presentan los resultados de las pruebas de *t* de Student para muestras independientes realizadas con cada una de las variables morfológicas. La estadística descriptiva de cada una de las variables se presenta en el Cuadro 3. **LP:** largo del pico; **AP:** altura del pico; **ANP:** ancho del pico; **CA:** cuerda alar; **LC:** longitud de la cola; **LT:** largo total; **CRI:** longitud del crisum; **REC:** longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz.

Característica	<i>t</i>	<i>g. l.</i>	<i>p</i>
LP	-2.8	244	0.0055
AP	-3.21	246	0.0015
ANP	-3.59	246	0.0004
CA	0.59	246	0.559
LC	-0.08	245	0.939
LT	-2.71	243	0.0072
CRI	2.62	131	0.0099
REC	-0.003	116	0.998

Cuadro 5. Resultados de los ANDEVA univariados para todas las especies estudiadas (tomando por separado a las poblaciones de México y de Centroamérica de *Eupherusa eximia*). La variable CRI no se midió en *Abeillia abeillei*, y la variable REC no se midió en *E. nigriventris*, *A. abeillei* y *Elvira chionura*. LP: largo del pico; AP: altura del pico; ANP: ancho del pico; CA: cuerda alar; LC: longitud de la cola; LT: largo total; CRI: longitud del crisum; REC: longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz.

Variable	Error		Efecto		F	p
	Cuadrado medio	g. l.	Cuadrado medio	g. l.		
LP	0.807	833	1209.5	9	1498	< 0,00
AP	0.107	836	10.76	9	100.47	< 0,00
ANP	0.193	836	14.98	9	77.74	< 0,00
CA	10.21	836	4803.2	9	470.27	< 0,00
LC	7.25	834	3325.5	9	458.7	< 0,00
LT	41.57	827	17741.78	9	426.83	< 0,00
CRI	3.4	489	916.07	8	269.45	< 0,00
REC	3.51	248	426	6	121.46	< 0,00

Cuadro 6. Diferencias significativas entre las especies (tomando por separado a las poblaciones de México y de Centroamérica de *Eupherusa eximia*) en cada una de las variables medidas de acuerdo con la prueba de Scheffe. Las especies con la misma letra no difieren significativamente entre sí; se presentan los valores promedio de cada una de las variables con fines comparativos (en el Cuadro 3 se presenta un resumen estadístico más completo). **LP:** largo del pico; **AP:** altura del pico; **ANP:** ancho del pico; **CA:** cuerda alar; **LC:** longitud de la cola; **LT:** largo total; **CRI:** longitud del crisum; **REC:** longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz.

Especie	LP	AP	ANP	CA	LC	LT	CRI	REC								
<i>Eupherusa eximia</i> (Mex)	16.91	a	2.04	ab	2.19	ab	56.95	a	33.63	a	91.57	a	12.56	a	11.41	a
<i>Eupherusa eximia</i> (CA)	17.27	a	2.19	a	2.41	ac	56.69	a	33.65	a	93.42	a	11.82	ab	11.41	a
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	17.27	a	2.05	ab	2.31	a	58.24	a	37.03	b	98.94	b	14.58	c	7.75	b
<i>Eupherusa poliocerca</i>	17.23	a	2.02	ab	2.29	a	57.95	a	35.72	b	94.99	ab	12.63	a	9.78	b
<i>Eupherusa nigriventris</i>	13.87	b	1.93	bc	1.92	bd	48.07	b	28.52	c	78.21	c	9.85	d		
<i>Abeilita abeillei</i>	9.80	c	1.42	d	1.44	e	46.90	b	29.23	c	73.73	c				
<i>Elvira chionura</i>	14.31	b	1.85	bc	1.72	de	48.30	b	27.37	cd	79.42	c	10.09	d		
<i>Elvira cupreiceps</i>	13.69	b	1.72	c	1.68	de	46.04	b	26.06	d	76.80	c	10.46	bd	4.56	c
<i>Chalybura buffonii</i>	22.99	d	2.57	e	2.82	f	66.69	c	43.70	e	114.28	d	20.95	e	4.17	c
<i>Chalybura urochrysia</i>	22.29	e	2.68	e	2.65	fc	66.14	c	42.15	f	114.15	d	14.33	c	4.62	c

Cuadro 7. Resumen de las similitudes de la coloración (ver Cuadro 1) y las características cuantitativas (ver Cuadro 6) de las especies consideradas en este estudio. Las especies con la misma letra no difieren entre sí. Las letras mayúsculas en negritas indican colores o variables que permiten separar a un género de los demás; las letras minúsculas en negritas sirven para separar a una especie de todas las demás; las letras minúsculas en negritas que se encuentran entre paréntesis sirven para separar a una especie de las demás de su mismo género (*i.e.* estas sirven una vez que se ha distinguido al género; p. ej., CR sirve para distinguir a las especies de *Chalybura* a pesar de que lo comparten con especies de los otros géneros, es decir que sirven una vez que se ha distinguido al género con PC, AP, CA y/o LT). **ESP:** color de la espalda; **CO:** coloración de la corona; **CR:** color del crisum; **PC:** color de las plumas de la cola; **SEC:** color de las plumas secundarias; **LP:** largo del pico; **AP:** altura del pico; **ANP:** ancho del pico; **CA:** cuerda alar; **LC:** longitud de la cola; **LT:** largo total; **CRI:** longitud del crisum; **REC:** longitud de la parte ventral de la tercera rectriz.

Especie	Colores						Medidas							
	ESP	CO	CR	PC	SEC		LP	AP	ANP	CA	LC	LT	CRI	REC
<i>Eupherusa eximia</i> (Mex.)	a	a	a	a	A		a	ab	ab	a	a	a	a	a
<i>Eupherusa eximia</i> (C.A.)	a	a	a	a	A		a	a	ac	a	a	a	ab	a
<i>Eupherusa cyanophrys</i>	a	b	b	a	A		a	ab	a	a	b	b	(c)	b
<i>Eupherusa poliocerca</i>	a	a	a	a	A		a	ab	a	a	b	ab	a	b
<i>Eupherusa nigriventris</i>	b	c	b	(b)	A		(b)	bc	bd	(b)	(c)	(c)	(d)	(d)
<i>Abeillia abeillei</i>	a	a	a	b	b		C	D	e	b	c	c		
<i>Elvira chionura</i>	a	a	a	b	b		b	bc	de	b	cd	c	d	
<i>Elvira cupreiceps</i>	a	a	a	b	b		b	c	de	b	d	c	bd	c
<i>Chalybura buffoni</i>	a	a	(a)	C	b		d	E	f	C	e	D	e	c
<i>Chalybura urochrysia</i>	a	a	(b)	C	b		e	E	fc	C	f	D	(c)	c

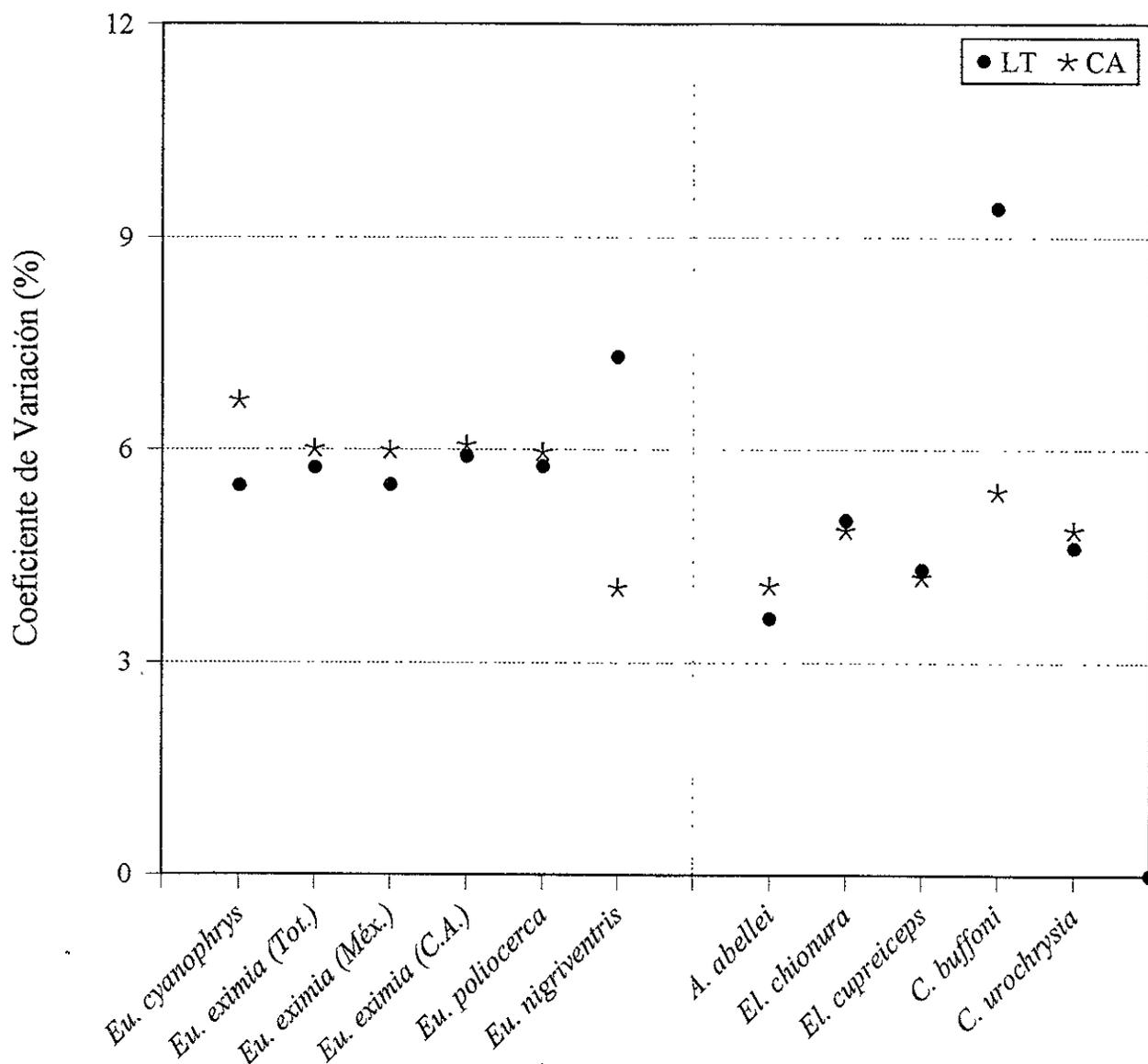


Figura 1. Comparación de la variación intraespecífica (coeficiente de variación = [desviación estándar / promedio] x 100) en el largo total del cuerpo (LT) y la cuerda alar (CA) de las especies de colibríes estudiadas.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

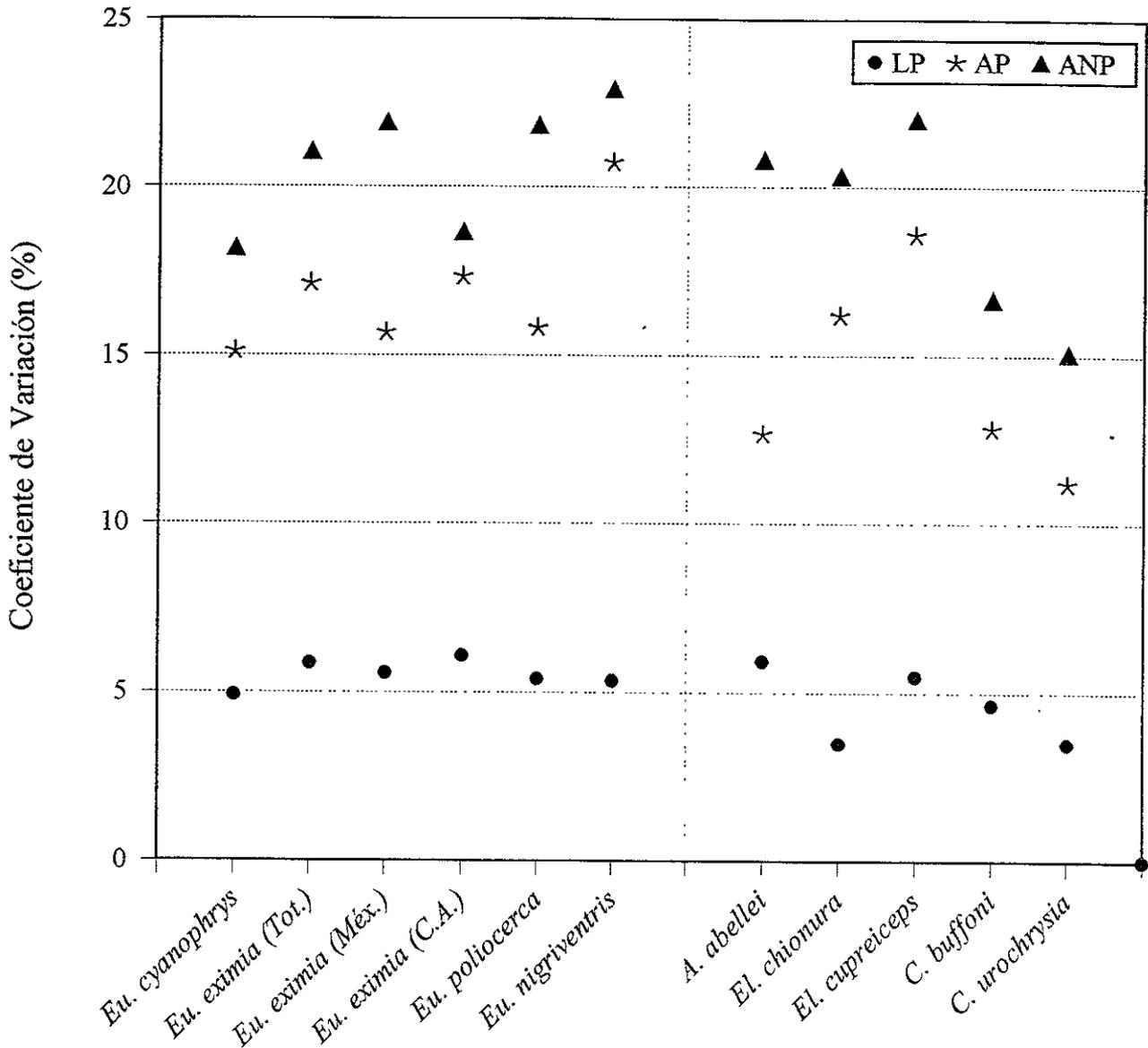


Figura 2 Comparación de la variación intraespecífica (coeficiente de variación = [desviación estándar / promedio] x 100) en el largo del pico (LP), altura del pico (AP) y el ancho del pico (ANP) de las especies de colibríes estudiadas.

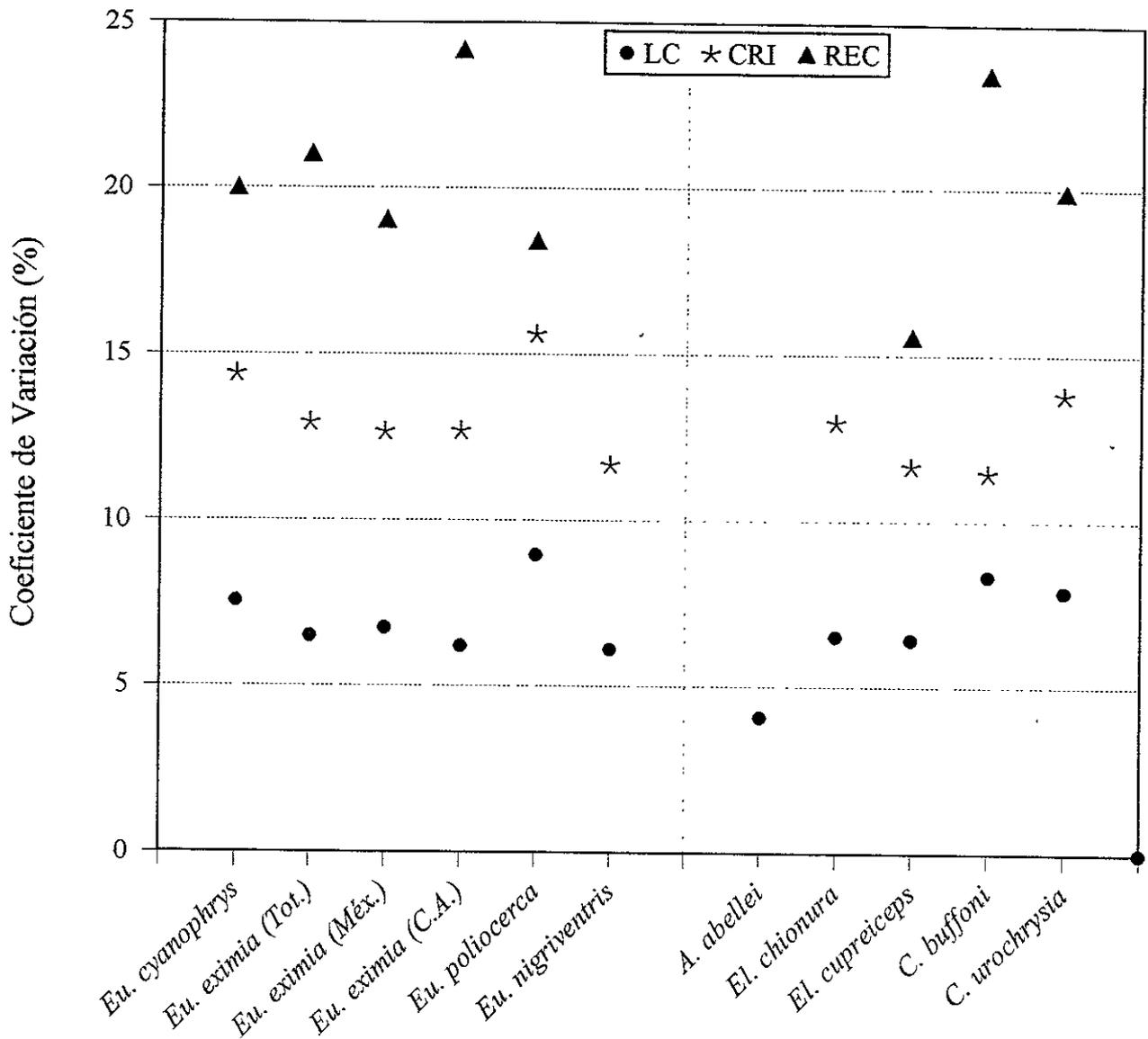


Figura 3. Comparación de la variación intraespecífica (coeficiente de variación = [desviación estándar / promedio] x 100) en el largo de la cola (LC), la longitud del crisum (CRI) y la longitud de la porción distal de la parte ventral de la tercera rectriz (REC) de las especies de colibríes estudiadas.

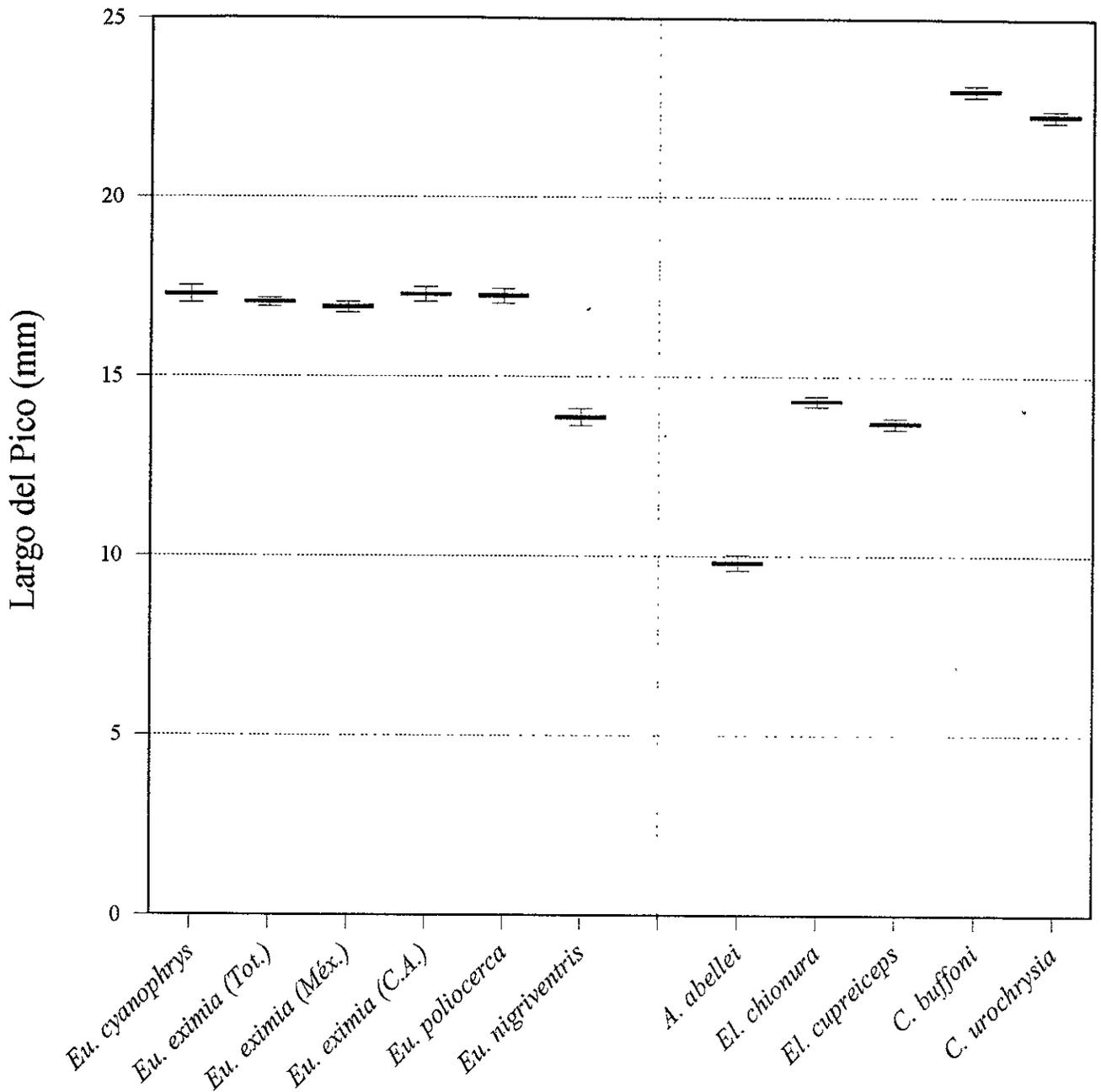


Figura 4. Comparación del largo del pico (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

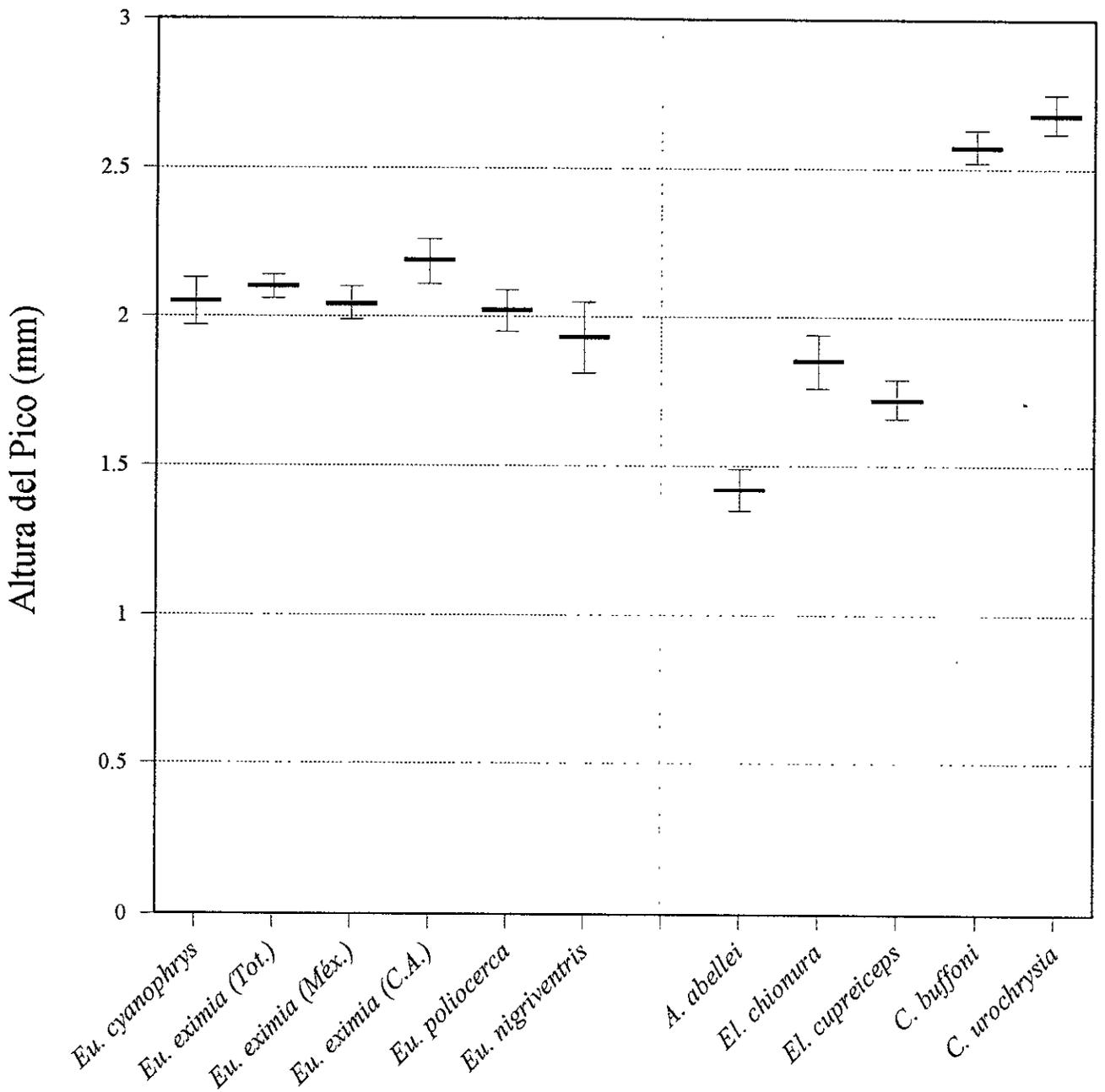


Figura 5. Comparación de la altura del pico (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

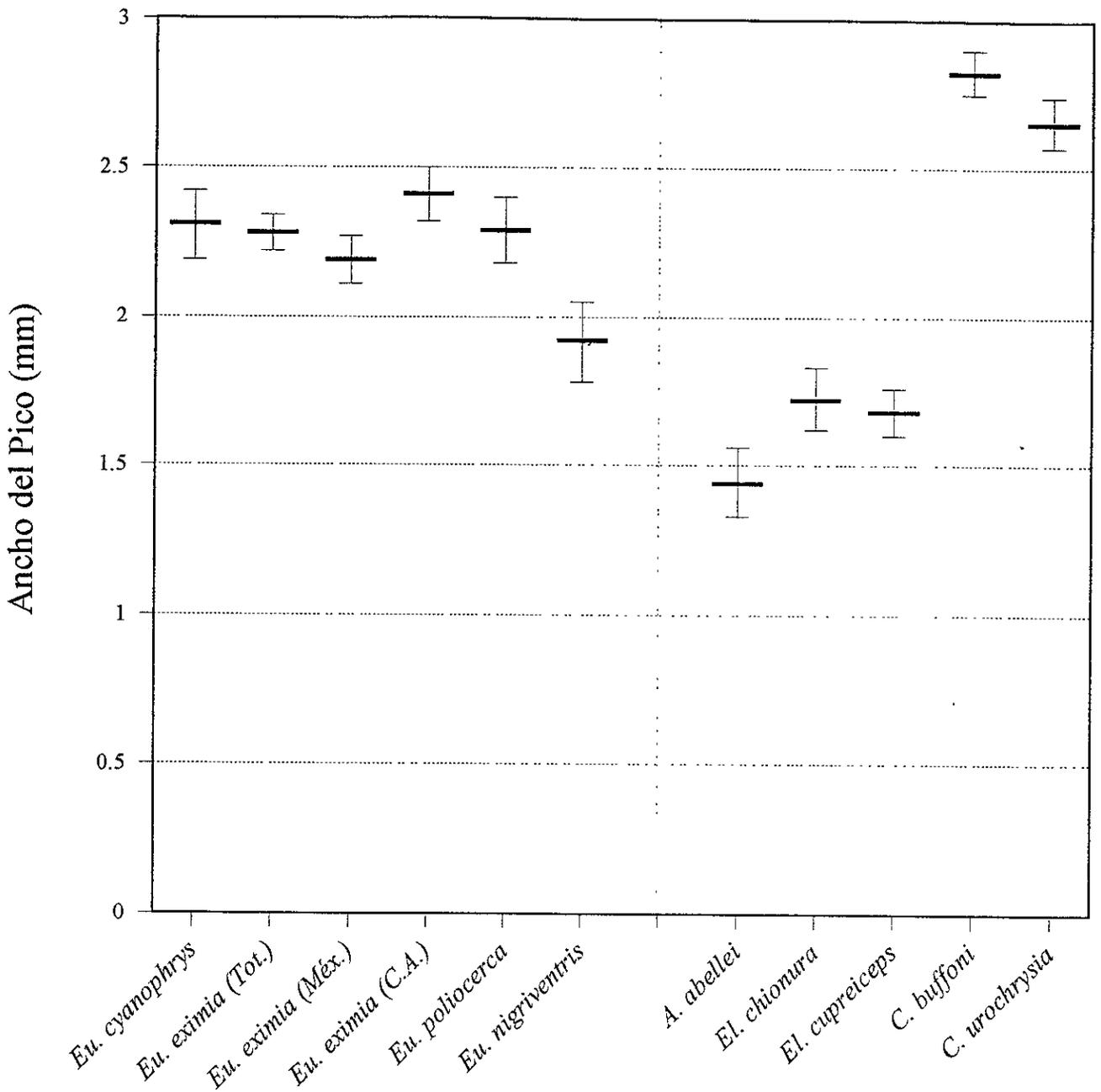


Figura 6. Comparación del ancho del pico (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

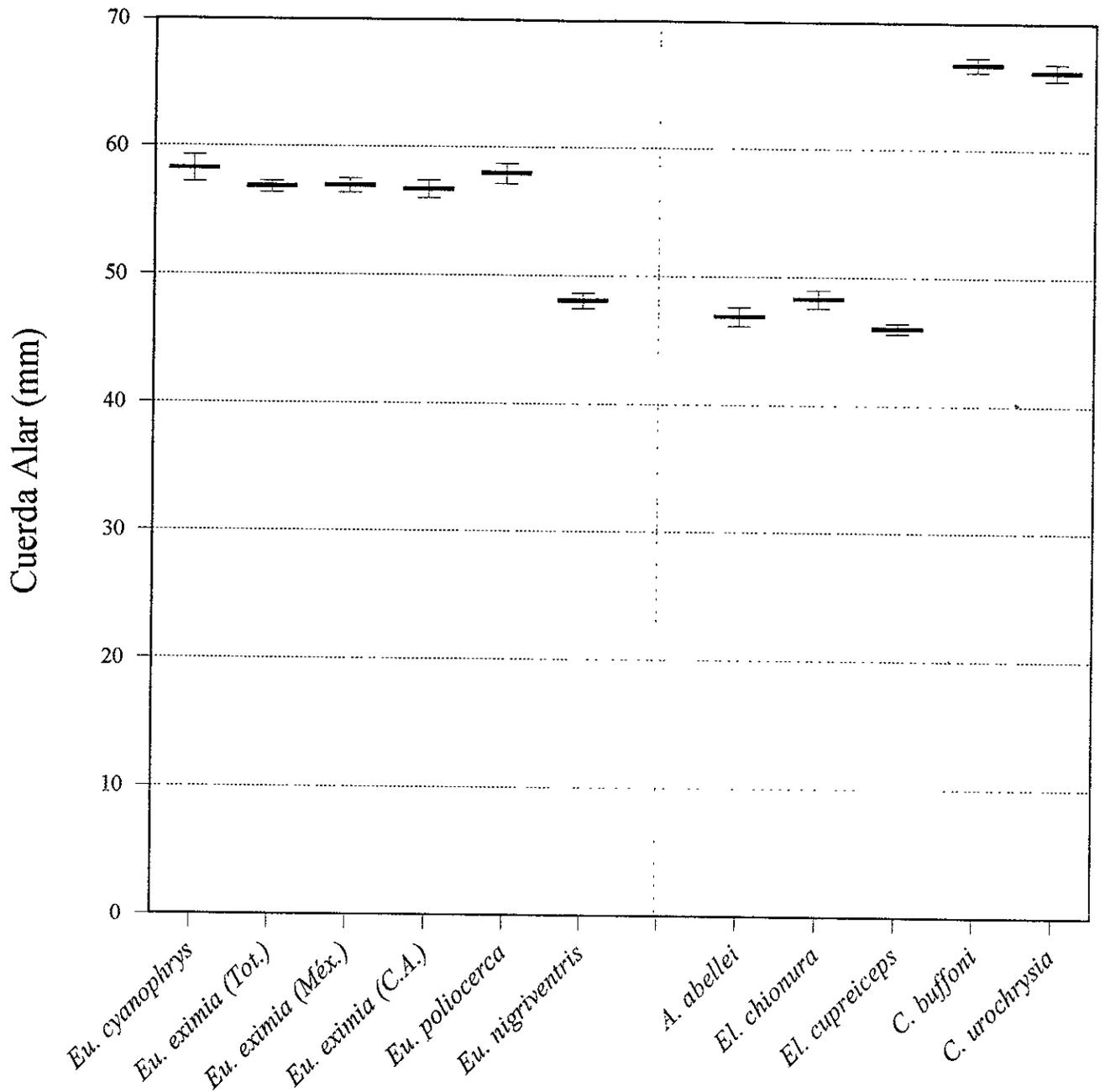


Figura 7. Comparación de la cuerda alar (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

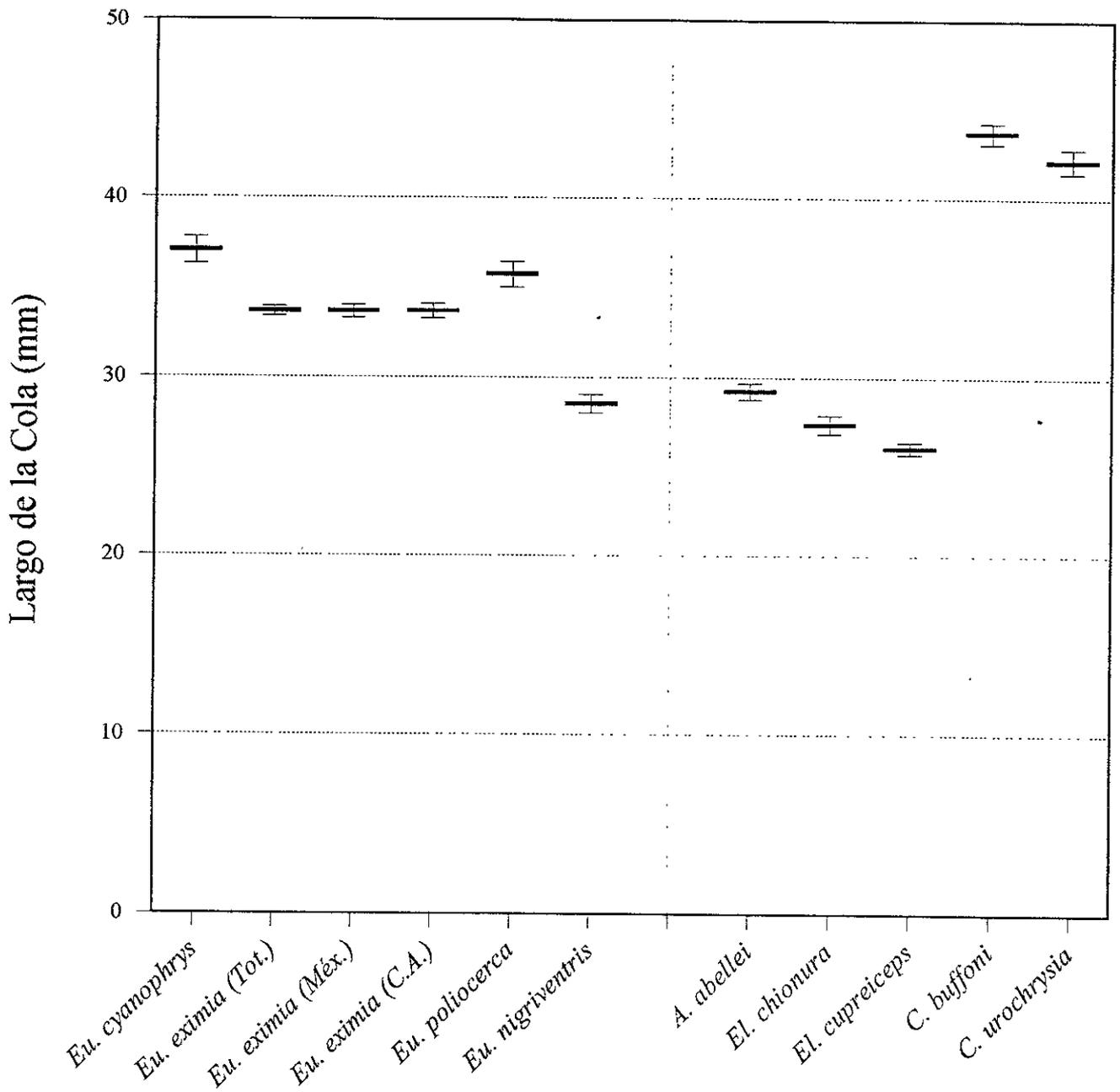


Figura 8. Comparación del largo de la cola (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

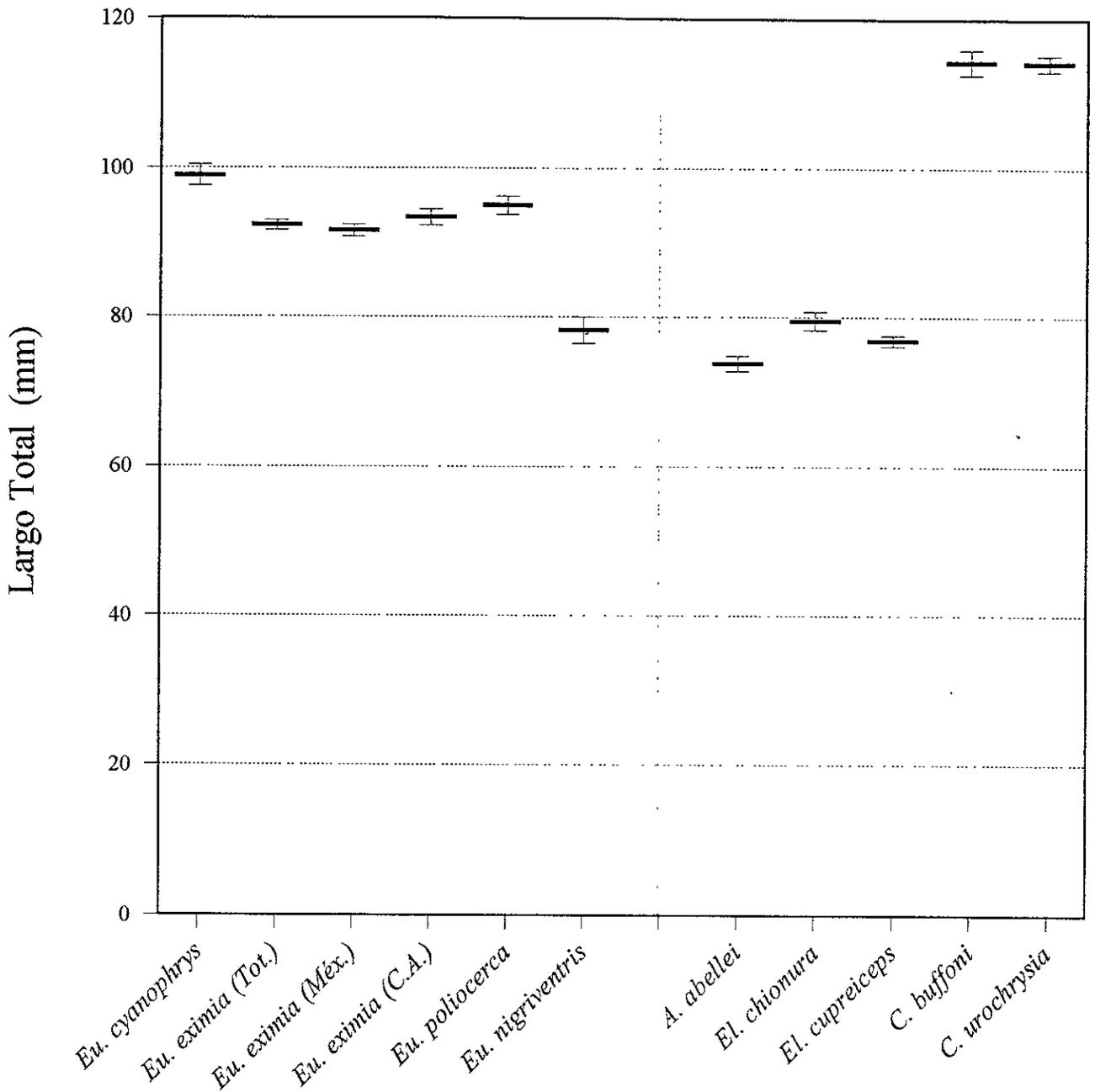


Figura 9. Comparación del largo total del cuerpo (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

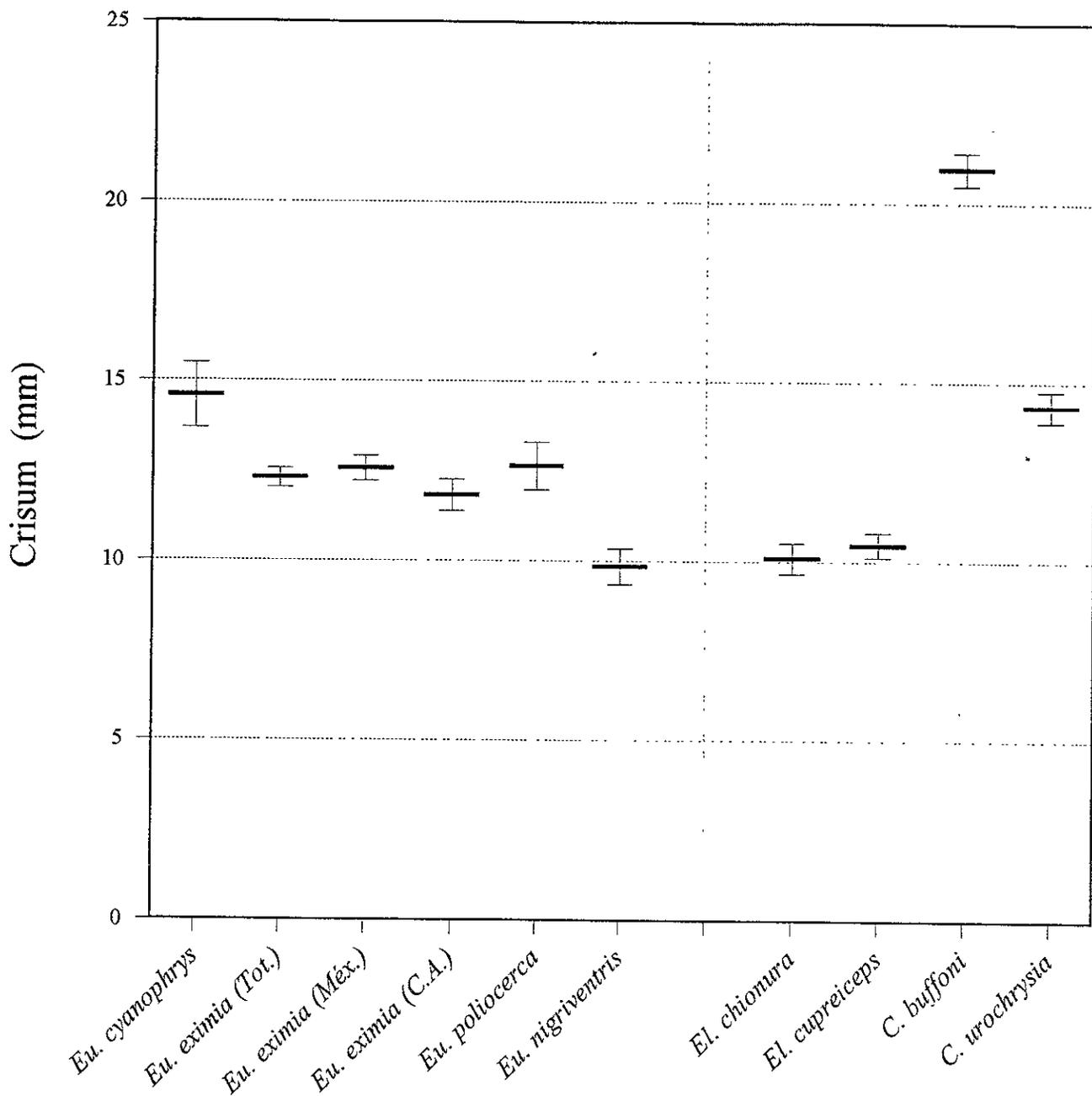


Figura 10. Comparación de la longitud del crisum (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

L. P. D. Tercera Rectriz (mm)

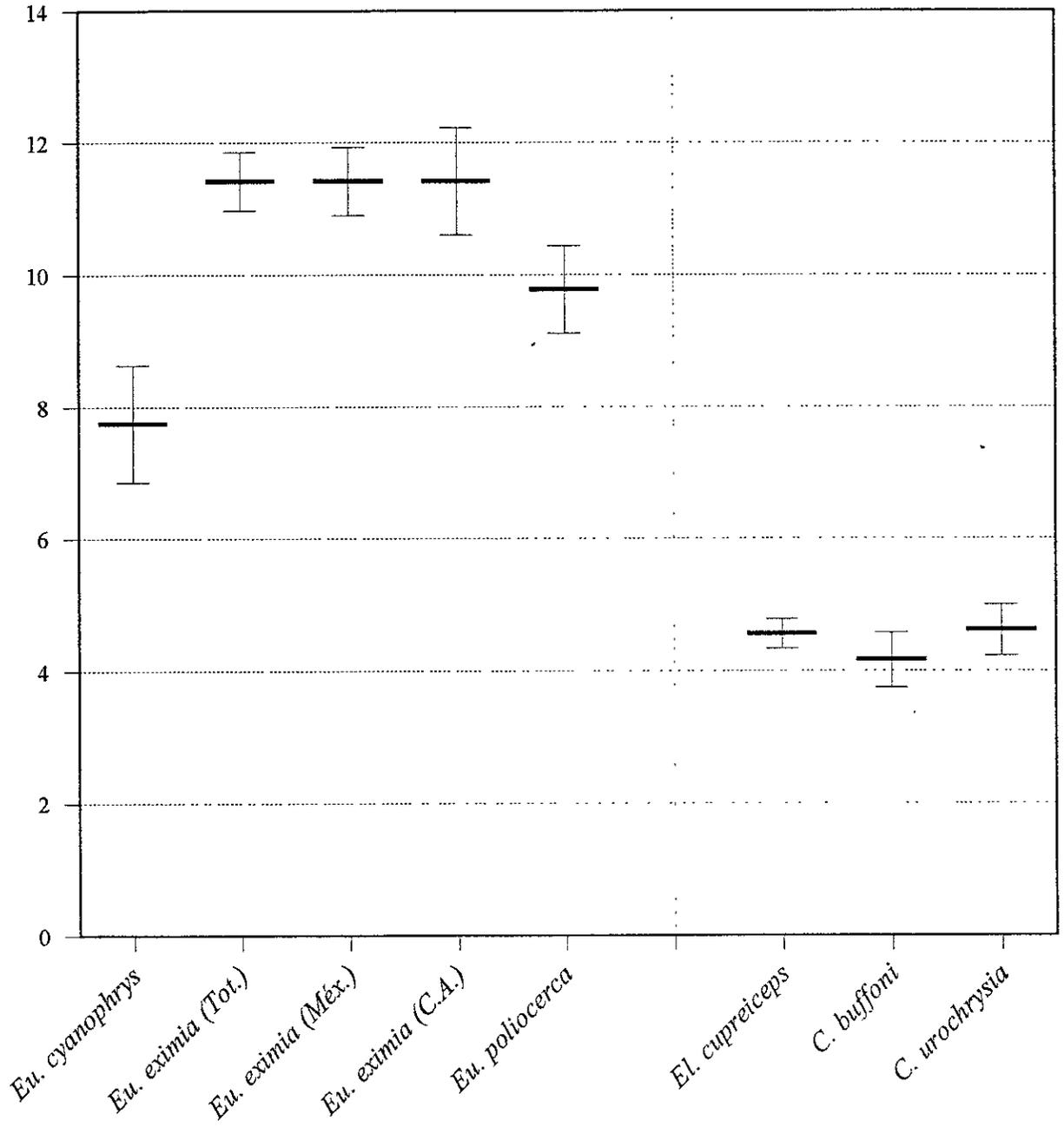


Figura 11. Comparación de la longitud de la porcion distal de la parte ventral de la tercera rectriz (promedio con intervalo de confianza al 95%) de las especies de colibríes estudiadas.

Capítulo 3

El Análisis Filogenético: Métodos, problemas y perspectivas

EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO: MÉTODOS, PROBLEMAS Y PERSPECTIVAS

LUIS E. EGUIARTE¹, VALERIA SOUZA¹, JUAN NUÑEZ-FARFÁN¹
Y BLANCA HERNÁNDEZ-BAÑOS²

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275 CU, Coyoacán 04510, D.F., México.

²Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399 CU, Coyoacán 04510, D.F. México.

Resumen. En el siglo pasado, Darwin y Haeckel fueron los primeros en proponer árboles filogenéticos. Las primeras filogenias fueron construidas intuitivamente, pero a partir de los años cincuenta diferentes investigadores intentaron dar reglas para su reconstrucción. La escuela evolucionista propuso utilizar los principios de la evolución, la escuela de la taxonomía numérica (o fenética) dió origen a los "métodos de distancia", mientras la escuela cladista propone el "método de parsimonia". Los métodos de distancia más utilizados son el UPGMA y el Neighbor-Joining. Los métodos de parsimonia tratan de encontrar el árbol que requiere el menor número de cambios. Existen otros métodos que toman en cuenta a las fuerzas evolutivas, como el de máxima verosimilitud (Felsenstein, 1981). En este artículo discutimos los problemas asociados a la reconstrucción filogenética, las ventajas de los diferentes métodos, y de algunos de los programas de computadora para la reconstrucción filogenética; presentamos asimismo una perspectiva de los usos de las filogenias.

Palabras clave: Evolución, filogenia, reconstrucción filogenética

Abstract. In the last century, Darwin and Haeckel were the first to propose the phylogenetic trees. The first phylogenies were made intuitively, but in the fifties several researchers tried to propose rules for their reconstruction. The evolutionary school intended to use the principles of evolution, the numerical (or pheneticist) school advanced the "distance methods", while the cladistic school proposed the "parsimony method". The UPGMA and the Neighbor-Joining are the more commonly used distance methods. The parsimony method tries to find the tree that requires the smallest number of changes. There are other methods that take into account the evolutionary forces, like the maximum likelihood (Felsenstein, 1981). In this paper we discuss some of the problems associated to phylogeny reconstruction, the advantages of the different methods and of some of the computer available programs, and finally we offer a perspective on the uses of the phylogenies.

Key words: Evolution, phylogeny, phylogenetic reconstruction

El Santo Grial de muchos biólogos evolutivos desde tiempos de Darwin y Haeckel ha sido la obtención de las filogenias. La reconstrucción filogenética se podría considerar como un objetivo central en la biología, ya que la filogenia le da sentido y perspectiva a la información que generan las diferentes ramas de la biología. Sin el marco de referencia de la filogenia, la biología se vuelve una larguísima colección de anécdotas más o menos inconexas. Adicionalmente, la filogenia ocupa un lugar central en la sistemática y la taxonomía, al ayudar a resolver problemas de posición y nomenclatura (Forey, 1992). Por otra parte, las filogenias son una herramienta básica en estudios ecológicos y evolutivos, al utilizar por ejem-

plo, el "método comparativo" (Harvey y Pagel, 1991; Harvey *et al.*, 1996). La reconstrucción filogenética también es relevante al servir como un puente de unión entre la micro y la macroevolución (Avice, 1994).

Recientemente se ha renovado el interés en la reconstrucción filogenética. Esto se debe, en parte, al desarrollo de metodologías explícitas y formales para la reconstrucción de las filogenias, y a su disponibilidad en programas de computadoras "amistosos", que pueden ser usados por cualquier científico. Por otra parte, el interés actual en la filogenia se debe al desarrollo impresionante de nuevos métodos moleculares que permiten, en un tiempo relativamente corto, obtener gran cantidad de datos para muchos taxa.

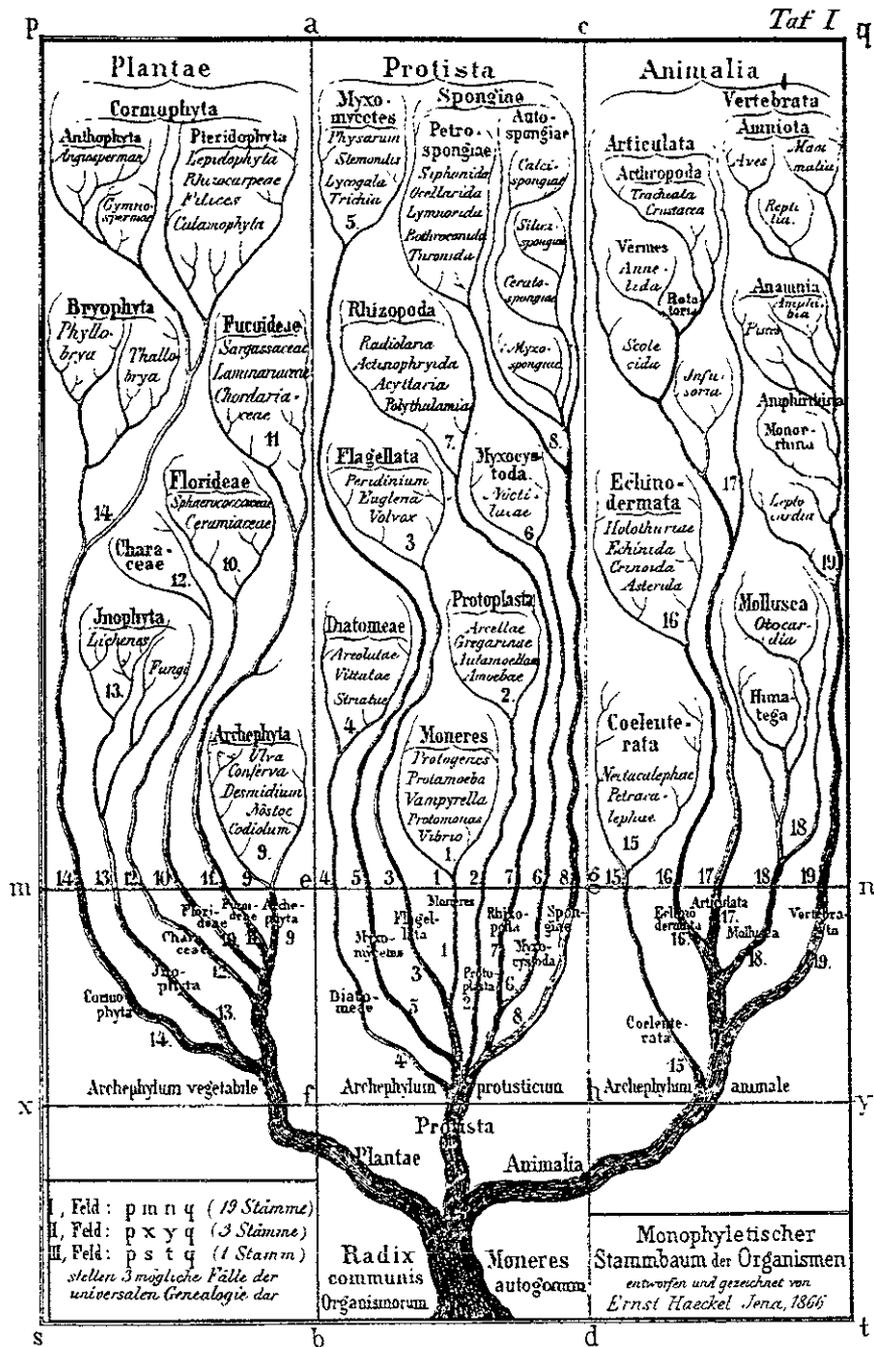


Figura 1. La primera propuesta de un árbol filogenético, según el diagrama original de Haeckel (1866).

Michener, 1958; Sneath y Sokal, 1973). De este ímpetu inicial surgen los métodos de reconstrucción filogenética que revisaremos posteriormente como "métodos de distancia" (Felsenstein, 1982). Por último está la escuela cladista, surgida de las ideas del entomólogo alemán W. Henning y sus alumnos en los años cincuenta, (Henning, 1965), y reforzada por varios taxónomos norteamericanos (Farris, 1982; Hull,

1988). Esta se constituye como una escuela de clasificación biológica con un énfasis en la filogenia.

Es importante mencionar que el análisis filogenético, independientemente de la escuela de clasificación que se siga, debe utilizar caracteres cuantificables, los cuales pueden ser morfológicos (medidas de las estructuras, número de las mismas, formas de un carácter, tipos de compuestos químicos, etc.), o ge-

néticos (tipos y números de cromosomas, similitud de reacciones inmunológicas, hibridación de ADN, presencia o ausencia de isoenzimas o su frecuencia, RFLPs, secuencias de ADN tanto nucleares como de cloroplasto, mitocondria y plásmidos) (Hillis *et al.*, 1996). A partir de estos caracteres, el objetivo de los estudios filogenéticos será reconstruir la historia evolutiva de un grupo, para lo cual deben aceptarse ciertos supuestos. La mayoría de los investigadores interesados en las filogenias asumen explícitamente dos supuestos (Farris 1986):

1] La evolución es "descendencia con modificación"

2] Las similitudes observadas son explicables por herencia y ancestría común.

A partir de aquí, el objetivo fundamental será el encontrar las similitudes de valor sistemático entre taxa, las *homologías*, y rechazar las *analogías*. Cuando una homología entre taxa posee un significado para la reconstrucción filogenética se dice que es un carácter *sinapomórfico*. Los criterios para valorar un rasgo como una homología son: 1] varios caracteres homólogos no concurren en un mismo organismo (*conjunción*); 2] que posea similitud en *topología*, *composición* y *ontogenia*; y finalmente 3] que muestre *congruencia* con otras homologías (Eggleton y Vane-Wright 1994).

Los caracteres homólogos pueden ser de dos tipos (para un grupo particular de organismos): 1] los *sinapomórficos* (i.e., caracteres derivados compartidos) que indican relaciones filogenéticas y están limitados a un subgrupo de los taxa estudiados; y 2] los *simplesiomórficos* (i.e., caracteres primitivos compartidos) que se encuentran en todos los miembros del grupo y son irrelevantes al problema de reconstrucción de las relaciones genealógicas dentro del grupo (i.e., entre subgrupos); además, pueden estar presentes en otros organismos fuera del grupo estudiado, por lo que es posible que sean útiles en el establecimiento de relaciones filogenéticas a otro nivel (i.e., géneros, familias, etc., como lo señaló Darwin).

Dependiendo del tipo de carácter empleado en la reconstrucción filogenética es posible obtener grupos *monofiléticos* (definidos por caracteres sinapomórficos), *parafiléticos* (presencia de caracteres simplesiomórficos), o bien *polifiléticos* (presencia de analogías). Un *autapomorfismo* es un carácter sinapomórfico, único, que define un subgrupo monofilético dentro de los taxa estudiados (usualmente las "puntas" de los árboles) (Henning 1965).

Evidentemente, existe dificultad en reconocer cuándo un rasgo homólogo es apomórfico o simplesiomórfico, y para ello es necesario establecer cuál

ha sido la dirección del cambio evolutivo. Existen varias formas de conocer la dirección del cambio (*polaridad de un carácter*): 1] A través de la *ontogenia* de los organismos en cuestión (los estados más generales de un rasgo se consideran simplesiomórficos). 2] Comparación con un *grupo externo* ("outgroup"); usualmente se usa un taxón fuera del grupo (del "ingroup"), y los caracteres compartidos entre outgroup e ingroup son plesiomórficos, mientras que los exclusivos al ingroup son apomórficos. Adicionalmente existe el criterio de *comunalidad*, en el cual se asume al carácter más común y más raro como plesiomórfico y apomórfico, respectivamente (Eggleton y Vane-Wright 1994). Generalmente, el método del outgroup es el más usado para conocer la polaridad de un rasgo.

Puede entonces notarse que el análisis de reconstrucción filogenética reside de manera importante en dos principios darwinianos: descendencia con modificación, que hace que los rasgos cambien, diverjan o converjan, en el transcurso de la evolución, y que las similitudes entre caracteres reflejan herencia (i.e., distinción del tipo de homología de que se trata).

En una filogenia podemos distinguir varias partes: Los *nodos terminales* que son los taxa actuales en los que se analizaron los caracteres, y los *nodos internos*, que se podrían interpretar como taxa ancestrales, en los cuales se puede intentar la reconstrucción de sus caracteres. La posición de estos nodos en la filogenia constituye la *topología*. El largo de las ramas que conectan a estos nodos puede representar el número de cambios o mutaciones que sucedieron entre un nodo y otro. Por último, se debe tener en cuenta la forma final como se grafica el árbol, ya que un mismo análisis se puede representar de manera gráfica de muchas maneras diferentes, y algunas de ellas pueden sugerir cosas distintas o falsas para la gente no entrenada (Swofford *et al.*, 1996). Así, se pueden graficar los mismos árboles filogenéticos con o sin raíz. El largo de las ramas puede ser 1] proporcional al tiempo divergencia, 2] al número de cambios acumulados entre linajes, o 3] arbitrario (que no contenga ninguna información). Por último, se pueden graficar los árboles de diferentes formas alternativas, pero que contienen la misma información ("network", rectangular, angular, circular, etcétera).

Problemas del análisis filogenético

La reconstrucción filogenética de un grupo de organismos puede ser algo tan elusivo y decepcionante como la búsqueda del Santo Grial por los Caballeros de la Mesa Redonda. Entre las razones que contribuyen a que la reconstrucción filogenética sea un problema muy difícil citamos las siguientes:

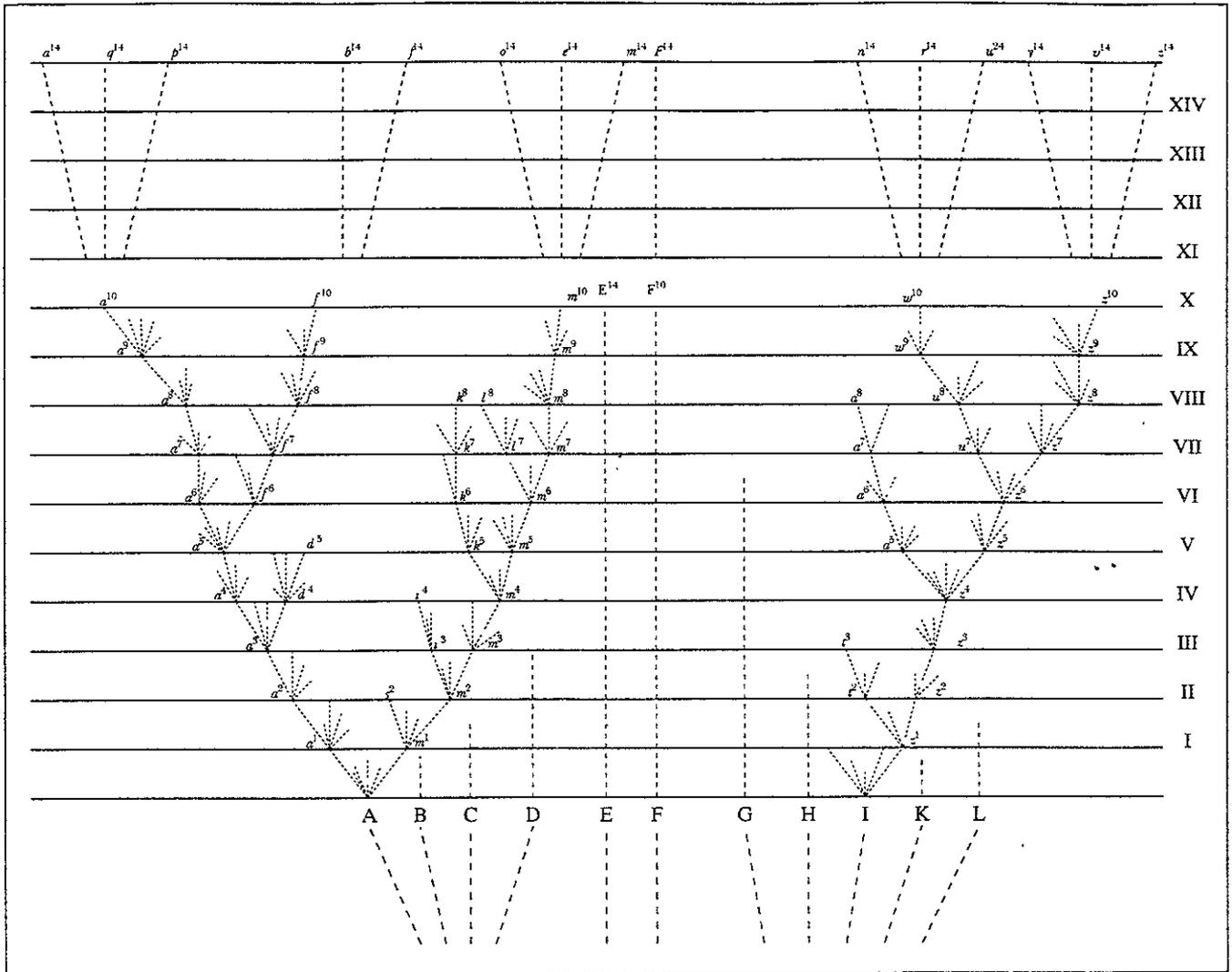


Figura 2. Diagrama original de Darwin (1859) proponiendo una filogenia hipotética.

1] La extensión del "bosque" filogenético. El principal obstáculo para la obtención de la filogenia verdadera lo constituye el hecho de que existen una gran cantidad filogenias alternativas, pero sólo una es la correcta. Por ejemplo, si se quieren analizar 10 organismos, existen más de 2 millones de árboles sin raíz, y más de 34 millones de árboles con raíz (Felsenstein, 1988; Soltis y Soltis, 1996). Así, es muy probable que la filogenia que obtengamos no sea la filogenia verdadera. Otro problema asociado es que varios métodos de reconstrucción filogenética requieren, en principio, de la evaluación de todos los árboles posibles para elegir al que consideran mejor a partir de ciertos criterios. Si se analizan muchos organismos, se necesitan muchos cálculos y, en consecuencia consume mucho tiempo pudiendo en la práctica ser imposible. Esto ilustra también el porqué no es confiable una filogenia basada en la intuición del taxónomo.

2] La heterogeneidad entre las ramas. Otro obstáculo importante es que diferentes caracteres morfológicos o genéticos pueden cambiar a distintas tasas, dentro y entre linajes evolutivos (Gaut *et al.*, 1992; Eguiarte *et al.*, 1994; Li, 1997). Si existen heterogeneidades en las tasas de cambio, significa que no está operando el reloj molecular, y esto ocasiona que los diferentes métodos de reconstrucción filogenética no sean capaces de reconstruir la filogenia real (Hillis *et al.*, 1994; Eguiarte *et al.*, 1994).

3] La convergencia. Adicionalmente, algunos caracteres pueden estar afectados por selección natural y otros procesos genéticos y evolutivos, por lo que puede llegarse a convergencias (*homoplasias*) que sugerirían similitudes evolutivas, aunque los taxa no estén realmente emparentados filogenéticamente (Felsenstein, 1988).

4] Los sesgos de estimación. Por otra parte, los mismos métodos de reconstrucción filogenética pueden tener distintos sesgos en la reconstrucción, que no necesariamente son evidentes (Nei, 1991; Hillis *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995). Por ejemplo, el método de UPGMA tiende a unir entre sí a los linajes con tasas de cambio muy rápidas por un lado, y a los linajes con tasas muy lentas por el otro (Nei, 1991). Desafortunadamente, otros métodos pueden tener sesgos, pero no son bien conocidos (Nei, 1991; Hillis *et al.*, 1994). Por otra parte, los métodos de reconstrucción filogenética tienen una serie de supuestos sobre la genética y el comportamiento de los caracteres, y sobre cómo operan las diferentes fuerzas evolutivas en ellos (Felsenstein, 1982; 1988; Swofford *et al.*, 1996). Por lo tanto, es posible que algunos métodos y sus supuestos no sean los adecuados para los taxa y caracteres que se quiere analizar.

5] Los nodos y puntas perdidos. Otro posible problema al reconstruir la filogenia es que no siempre se tienen los datos de todos los miembros del grupo bajo análisis (*i.e.*, especies o poblaciones). Por lo tanto, es posible que la topología del árbol filogenético sea distinta si se incluye a todos los miembros del grupo). Las especies extintas podrían también ser centrales para entender la evolución del grupo, pero usualmente es imposible o muy difícil incorporarlas al análisis (Hillis *et al.*, 1996).

De manera análoga al problema de la no inclusión de todos los miembros de un grupo, existe la posibilidad de reconstruir una filogenia no incluyendo caracteres de importancia genealógica. Por ejemplo, pueden existir polimorfismos difíciles de detectar en las poblaciones por su baja frecuencia. Este problema se relaciona con el de la distinción entre árboles de genes y árboles de especies (Nei, 1987; Li y Graur, 1991).

6] Flujo génico e hibridación. Un último punto que complica el análisis filogenético es el hecho de que puede existir flujo génico entre las poblaciones o especies que estamos analizando. Este flujo génico puede confundir el patrón evolutivo, ya que no existen buenos métodos para separar en la filogenia la herencia vertical de la transferencia horizontal (Sober, 1988; Slatkin, 1994, Eguiarte y Souza, 1993)

Bases genéticas, fuerzas evolutivas y elección de caracteres

Para poder llevar a cabo un análisis filogenético adecuado, consideramos que es importante entender cómo se comportan genéticamente los caracteres elegidos, y cómo actúan sobre ellos las fuerzas evo-

lutas. Por lo tanto la teoría, técnicas y metodología derivadas de la genética de poblaciones deberían poder explicar a las filogenias (Eguiarte, 1988; Felsenstein 1988; Hartl y Clark, 1989). Desde el punto de vista de la genética de poblaciones, si los genes son totalmente neutros, la filogenia sería simplemente el resultado entre la deriva génica y mutación, que incrementan la diferenciación genética entre las poblaciones, y el flujo génico, que disminuye el aislamiento entre las poblaciones (Kimura, 1983; Hartl y Clark, 1989).

Otras fuerzas evolutivas, como la selección natural, la endogamia, la recombinación (inter e intragénica), y conversión génica/evolución concertada, etc., pueden ser importantes a diferentes niveles del análisis (Hart y Clark, 1989, Li y Graur, 1991, Li, 1997). Esto debe ser tomado en cuenta si se quiere llevar a cabo un análisis evolutivo adecuado.

La elección de los caracteres es crítica. Los caracteres útiles para la reconstrucción filogenética serán los caracteres homólogos. Se necesita tener caracteres homólogos lo suficientemente variables: que no sean demasiado variables, ya que rápidamente se pierde la "señal" evolutiva y no nos permiten distinguir las afinidades evolutivas, ni que sean muy poco variables, ya que si ese es el caso, casi todos los organismos van a ser iguales, y por lo tanto los caracteres no nos dicen nada (Hartl y Clark, 1989, Li y Graur, 1991). Los mejores caracteres para la reconstrucción filogenética serán aquellos poco afectados por el ambiente (*i.e.* son muy heredables), y por la selección natural.

Métodos de reconstrucción filogenética de distancia

La idea fundamental de los métodos de distancia es que los organismos más parecidos deben de ser los filogenéticamente más emparentados. El problema es que el parecido nos puede engañar. La solución que se ha propuesto es utilizar una gran cantidad de caracteres: algunos serán influenciados por la selección, pero la mayoría reflejarán los patrones evolutivos (Sneath y Sokal, 1973; Hull, 1988; Sokal, 1985). Un posible problema es que muchos caracteres morfológicos diferentes pueden estar codificados por un solo gen.

En esencia, los métodos de distancia calculan un *índice de distancia* entre pares de taxa, tomando en cuenta cuáles son los caracteres que comparten y, a partir de ellos, siguiendo una serie de reglas obtienen un árbol filogenético. En otras palabras, reducen todos los caracteres analizados a un solo número (la distancia "evolutiva") entre un par de taxa.

La elección del método para obtener las distancias evolutivas es importante, ya que los diferentes estima-

dores de distancia se construyen a partir de distintos supuestos del proceso evolutivo. En algunos casos, a cierta escala (ecológica o geológica) o tipo de caracteres (isoenzimas, secuencias de ADN, etc.), unos estimadores de distancia pueden ser adecuados y en otros casos pueden ser realmente muy malos (Nei, 1987; Cavalli-Sforza et al., 1994). A una escala ecológica, las herramientas de la genética de poblaciones describen bien la diferenciación genética. La teoría clásica de la genética de poblaciones (la de Wright, Fisher y Haldane) puede ser usada fácilmente y sin modificaciones con datos de isoenzimas (Hedrick, 1983; Eguiarte, 1990) y, con algunas modificaciones, en el análisis de secuencias de ADN (Nei, 1987). Para medir el grado de diferenciación entre las poblaciones, se usan comúnmente varios índices: 1) para pares de taxa (sitios, poblaciones, especies, etc.) y marcadores con comportamiento codominante, como isoenzimas, se emplean las distancia e identidades genéticas de Nei e índices relacionados (ver Hedrick, 1983; Nei, 1987). 2) Para secuencias de ADN, se pueden usar las K (proporciones corregidas de diferencias en nucleótidos, Nei, 1987, Li y Graur, 1991). Otro índice popular son los estadísticos F , en particular los estadísticos G_{st} / F_{st} (Hedrick, 1983; Eguiarte, 1990). Estos estadísticos pueden ser usados para estimar a Nm (tamaño efectivo por la tasa de migración). A mayor diferenciación genética, menor identidad y mayor F_{st} (Eguiarte, 1990, Eguiarte et al., 1993).

Una vez transformada la matriz de caracteres original a una matriz de distancia entre pares de taxa, se requiere elegir el método de reconstrucción filogenética. Existen gran cantidad de métodos, que tienen diferentes supuestos y diferentes capacidades. Entre los más utilizados tenemos al UPGMA y al Neighbor-joining (Unión de vecinos).

UPGMA (unweighted pair group method with arithmetic mean): Este fue uno de los primeros métodos cuantitativos para la reconstrucción filogenética y fue propuesto originalmente por Sokal y Michener (1958). Este es uno de los pocos métodos que dan directamente una raíz (la mitad de la distancia entre la última rama y el resto del árbol), y las distancias de las ramas son simplemente las medias entre las distancias de cada grupo de organismos. La ventaja más grande que tiene este método es que es rápido, y puede ser bastante eficiente en la reconstrucción de la filogenia, si las tasas de cambio son relativamente constantes (e.g., entre linajes bacterianos dentro de una población, ver Souza et al., 1994). Si existe heterogeneidad en la tasa de cambio evolutivo entre linajes, el método de UPGMA puede conducir a errores muy fuertes en la reconstrucción del árbol filogenético (Nei, 1991; Eguiarte et al., 1994, Eguiarte, 1995).

Neighbor-joining (Unión de vecinos de Saitou y Nei 1987). Este es uno de los métodos de distancia más extensivamente usados actualmente (Eguiarte, 1995). Es mucho más robusto a los problemas de diferencias en las tasas de sustitución que el UPGMA y otros algoritmos, y es razonablemente rápido en la búsqueda (Hillis et al., 1994; Eguiarte et al., 1994, Eguiarte, 1995). En este método, se buscan secuencialmente los taxa ("vecinos") que minimizan el largo total del árbol. Cada vez que une un par de taxa, se vuelve a ajustar el largo de las ramas del árbol para cada par de nodos, basándose en la divergencia promedio entre los pares de nodos. Por lo tanto no requiere que exista un reloj molecular estricto (Li, 1997).

Existen otros métodos de distancia, pero se pueden considerar variaciones a los anteriores, como el de Fitch-Margoliash (con o sin reloj molecular, ver Nei, 1987; Swofford y Olsen, 1990), el de Evolución Mínima (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967) y el de distancias transformadas de Farris (1977), entre otros.

Adicionalmente, es posible estimar la confiabilidad de los patrones de ramificación o sus intervalos de confianza con diferentes métodos, siendo los más empleados los de pseudomuestreo, como son el "bootstrap" o el "jackknife" (Felsenstein, 1988, Eguiarte et al., 1994; Swofford et al., 1996; Li, 1997).

Las principales ventajas de los métodos de reconstrucción de distancia es que son sencillos y eficientes, por lo que corren muy rápido aún cuando se analiza un gran número de taxa, aún sin equipo de cómputo muy sofisticado (Eguiarte et al., 1994, Eguiarte, 1995). Por otra parte, se ha demostrado que si se emplea el análisis de distancia adecuado, el método de distancia puede ser tan bueno o mejor que los de parsimonia para encontrar el árbol filogenético verdadero (Nei, 1991; Hillis et al., 1994).

Sin embargo, los métodos de distancia han sido criticados porque se consideran poco realistas y porque no representan bien al proceso evolutivo. Por ejemplo, varios caracteres fuertemente correlacionados no evolucionan de manera independiente, por lo que no se obtendría una filogenia real (Felsenstein, 1988). Por otra parte, si las tasas de cambio son muy heterogéneas entre linajes, es posible que una especie se parezca mucho a su ancestro en varias características, sin que realmente se demuestre que esta especie sea el pariente vivo más cercano a la especie ancestral. Además, es común que si se tienen varias especies muy diferentes o que presentan altas tasas de cambio, los algoritmos de reconstrucción por distancia las presenten como relacionadas, aunque en la realidad podrían ser de las más alejadas en la filogenia (Nei, 1991; Eguiarte et al., 1994). Por último, como ya señalamos, estos métodos usan de manera poco eficiente el to-

tal de información disponible, al transformar todos los caracteres a un solo número.

Métodos de reconstrucción filogenética cladistas y de parsimonia

La idea fundamental de los métodos cladistas es que se tiene que analizar a todos los caracteres de manera individual, en vez de reducir toda la información a un índice de distancia genética, como en los métodos anteriores. Las ideas cladistas originales de Henning (1965) sugerían que a partir de un análisis cuidadoso de los caracteres, se debían encontrar ciertos caracteres idóneos que permitirían reconstruir de manera clara la historia evolutiva de un grupo. Estos caracteres serían caracteres no sólo homólogos, sino "derivados compartidos" (sinapomórficos), mismos que definirían las relaciones filogenéticas (Swofford y Olsen, 1990; Harvey y Pagel, 1991). Los caracteres "derivados compartidos" son los homólogos que sólo se encuentran en dos grupos hermanos. En otras palabras, Henning consideraba que si se analizaban con cuidado los caracteres, se encontrarían aquellos caracteres sinapomórficos que definen de manera clara cada uno de los eventos evolutivos de ramificación, sin problemas de convergencia (Henning, 1965; Felsenstein, 1982). En la práctica, encontrar estos caracteres idóneos es muy difícil, ya que generalmente algunos caracteres apoyan un árbol filogenético, y algunos a otro. Usualmente no existe una solución sencilla para elegir cuáles caracteres apoyan al árbol real, y cuáles, por convergencia evolutiva, generan árboles espurios. En particular, para los datos de secuencia de ADN es muy común que una serie de caracteres nos sugieran una filogenia y otros caracteres otra, debido a que para cada carácter sólo existen cuatro estados posibles (GATC), por lo que las mutaciones que generan convergencia son muy comunes. Así pues, tenemos el llamado "dilema de Henning" (Harvey y Pagel, 1991): ¿Cómo decidir cuáles caracteres usar (y cuáles desechar)? o en otras palabras, ¿cuál de todas las filogenias es la verdadera?

Para resolver el dilema de Henning, siguiendo las ideas cladistas, existen dos posibilidades. Por un lado, están los *Métodos de Compatibilidad (Clique)*, que tratan de identificar el árbol que es apoyado por el mayor número de caracteres (Le Quesne, 1969; Felsenstein, 1982, 1988). Esta metodología suena lógica, pero es poco utilizada en la literatura (para un ejemplo desarrollado, ver Li y Graur, 1991, pp. 124-125), ya que muchas veces produce resultados cuestionables (L.E. Eguarte, *obs. pers.*). Adicionalmente, los algoritmos que utilizan los métodos de compatibilidad son muy lentos, ya que tienen que evaluar todos los árboles

posibles, y cuál árbol apoya cada uno de los caracteres.

La segunda opción metodológica para resolver el dilema de Henning es el *Análisis de Parsimonia*. Los análisis de parsimonia requieren que se tengan caracteres no sólo polimórficos, sino informativos: caracteres que favorezcan un árbol sobre los otros. En principio, se requiere analizar a todos los árboles posibles con los taxa, y evaluar cuántos cambios se requieren en cada uno "reconstruyendo" ancestros en los nodos intermedios (Maddison y Maddison, 1992). El árbol que mejor representa a la filogenia verdadera será aquel que requiera el menor número de cambios (o mutaciones). Así, en un análisis de parsimonia, el criterio para decidir cuál es la mejor reconstrucción de la filogenia verdadera, se reduce a considerar la similitud entre los taxa, analizando cada uno de los caracteres, siguiendo reglas lógicas bien definidas.

Para redondear las ideas expuestas anteriormente, podemos revisar los pasos que se requieren para llevar a cabo un análisis de reconstrucción filogenética de parsimonia: En primer lugar se requiere obtener, para una serie de taxa (poblaciones, especies, géneros, etc.), varios caracteres que parezcan ser buenos, o sea que consideramos que están siendo poco afectados por la selección o el ambiente, y que se puedan codificar en categorías claras, con poca o ninguna sobreposición; y en los cuales se puedan definir los estados de carácter. En términos generales, como regla de dedo, podemos señalar que para que se pueda hacer un buen análisis de parsimonia se *necesita analizar más caracteres que taxa*. En segundo lugar, se analizan todos los árboles filogenéticos posibles para estos taxa y, para cada uno de los árboles, se cuenta el número de cambios necesarios para que a partir de todos los caracteres presentes en un taxón, se pueda obtener los caracteres presentes en todos los otros taxa. El árbol que requiera menos cambios (o pasos), será el que se considere que representa mejor la filogenia verdadera. Debido a la gran cantidad de árboles posibles, este es un proceso muy tardado. Para encontrar el árbol más corto, se han propuesto una serie de algoritmos de búsqueda, llamados "métodos heurísticos". Estos pretenden encontrar, a partir de los cambios sobre una filogenia preliminar, el árbol más corto sin tener que analizar todos los árboles posibles (ver Swofford *et al.*, 1996). El problema de estos métodos heurísticos es que no siempre encuentran el árbol más corto, especialmente si se analizan muchos taxa. Este fenómeno se conoce como las "islas de parsimonia" (Maddison, 1991; Chase *et al.*, 1994; Soltis y Soltis, 1996). Para tratar de encontrar el árbol más corto, se sugiere repetir búsquedas heurísticas varias veces, a partir de árboles generados al azar.

Existen varias decisiones que se deben realizar en un análisis de parsimonia. En primer lugar, se debe decidir si los estados de los caracteres están ordenados o desordenados. Son estados de carácter ordenados (*e.g.*, 1,2,3,...,n) cuando se tiene que pasar por estados intermedios para llegar a otro, en una serie (por ejemplo, cambio de un estado 1 al 2 para llegar al 3; involucrando dos cambios). Mientras que se consideran caracteres desordenados, si se asume que éstos pueden cambiar libremente a cualquiera de los diferentes estados de carácter (por ejemplo, del estado 1 al 3, sin pasar por el 2; todos los cambios implican un igual número de pasos) (Kitching, 1992; Maddison y Maddison, 1992).

Una segunda decisión consiste en dar peso diferencial a ciertos cambios o a ciertas mutaciones (para tomar en cuenta, por ejemplo diferente posibilidad de cambio entre transiciones y trasversiones en el ADN). En un análisis de parsimonia también se puede decidir el método de reconstrucción de los nodos intermedios (caracteres de los ancestros; Maddison y Maddison, 1992).

Existen diferentes versiones de algoritmos de parsimonia. Estas versiones se reducen a 1] permitir que los caracteres puedan cambiar libremente de estado (parsimonia de Wagner); o 2] considerar que es muy difícil que un carácter que ha cambiado regrese al estado original (parsimonia de Dollo), o 3] que esto es simplemente imposible (Camin-Sokal) (Swofford *et al.*, 1996).

Un problema interesante y potencialmente grave de los análisis de parsimonia es que rara vez se obtiene un solo árbol más parsimonioso. Esto es común si no se tienen suficientes caracteres. El problema se puede resolver tratando de incluir un mayor número de caracteres informativos, pero esto no es posible siempre. Para tratar de resolver este problema, se han propuesto métodos para darles un peso diferencial a ciertos cambios (mayor peso a los más informativos, menor peso a los que presentan tasas de cambio demasiado altas o donde se sospecha demasiada convergencia). De esta manera se puede intentar obtener una mejor estimación de la filogenia real (Albert *et al.*, 1993). Alternativamente, se pueden obtener los árboles *consenso*, que son una especie de árbol promedio de todos los árboles más parsimoniosos obtenidos. La obtención del árbol consenso no es trivial y su uso ha sido criticado por la comunidad cladista, en particular porque podrían obtenerse reconstrucciones de ancestros no presentes en ninguno de los árboles más parsimoniosos (Swofford, 1991a). Programas como el PAUP (Swofford, 1991b) ofrecen diversas opciones para la obtención de árboles consenso.

Para analizar qué tan bien funcionan los caracteres en la reconstrucción filogenética, se han propuesto varios índices, como el *Índice de Consistencia* y el *Índice de Retención* (Siebert, 1992; Eggleton y Vane-Wright 1994). Por otra parte, para ver qué tan buena es la reconstrucción, se pueden utilizar métodos de pseudomuestreo, como "jackknife", "bootstrap", ya sea reemplazando los caracteres o los taxa (Felsenstein, 1988, 1988; Swofford, 1996; Li, 1997). Existen otros tipos de análisis, como el llamado "decay analysis". En este análisis se obtienen árboles con 1,2,3,...,n pasos más largos que el árbol más parsimonioso. Se considera que si una ramificación se conserva en árboles varios pasos más largos que el árbol más parsimonioso, esta ramificación está bien apoyada por los datos, y por lo mismo es confiable (Bremer, 1988; Eguiarte *et al.*, 1994).

El método de parsimonia es el favorito de muchos investigadores, ya que presenta varias ventajas, como la de ser un método lógicamente claro, en el cual el investigador puede entender la opciones y los supuestos del análisis. Por otra parte, es muy robusto ya que recupera los árboles verdaderos en muchos casos (Hillis *et al.*, 1994; Swofford *et al.*, 1996; Li, 1997), y en ocasiones funciona igual que los métodos con procesos evolutivos explícitos, como el de máxima verosimilitud (Sober, 1988; Felsenstein, 1988). Por otra parte, el método de parsimonia se considera un método superior a los de distancia, al utilizar la información individual de cada uno de los caracteres y no condensarla en un solo valor de distancia, del cual no puede rescatarse la información original posteriormente.

Sin embargo, los métodos de parsimonia tienen una serie de problemas potenciales. El más grave, es que la evolución no sigue un proceso necesariamente parsimonioso: los cambios en los caracteres de los organismos no siempre siguen una ruta del menor cambio posible. Por ejemplo, en algunos ambientes, algunos caracteres cambian más rápido debido a que son resultado de selección natural u otro proceso evolutivo. No existe ningún principio biológico o evolutivo que garantice que todos los caracteres están evolucionando según un proceso mínimo de cambio, que sería el supuesto explícito de la parsimonia. Los cladistas argumentan que es un problema de inferencia, y que el árbol más parsimonioso representa, en términos generales, al árbol "más probable" (Farris, 1982; Felsenstein, 1982; Sober, 1988).

Otro problema del método de parsimonia, en este caso puramente logístico, es que los algoritmos utilizados son muy lentos y se puede requerir de meses de cómputo si se analizan matrices de datos grandes (Chase *et al.*, 1993; Eguiarte, 1995; Soltis y Soltis, 1996).

Por otra parte, como ya mencionamos, se pueden llegar a obtener muchos (millones o más) árboles igualmente parsimoniosos. Por último, no se puede hacer estadística para comparar árboles, sino sólo contar el número de pasos (Felsenstein, 1988; Swofford *et al.*, 1996; Li, 1997).

Métodos de reconstrucción filogenética a partir de procesos evolutivos explícitos

Desarrollar métodos que consideren de manera explícita y realista a las fuerzas evolutivas y las características genéticas de los caracteres, es una prioridad para poder reconstruir de manera objetiva a la filogenia verdadera (Felsenstein, 1982, 1988; Swofford *et al.*, 1996; Li, 1997). Este es un problema en el que están trabajando de manera activa varios grupos de evolucionistas. El método más conocido actualmente es el de "maximum likelihood" (máxima verosimilitud) de Felsenstein (1981, 1982, 1988) para secuencias de ADN. Este método considera el ajuste entre un modelo del proceso evolutivo (las probabilidades de mutación de una base en otra, la importancia de la deriva génica, etc.), los datos (secuencias de ADN por ejemplo), y cada uno de árboles filogenéticos posibles. Así, se encuentra el mejor árbol filogenético, o sea el que da el valor de *likelihood* más adecuado. Este método es considerado uno de los mejores para la reconstrucción filogenética, ya que es muy resistente a heterogeneidades en las tasas de sustitución, y generalmente es el mejor para encontrar, en la mayoría de los casos, el árbol original (Hillis *et al.*, 1994; Li, 1987). Su problema es que es muy lento, ya que requiere estimar todos los árboles (aunque se pueden usar algoritmos de búsqueda heurísticos), y los cálculos para cada árbol son laboriosos, por lo que en la práctica muy difícil usarlo para más de 10 taxa (ver Duvall *et al.*, 1993 a y b)

Programas de reconstrucción filogenética

Existen una gran cantidad de programas de reconstrucción filogenética disponibles. Una lista, con las direcciones en donde pueden obtenerse, se encuentra en el apéndice de Swofford *et al.*, (1996, pp. 510-514). Brevemente, los más usados son: BYOSIS (Swofford y Selander, 1981), que se utiliza para analizar datos de frecuencias alélicas, como los de genética de poblaciones, y puede producir matrices de distancias y reconstrucción filogenéticas con diferentes métodos; sólo disponible en formato DOS para PC. El programa clásico de reconstrucción filogenética es el PHYLIP de Felsenstein (1991), que incluye gran cantidad de documentación, y opciones que van desde calcular

matrices de distancias con varios métodos, hasta la reconstrucción con métodos de distancias, parsimonia, compatibilidad y máxima verosimilitud. También incluye opciones para obtener análisis de "bootstrap" y para graficar los árboles. El programa está disponible tanto en formato DOS como Macintosh. El PAUP de Swofford (1991), que en sus versiones pasadas es un excelente y claro programa para análisis de parsimonia, con gran cantidad de opciones. Existe una versión rudimentaria para PC, pero las versiones más conocidas son para Macintosh. Se ha anunciado una versión más poderosa, que incluye opciones de distancia y maximum likelihood tanto para PC como para Macintosh. Otro programa es el MacClade, de Maddison y Maddison (1993), que es un bonito programa para computadoras Macintosh, que permite la construcción de matrices y la exploración de diferentes árboles filogenéticos, siguiendo ideas cladistas. Se puede usar muy bien como complemento del PAUP. Otro programa de reconstrucción filogenética que ha adquirido popularidad es el MEGA, del grupo de Nei (Kumar *et al.*, 1993), que incluye varias opciones para análisis molecular, alineación y reconstrucción filogenética; está disponible en formato PC.

Discusión y perspectivas

Con el desarrollo de métodos más económicos y eficientes de secuenciación de ADN, y con la disponibilidad de computadoras más poderosas, rápidas y baratas, junto con mejores algoritmos y programas de computación, es claro que cada vez vamos a obtener más y mejores reconstrucciones filogenéticas. Consideramos que no se debe perder el tiempo en largas y estériles controversias, como la discusión entre cladistas *vs.* feneticistas, que dominó el campo hasta muy recientemente, sino que se necesita reconocer que existen diferentes metodologías complementarias, cada una con ventajas y desventajas. Por otra parte, no debemos olvidar que la evolución molecular es mucho más que sólo la reconstrucción filogenética (ver Hartl y Clark, 1989; Li y Graur, 1991; Selander *et al.*, 1991; Takhahata y Clark, 1993; Avise, 1994; Hillis *et al.*, 1996; Harvey *et al.*, 1996; Li, 1997), que las filogenias por sí mismas no pueden representar la totalidad del proceso evolutivo, y que en muchos casos la reconstrucción filogenética no es un fin, sino sólo una herramienta (tal vez muy importante) dentro del análisis evolutivo. Así, nosotros proponemos un enfoque práctico y ecléctico, en el que se utilicen los diferentes métodos y herramientas disponibles, y que lo que debe tenerse claro es que existen principios genéticos y diferentes fuerzas evolutivas actuando sobre el material genético de las poblaciones.

Actualmente es un momento excitante dentro de la biología general, ya que los datos moleculares y las filogenias nos permiten conocer muchos patrones y procesos que no estuvieron disponibles para Darwin ni los biólogos de la síntesis evolutiva. Con los datos moleculares y de filogenia podemos conocer el parentesco entre todos los organismos y, a partir de calibraciones cuidadosas del reloj molecular, conocer cuándo se separaron, aún sin poseer un buen registro fósil. Esto habla de la posibilidad de realizar detallados estudios ecológicos y evolutivos de los organismos, de sus caracteres, y de sus adaptaciones, a partir de comparaciones estadísticas cuidadosas conocidas mejor como el "método comparativo".

Aparentemente, ese Santo Grial biológico, la reconstrucción de la historia genealógica de todas las líneas biológicas, puede ser una meta alcanzable en los próximos años, y posiblemente constituirá realmente una nueva síntesis biológica, y permitirá la realización de las metas trazadas en la revolución Darwiniana (Clegg *et al.*, 1991). Esperamos que los biólogos comiencen a familiarizarse no sólo con los métodos y principios de la reconstrucción filogenética, sino con los resultados y herramientas que ofrece la evolución molecular y la genética de poblaciones. Asimismo, será necesario que los usen, de manera rigurosa, en el análisis de los problemas que están estudiando.

Es probable que las muchas hipótesis filogenéticas producidas hasta ahora sean incorrectas, pero constituyen el punto de partida de nuevas investigaciones. Regresando a las palabras de Darwin:

"Finally, the several classes of facts which have been considered in this chapter seem to me to proclaim so plainly, that the innumerable species, genera, and families of organic beings which this world is peopled have all descended, each within its own class or group, from common parents, and have all been modified in the course of descent, that I should without hesitation adopt this view, even if it were unsupported by other facts or arguments". Ch. Darwin (1859, cap. XIII)

Agradecimientos

Jordan Golubov revisó cuidadosamente una versión previa de este manuscrito. La investigación se ha realizado con apoyo de los proyectos CONACYT (N9312-3675) y PAPIIT de la DGAPA, UNAM (IN205894) a LEE.

Literatura citada

Albert V.A., Chase M.W. y Mishler B.D. 1993. Character weighting for cladistic analysis of protein-coding DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:752-766.

- Avice J.C. 1994. *Molecular markers, Natural History and Evolution*. New York. Chapman Hall.
- Bremer K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42:795-803.
- Cavalli-Sforza L.L. y Edwards W.F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 32:550-570.
- Clegg M.T., Felsenstein J., Fitch W., Goodman M., Hillis D., Riley, M., Ruddle F., Sankoff D., Arzberger P., Courtney M., Harriman P., Lynch C., Plesset J., Weiss M. y Yates, T. 1992. Position paper on molecular evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1:84-85.
- Chase M. W. Soltis D.E., Olmstead R.G., Morgan Les, D.H., Mishler B.D., Duvall M.R., Price R.A., Hills H.G., Qiu Y.L., Kron K.A., Rettig, J.H., Conti E., Palmer J.D., Manhart, J.R., Systma K.J., Michaels H.J., Kress W.J., Karol K.G., Clark W.D., Hedrén M., Gaut B.S., Jansen R.K., Kim K., Wimpee C.F., Smith J.F., Furnier G.F., Strauss S.H., Xiang Q., Plunkett G.M., Soltis P.S., Swensen S.M., Williams S.E., Gadek, P.A., Quinn C.J., Eguiarte L.E., Golenber, E., Learn, Jr. G.H., Graham S., Barrett S.C.H., Dayanandan S. y Albert V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:528-580.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London, first edition.
- Duvall, M. R., Clegg M.T., Chase M.W., Clark, W.D., Kress, J.W., Hills H.G., Eguiarte L.E., Smith F.J., Gaut B.S., Zimmer E.A. y Learn Jr. G.H. 1993. Phylogenetic hypothesis for the Monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80:607-619.
- Duvall M.R., Learn Jr. G.H., Eguiarte L.E. y Clegg M.T. 1993. Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90:4641-4644.
- Eggleton P. y R.I. Vane-Wright. 1994. Some principles of phylogenetics and their implications for comparative biology. En: Eggleton P., y Vane-Wright R.I. Edrs. *Phylogenetics and ecology*. Academic Press, London. 345-366.
- Eguiarte L.E. 1988. Una guía para principiantes en la genética de poblaciones. En: Olea-Franco A. Edr. *Polémicas Contemporáneas en Evolución*, AGT editores, México, D.F. 41-56.
- Eguiarte L.E. 1990. *Genética de poblaciones de Astrocaryum mexicanum Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de doctorado, Centro de Ecología, UNAM.
- Eguiarte L.E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de las familias Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:45-56
- Eguiarte L.E., Búrquez A., Rodríguez J., Martínez-Ramos M., Sarukhán J., y Piñero D. 1993. Direct and indirect esti-

- mates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* 47:75-87
- Eguiarte L.E. y Souza V. 1993. Evolución experimental en bacterias: Diez mil generaciones del experimento de Irvine, California. En: Nuñez-Farfán J, Cordero C. Edrs. *Tópicos de Biología Evolutiva I: Diversidad y Adaptación*. Centro de Ecología, UNAM, México, 129-153.
- Eguiarte L.E., Duvall M.R., Learn, Jr. G.H. y Clegg M.T. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons: An analysis based on the *rbcl* gene sequence. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:35-56.
- Farris, J. 1977. On the phenetic approach to vertebrate classification. En: Hecht M.K., Goody P.C. y Hecht B.M., Edrs. *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York, 823-850.
- Farris J. 1982. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick, N., Funk, V. Edrs. *Advances in cladistics: Proceedings of the second meeting of the Willi Henning Society*. Columbia University Press, New York, 7-36.
- Felsenstein, J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Quarterly Review of Biology* 57:379-404.
- Felsenstein J. 1988. Phylogenies from molecular sequences: Inferences and reliability. *Annual Review of Genetics* 22:521-565.
- Felsenstein J. 1991. *Phylogeny Inference Package*. Univ. Wash. Press, Seattle.
- Forey P.L. 1992. Formal classification. En: Forey P.L., Humpries C.J., Kitching I.J., Scotland R.W., Siebert D.J. y Williams D.W. Edrs. *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford, Claredon Press, 124-136.
- Gaut, B.S., Muse S.V., Clark W.D. y Clegg M.T. 1992. Relative rates of nucleotide substitution at *rbcl* locus in monocotyledonous plants. *Journal of Molecular Evolution* 35:292-303.
- Hartl D.L. y Clark A.G. 1989. *Principles of population genetics*. Second edition. Sunderland, Mass: Sinauer.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen*. 2 vols. Georg Reimer, Berlin.
- Harvey P.H. y Pagel M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford.
- Hedrick P.W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International. Boston.
- Henning W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10:97-116.
- Hillis D.M., Hueisenbeck J.P. y Cunningham C.W. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264:671- 677.
- Hillis, D.M., Moritz C. y Mable B.K. 1996. *Molecular systematics*, second edition, Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Hull D.L. 1988. *Science as a process*. University of Chicago press, Chicago.
- Kimura M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge, University Press.
- Kitching I.J. 1992. Tree building techniques. En: Forey P.L., Humpries C.J., Kitching I.J., Scotland R.W., Siebert D.J., y Williams D.W. Edrs. *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford: Claredon Press, 44-71.
- Kumar S., Tamura K. y Nei M. 1993. *MEGA: Molecular Evolutionary Genetic Analysis, version 1.0*. Pennsylvania State University, University Park, PA.
- Le Quesne W. 1969. A method of selection of charcteres in numerical taxonomy. *Systematic Zoology* 18:201-205.
- Li W.H. 1997. *Molecular Evolution*. Sinauer. Sunderland, Mass.
- Li W.H. y Graur D. 1991. *Fundamentals of Molecular Evolution*. Sunderland, Mass: Sinauer.
- Maddison D.R. 1991 The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* 40:315-328.
- Maddison W.P. y Maddison D.R. 1992. *MacClade, version 3.0*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Cambridge, Cambridge Univeristy Press.
- Mayr E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw Hill, New York.
- Mayr E. 1981. Biological classification: towards a synthesis of opposing methodologies. *Science* 214:510-516.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought*. Bleknep Press, Cambridge, Mass.
- Michener C.D. y Sokal R.R. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11:130-162.
- Nei M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press.
- Nei M. 1991. Efficiencies of different tree-making methods for molecular data. En: Miyamoto M.M. y Cracraft J. Edrs. *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. Oxford University press, New York. 90-128
- Saitou N. y Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*. 4:406-425.
- Selander R.K., Clark A.G. y Whittam T.S. Edrs. 1991. *Evolution at the molecular level*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Siebert D.Y. 1992. Tree statistics; trees and "confidence"; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: Forey P.L., Humpries C.J., Kitching I., Scotland R.W., Siebert D.J. y Williams D.W. Edrs. *Cladistics. A practical course in systematics*. Claredon Press, Oxford. 72-88
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Slatkin M. 1994. Gene flow and population structure. En Real L.A. Edr. *Ecological Genetics*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 3-17.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Sokal R.R. 1985. The continuing search for order. *American Naturalist* 126: 729-749.
- Sokal R.R. y Michener C.D. 1958. A statistical method for

- evaluation systematic relationships. *University of Kansas Scientific Bulletin* 28:1409-1438.
- Sober, E. 1988. *Reconstruction of the past: Parsimony, evolution and inference*. The MIT press. Cambridge, Mass.
- Soltis, A.S. y Soltis D.E. 1996. Phylogenetic analysis of large data sets. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 99-113.
- Souza V., Eguiarte L., Avila G., Cappello R., Gallardo C., Montoya J. y Piñero D. 1994. Genetic structure of *Rhizobium etli* biovar *phaseoli* associated with wild and cultivated bean plants (*Phaseolus vulgaris* and *P. coccineus*) in Morelos, Mexico. *Applied and Environmental Microbiology* 60: 1260-1268.
- Swofford D.L. 1991a. When are phylogenetic estimates from molecular data incongruent. En: Miyamoto M. M., Cracraft, J. Edrs. *Phylogenetic analysis of DNA sequences*, Oxford, New York, 294-333.
- Swofford D.L. 1991b. PAUP 3.0s: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony. User's Manual*. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Swofford D.J. y Selander R.B. 1981. BIOSYS-1: FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72: 281-283.
- Swofford D.L., Olsen G.J., Waddell P.J. y Hillis D.H. 1996. Phylogenetic inference. En Hillis, D.M., C. Moritz y B.K. Mable Edrs. *Molecular systematics*, second edition, Sinauer Associates, Sunderland, Mass., 407-514.
- Takahata N., Clark A.G., Edrs. 1993. *Mechanisms of molecular evolution*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo.

CAPÍTULO 4

MOLECULAR PHYLOGENETIC STUDIES OF THE HUMMINGBIRD GENERA *Eupherusa* AND *Amazilia* WITH COMMENTS ON HIGHER LEVEL RELATIONSHIPS

ABSTRACT

Despite the fact that the hummingbirds (Trochilidae) form the largest non-passerine bird family, their phylogeny and evolution are poorly understood. The objective of this paper is to evaluate the usefulness of mitochondrial cytochrome-b DNA sequences in resolving hummingbird phylogeny. We obtained partial cyt-b (433 bp) sequences of 20 species of hummingbirds from a total of 40 individuals representing both recognized subfamilies (Phaethornithinae and Trochilinae), as well as conspecific populations. Emphasis was placed on species relationships in the genera *Amazilia* and *Eupherusa*. A total of 162 sites was variable (37.41%), and 96 sites (22.1%) were phylogenetically informative; most changes occurred at third positions (75.1%), followed by first (15.8%) and the second (9.1%) positions. Twenty one different haplotypes were distinguished. Sequences from different individuals of a given species were the same, with the exception of *Eupherusa eximia* populations from Mexico which differed at 20 positions (4.6%) from putative conspecific specimens sampled from Central America. The average number of differences between sequences in *Eupherusa* was 3.74%, whereas in *Amazilia* it was 10.06%. For the Trochilinae subfamily, sequence divergence averaged 9.82%, whereas the average distance separating Phaethornithinae-Trochilinae was 12%. Unordered/unweighted maximum parsimony searches found 14 equally most parsimonious trees, and an analysis with a transition:transversion ratio of 2:1 revealed three most parsimonious trees; neighbor-joining and maximum likelihood analyses supported conclusions from maximum parsimony: 1) *Eupherusa* is paraphyletic, with *Abellia* inside *Eupherusa*, and *Elvira* and *Chalybura* are closely related to this clade, 2) *Amazilia* is polyphyletic, including at least 3 different lineages, 3) *Colibri thalassinus* is closely related to *Amazilia beryllina* and to *A. cyanocephala*, 4) two bee hummingbirds (*Calothorax* and *Atthis*) probably form a group, 5) *A. viridifrons* is at the base of the Trochilinae, and 6) the separation between subfamilies is consistently observed, but the subfamilies are not as distant as one might expect.

INTRODUCTION

Hummingbirds (Trochilidae) have been the focus of numerous ecological studies because of their highly specialized morphology, physiology and behavior (Johnsgard 1983; Feinsinger and Colwell 1978, Bleiweiss 1990). In contrast, there are few systematic studies of the group, despite the fact that the Trochilidae is the largest family of non-passerine birds, with ca. 325 species from 110 genera (Johnsgard 1983, Gill and Gerwin 1989, Gerwin and Zink 1989, Bleiweiss *et al.* 1997). Sixty of these genera are monotypic (55% of all the genera), indicating that phylogenetic relationships in the family are not well resolved (Gill and Gerwin 1989, Gerwin and Zink 1989). The monophyly of the Trochilidae family is well accepted (Sibley and Ahlquist 1990). Two subfamilies have been traditionally distinguished: Trochilinae and Phaethornithinae (Gould 1861, Boucard 1895, Elliot 1897). Recent molecular studies have supported the monophyly of these subfamilies (Sibley and Ahlquist 1990, Bleiweiss *et al.* 1994), although some question their limits (Johnsgard 1983).

The current taxonomy of hummingbirds is based largely on external morphological characters such as plumage color, morphometrics and bill structure (Gould 1861, Elliot 1879, Bourcard 1895, Ridway 1911). Recent studies have used either anatomical or ecological characters (Zusi and Bentz 1982, R. Zusi pers. comm., F. Ornelas pers. comm.) or molecular characters including allozymes and DNA hybridization distances (Gill and Gerwin 1989, Gerwin and Zink 1989, Sibley and Ahlquits 1990, Bleiweiss *et al.* 1994). Many authors believe that morphological characters of hummingbirds have been markedly influenced by ecology and sexual selection (Johnsgard 1983, Bleiweiss 1990), and consequently, such characters are expected to have high levels of homoplasy (convergent evolution) and low (or misleading) resolving power for phylogeny reconstruction (Johnsgard 1983, Bleiweiss *et al.* 1994). DNA sequences of mitochondrial genes, have aided phylogenetic resolution in groups in which traditional morphological analyses were inconclusive (Helm-Bychowski and Cracraft 1993), and could therefore be expected to help resolve problems in hummingbird systematics.

The objective of this paper is to evaluate the usefulness of mitochondrial DNA (mtDNA) cytochrome-b (cyt-b) sequences for resolving phylogenetic patterns in the Trochilidae family. To achieve this objective, we obtained sequences from multiple individuals within populations, populations within species, species within genera, and different genera in the two recognized

subfamilies, spanning the range of morphological divergence in hummingbirds. We emphasized the genera *Amazilia* and *Eupherusa*. From *Eupherusa*, all the described species, and proposed sister groups are analyzed.

MATERIALS AND METHODS

Cyt-b sequences of 20 hummingbirds species from a total of 40 individuals were obtained. MitDNA was extracted from frozen tissues (muscle, liver and heart). For the extraction, the tissues were incubated for two hours in a 5% Chelex, proteinase K (20 mg/ml) solution, vortexed briefly and boiled for eight min. Vortexed again and centrifuged for two min at 7,000 rpm. DNA was amplified by the polymerase chain reaction (PCR, Kocher *et al.* 1989, Hillis *et al.* 1990). Symetric amplifications were performed in 25 ul reactions containing template DNA (1-5 ul), buffer solution, and 1.5 ul of 10 nm primers L14841 and H15299 (made by Operon, as numbered by Kocher *et al.* 1989), and 0.625 units thermus Aquaticus polymerase (Perkin Elmer/Cetus, Boehringer Mannheim). A primary cycle of three min denaturation at 94°C, one min annealing at 50°C, and one min extension at 72°C, was followed by 33 cycles of one min at 94°C, one min at 55°C and one min at 72°C and a final extension of 10 min at 72°C. Agarose gel (1%) electrophoresis was performed to verify the presence of the 484 bp PCR product. Using the same primers as those used for amplification, double stranded PCR products were sequenced directly using a PCR product sequencing kit (USB) and direct incorporation of ³⁵S-dATP (Amersham). Light and heavy strands of all samples were sequenced. Sequencing gels were made of 6% acrylamide (Gene Page by Amresco) and were run between 5 and 6.5 hours and between 1400-1800V, maintaining a temperature between 43-45°C. Gels were vacuum dried and used to exposed x-ray film.

Sequences were read and aligned by eye, using the chicken cyt-b sequence (*Gallus gallus*; Desjardins and Morais 1990) as reference. Each distinguishable sequence was assigned to a unique haplotype. One representative individual of each haplotype was used for phylogenetic analysis.

We used the computer program MEGA (Kumar *et al.* 1993) to compute descriptive statistics for nucleotide variation. Maximum parsimony analyses were performed using computer programs PAUP version 3.1 (Swofford 1991) and MacClade version 3.01 (Maddison and Maddison 1992); characters (bases) were analyzed both unordered and with a transition /transversion ratio of 2:1. To assess the degree to which data supported a particular branching

pattern, we performed for both analyses 100 bootstrap replications (TBR) (Felsenstein 1985) and decay analysis (Bremer 1988). For this last procedure, starting from the most parsimonious trees, a NNI branch swapping search was done to find the trees up to four steps longer than the most parsimonious trees (Eguarte *et al.* 1994). Also, to determine the strength of phylogenetic signal in our sequence data, the *g₁* statistics (Hillis and Huelsenbeck 1992) were obtained from the PAUP program.

A phylogenetic tree was also estimated using a distance method (Neighbor-joining [NJ]; Saitou and Nei 1987) in MEGA and Phylip 3.5 programs (Felsenstein 1993). Distances were obtained from the Kimura two parameter model (Kimura 1980). We also conducted a maximum likelihood analysis (Felsenstein 1981) using the Dnaml program from Phylip 3.55c, both to search for the best tree and for evaluating trees constraining *Amazilia* and *Eupherusa* as monophyletic groups. Specimen information and our sequence data (433 bp) have been deposited in GENE BANK, accession number XXXX.

RESULTS

Sequence variation.— A total of 162 sites was variable (37%). The distribution of variable nucleotide positions (Fig. 1) indicates that the variation is distributed throughout this segment of the *cyt-b* gene. Overall, the percentages of each nucleotide were: adenine (28.35%), thymine (23.88%), cytosine (31.6%), guanine (16.16%). The overall transition:transversion ratio was 2.4:1. Most transitions involved C and T substitutions. Most changes were at the third position (75.1%), followed by first (15.8%) and second (9.1%) positions. A plot (not shown) of numbers of substitutions at first, second and third positions versus log-determinant distances (Swofford *et al.* 1996) suggests that third positions are saturated above approximately 10% sequence divergence, supporting the 2:1 weighting scheme described above.

From the 40 individuals sequenced, 21 haplotypes were distinguished. The alignment is colinear with that of the chicken *cyt-b* gene (Desjardins and Morais 1990). All sequences from different individuals of a given species were the same, with the exception of the *Eupherusa eximia* populations from Mexico (three individuals from two localities in Oaxaca) compared to populations from Central America (two individuals from Costa Rica), which differed at 20 positions (4.6%) (Table 2). In contrast, sequences from 11 individuals of *E. polyocerca* from Mexico were identical.

Sequence Divergence.— The average sequence divergence within *Eupherusa* is 3.74% (SD = 1.1%, n = 10 pairs). The value within *Amazilia* was 10.06%, (SD = 1.8%, n = 10 pairs). Sequences of the two species of *Phaethornis* differed by 9.0%. Average sequence divergence within Trochilinae was 9.82% (SD = 2.7, n = 171), and the average distance between Phaethornithinae-Trochilinae was 12.75% (SD = 1.6%, n = 38). Sequence divergence averaged 10.35% (SD = 2.77, n = 210) across all haplotypes.

Parsimony analyses.— Of the 433 bp sequenced, 96 were phylogenetically informative. Randomization tests (10,000 random trees, mean length = 554.18, SD = 13.01), produced a skewness test statistic, $g_1 = -0.46$, $P < 0.01$ (significance from Table 2 of Hillis and Huelsenbeck 1992), supporting the assumption that the cyt-b DNA sequence data contain phylogenetic signal (Maddison 1991, Hillis and Huelsenbeck 1992); however, such randomization tests are controversial (Carpenter 1992).

Unordered/unweighted parsimony searches (1,000 random addition TBR searches) found the same set of 14 equally most parsimonious trees with a length of 427 steps, a consistency index = 0.567, retention index = 0.507, rescaled consistency index = 0.287. Figure 2a illustrates the majority rule consensus tree and Figure 2b an arbitrary selected most parsimonious tree. Bootstrap and decay-index values suggest that the better supported branches are the ones joining *E. nigriventris* and *E. eximia*, the branch joining *Eupherusa*, *Elvira* and *Abellia* and the branch joining this group with *Chalybura*, a group formed by *Calothorax* and *Atthis*, and one formed by *Amazilia beryllina* and *A. cyanocephala*. The separation between sub-families is consistent, in that whatever species of *Phaethornis* not designated as the root remained basal to all remaining taxa (Trochilinae).

The weighted parsimony analysis yielded three parsimonious trees (566 steps, Fig 3a). Figure 3b shows the results of the bootstrap and decay analyses. The well supported groups are the same as those of the unweighted analysis.

Both parsimony analyses indicate that *Eupherusa* is paraphyletic. *Abellia* occurs inside the *Eupherusa* clade, whereas *Elvira* and *Chalybura* are closely related to the *Eupherusa/Abellia* clade. *Amazilia* appears polyphyletic, including at least three very different lineages. *Colibri thalassinus* is closely related to *Amazilia beryllina* and to *A. cyanocephala*.

Distance analysis.— A neighbor-joining tree (not shown) was congruent with the parsimony analyses.

Maximum likelihood analyses.— The tree found by the maximum likelihood analysis (Fig. 4) includes branches mostly deemed significant. The tree topology is almost identical to parsimony trees and the NJ tree, with the sole difference being the position of *Hylocharis* and *Lampornis*.

Analysis of topological restrictions.— Two topologically constrained trees were compared with the trees obtained by the unweighted parsimony and by the maximum likelihood procedure. One of the constrained trees considered the genera *Eupherusa* and *Amazilia* as monophyletic (otherwise, the topology matched that in Fig. 4). The four trees were compared by testing log-likelihood scores by means of a Chi-square test (Kishino and Hasegawa 1989) and by examining the number of unordered steps by parsimony, using the Phylip and the MacClade programs respectively (Table 3). The four trees are not significantly different according to the Chi-square test, but those constraining groups to be monophyletic were less likely. The best tree according to the log likelihood is only one step longer than the most parsimonious trees, whereas the other two trees (*Eupherusa* and *Amazilia* genera monophyletic, and *Eupherusa eximia* as monophyletic) are six and nine steps longer, respectively; unfortunately there is no generally supported statistic to test the significance of these differences.

Comparison of trees.— Comparison of trees obtained by different phylogenetic reconstruction algorithms (Table 4) reveals features present in all or most of the reconstructions. In no reconstruction were *Eupherusa* and *Amazilia* monophyletic. The group formed by *Eupherusa* plus *A. abeillei*, *Elvira* and *Chalybura* is obtained by all methods of phylogenetic reconstruction. The bee group (*Calothorax lucifer* and *Attis heloisa*) is present in all analyses, and *Amazilia viridifrons* consistently appears basal in Trochilinae.

DISCUSSION

Hummingbird phylogeny using cyt-b.— If characters change state due to influences of ecology and mating systems, they will likely be misleading for phylogeny construction (Sibley and Ahlquist 1990). This is illustrated by our data, which reveal that both genera studied in detail, *Eupherusa* and *Amazilia*, are incorrectly classified. Although we compared a relatively short (432) segment of cyt-b, a relatively high number of synapomorphies ($n = 96$) was observed. Although more sequence data would help clarify additional patterns, it does not follow that the patterns we found to be well supported would be altered. More taxa are needed to fill in the broad details of hummingbird evolution but our study provides a number of starting points for further analyses.

The number of species in *Eupherusa* is controversial (Rowley and Orr 1964, Howell and Webb 1995). The mtDNA differences between Mexican and Central America populations of *E. eximia* strongly suggest that they are not conspecific, and each is probably a phylogenetic species (Cracraft 1983); more field studies are needed to know if their distributions are disjunct, as suggested by present information. *Eupherusa nigriventris* is the sister of the Central American *E. eximia*, a result contrary to current classification. *Eupherusa nigriventris* is morphologically very different from the other *Eupherusa* because of its black head. Our molecular data suggest that five species should be recognized in *Eupherusa*, and we present a hypothesis for their evolutionary relationships (Fig. 5).

The relationship between *Elvira*, *Chalybura* and *Eupherusa* is not surprising, as these genera have long been suspected to be closely related, and they were all considered as *Chalybura* by Jonhsgard (1983). Our results indicate that the problem is more complex, and that *Abellia abellei*, a species from a monotypic genus, is part of the *Eupherusa* genus. *A. abellei* is similar to the *Eupherusa* hummingbirds, but is smaller with a shorter beak, and lacking the reddish patch in the wing that has been considered diagnostic of the *Eupherusa* (Gould 1861, Rowley and Orr 1990). Again, mtDNA information suggests that plumage coloration and morphology are misleading indices of phylogenetic relatedness.

The genus *Amazilia* is the largest of the recognized hummingbird genera, with ca. 31 species. It has been suggested that several independent evolutionary lineages are presently included in the genus, but it has been difficult to define diagnostic characters for the groups (Ornelas pers. com., Johnsgard 1983). Although a more intense sampling is needed to resolve phylogenetic patterns in the genus, our data strongly suggest that *Amazilia* as now defined is polyphyletic, formed by at least three different lineages. Furthermore, *A. viridifrons* is relatively basal in the Trochilinae. Our data suggest that *A. rutila* and *A. candida* are sister taxa, although they differ by 7.5% sequence divergence, a twice the value found among species of *Eupherusa*. This indicates the need for a more complete sampling of the genus. Another grouping found in our analyses include *Colibri thalassinus*, *A. beryllina* and *A. cyanocephala*. Thus we suggest that *Amazilia* as now defined is a genus that includes hummingbird species that have retained or returned to the generalized, primitive morphology of the subfamily (F. Ornelas pers. com.), and will prove on further analysis to be polyphyletic.

Another group found in our analyses includes *Calothorax lucifer* and *Atthis (Selasphorus) heloisa*. Both are small hummingbirds of North America, often referred to as bee hummingbirds

(Gerwin 1985) or flame-throated hummingbirds (Johnsgard 1983). Detailed study is needed to understand the evolution of this large complex of genera and species (at least 42 species, Johnsgard 1983), where strong convergent evolution has been proposed (Brown and Bowers 1985, C. Martinez del Río pers. com.)

The other well supported group was the pair of *Phaethornis* species, which differ by 9%. This relatively high value is consistent with the suggestion that two genera are involved (*Phaethornis* for *superciliosus* and *Pygmornis* for *longuemareus*; Gill and Gerwin 1989, Howell and Webb 1995). Another non-exclusive hypothesis is that the Phaethornithinae lineage is very old and exhibits lower speciation rates (Bleiweiss 1990), leading to greater differences between species than those observed within Trochilinae. Because the two subfamilies are sister taxa, they are by definition the same age; thus, referring to members of the Phaethornithinae as “primitive” (Bleiweiss 1990) can only mean that they have more characters in common with their non-hummingbird lineage which has not yet been demonstrated cladistically. The relatively large distances between our two representatives of Phaethornithinae suggest that further testing of the monophyly of each subfamily is needed, although DNA-DNA hybridization studies (Bleiweiss et al. 1997) suggest monophyly of the two subfamilies.

The relationships of *Lampornis amethystinus*, *Lamprolaima rhami* and *Hylocharis leucotis* were unclear, and more sequences of related species are needed to stabilize their phylogenetic positions (Weller et al. 1992, Chase et al. 1993). Nevertheless we note that *L. rhami* and *L. amethystinus* are very different (8.25% overall difference) and never appear as sister taxa in any reconstruction, despite the fact that the two genera have been considered synonymous by some authors (Johnsgard 1983).

Molecular evolution of the cyt-b gene in hummingbirds.— The cyt-b gene in hummingbirds is amplified easily with primers designed for mammals and other birds. In hummingbirds the proportion of cytosine is high (31.6%), whereas the proportion of guanine is very low (16.2%). Similar proportions were found in corvids and birds of paradise (C = 32.1%, G = 13%), and in *Melospiza* and *Zonotrichia* (C = 33.4%, G = 16.9%) (Zink and Blackwell 1996, Helm-Bychowski and Cracraft 1993). As for most other sequences analyzed, most of the changes are in the third position of the codons, and the most conservative position is the second (Li and Graur 1991).

The average percentage of divergence in cyt-b for the family Trochilidae is 10.35%, and with a correction for multiple hits by the method of Kimura (1980) the value is 11.31%. The

average distance between the 2 subfamilies (Trochilinae and Phaethornithinae) is 12.74% (uncorrected) and 14.25% (corrected by Kimura method). The average substitution rate in mitochondrial DNA for vertebrates, including birds, has been estimated as 2% per million years (Shields and Wilson 1987). This suggests that the subfamilies diverged about 7 million years ago, in the Pliocene. Hence, in less than 8 million year all the genera and species of Trochilinae (110 and 325, reespectively) evolved. If true, this would represent a remarkably rapid evolutionary radiation, one nonetheless consistent with sexual selection as a driving force. Another possibility may be that the substitution rate is slower in hummingbirds than in other vertebrate lineages, but that would be in constrast with the current hypothesis that the mitochondrial DNA evolves faster in animals with higher metabolic rates (Martin and Palumbi 1993, Rand 1994). Also, the body temperature hypothesis (e.g., Avise 1983) suggests that for protein-coding genes such as cyt-b, birds should experience a rate of substitution lower than that in mammals, but for nontranslated DNA, such as rRNA, rates should be the same.

Bleiweiss *et al.* (1994) used DNA-DNA hybridization data and a molecular clock calibrated from the separation between swifts and hummingbirds to estimate that the radiation of the Trochilinae subfamily began 12.8 m.y.a. If true, then hummingbird mtDNA would evolve at 1%/million years. Both calibrations, which are controversial, suggest that the radiation of hummingbirds is relatively recent. Thus, in addition to rapid morphological evolution, the co-evolution of hummingbirds and the plants they pollinate was rapid.

LITERATURE CITED

- Brown, J.H. and M.A. Bowers. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *Auk* 102:251-269.
- Barrowclough, G.F. 1983. Biochemical studies of microevolutionary processes. Pp. 223-261 In: Brush A.H. and Clark G.A. Jr. (eds) *Perspectives in Ornithology*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Bleiweiss, R. 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds: a neontological perspective on the generation of diversity. Pp. 354-380 in *Causes of Evolution* (R.M. Moss and W.D. Allmon, ed.) Univ. Chicago Press, Chicago.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch, J.C. Matheus. 1994. DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. *Auk* 111:8-19.
- Bleiweiss, R., J.A.W. Kirsch, and J.C. Matheus. 1997. DNA hubridization evidence for the

principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Mol. Biol. Evol.* 14:325-343.

- Boucard, A. 1895. *Genera of Hummingbirds*. London, Pardy and Son.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Carpenter, J.M. 1992. Random cladistics. *Cladistics* 8:147-153.
- Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, M.R. Duvall, R. Price, H.G. Hills, Y. Qiu, K.A. Kron, J.H. Rettig, E. Conti, J.D. Palmer, M.T. Clegg, J.R. Manhart, K.J. Systma, H.J. Michaels, W.J. Kress, M.J. Donoghue, W.D. Clark, M. Hedren, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K. Kim, C.F. Wimpee, J.F. Smith, G.F. Furnier, S.H. Straus, Q. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, L.E. Eguiarte, G.H. Learn Jr., C.H. Barrett, S. Graham, and V.A. Albert. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80:5228-580.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* 1:159-87.
- Desjardins, P. and R. Morais. 1990. Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome: a novel gene order in higher vertebrates. *J. Mol. Biol.* 21:599-634.
- Eguiarte, L.E., M.R. Duvall, G.H. Learn, Jr., and M.T. Clegg. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons: An analysis based on the *rbcL* gene sequence. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:35-56.
- Elliot, D.G. 1879. *A Classification and Synopsis of the Trochilidae*. Smithsonian Contributions to Knowledge 317. Washington, D.C. 277 pp.
- Feinsinger, P. and R.K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18:779-795.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary sequences from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* 17:368-376.
- Felsenstein, J. 1985. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: finding maximum likelihood estimates. *Evolution* 35:1229-1242.
- Felsenstein, J. 1993. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*. 3.5c. University of Washington Press, Seattle.
- Gerwin, J.A. 1985. *Phylogenetic Patterns in the Trochilidae*. Unpublished M. Sc. Thesis. Louisiana State University, Baton Rouge, LA.
- Gerwin, J.A. and R.M. Zink. 1989. Phylogenetic patterns in the genus *Heliodoxa* (Aves: Trochilidae): An allozyme perspective. *Will. Bull.* 101:525-544.

- Gill, F.B. and J.A. Gerwin. 1989. Protein relationships among hermit hummingbirds. *Proc. Acad. of Nat. Sci. Phil.* 141:409-421.
- Gould, J. 1861. *A Monograph of the Trochilidae or Family of Hummingbirds*. Vol. 1-V. London, Taylor and Francis.
 - Helm-Bychowski, K. and J. Cracraft. 1993. Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: relationships within the Corvine assemblage (Class Aves) as inferred from complete sequences of the mitochondrial DNA cytochrome-b gene. *Mol. Biol. Evol.* 10:1196-1214.
 - Hillis, D.M. and J.P. Huelsenbeck. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Heredity*. 83:189-195.
 - Hillis, D.M., A. Larson, S.K. Davis, and E.A. Zimmer. 1990. DNA Sequencing. Pp. 318-370 *in* *Molecular Systematics* (D.M. Hillis and C. Moritz eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
 - Howell, S.N.G. and S. Webb. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press.
 - Johnsgard, P.A. 1983. *The Hummingbirds of North America*. Smith. Inst. Press. Washington, DC.
 - Kishino, H. and H. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. *J. Mol. Evol.* 29:170-179.
 - Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16:111-120.
 - Kimura, M. 1981. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78:454-458.
 - Kocher, T.D., W.K. Thomas, A. Meyer, S.V. Edwards, S. Paabo, F.X. Villablanca, and A.C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in mammals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86:6196-6200.
 - Kumar, S., K. Tamura, and M. Nei. 1993. *MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis*, version 1.01. The Pennsylvania State Univ., Univ. Park, PA.
 - Li, W. H. and D. Graur. 1991. *Molecular Evolution*. Sinauer Assoc. Sunderland, Massachusetts.
 - Maddison, D.R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most parsimonious trees. *Syst. Zool.* 40:315-328.
 - Maddison, W.P. and D.R. Maddison. 1992. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*, version 3.0. Sinaues Asoc, Sunderland, Massachusetts.
 - Martin, A.P. and S.R. Palumbi. 1993. Body size, metabolic rate, generation time and the

molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90:4087-4091.

Rand, D.M. 1994. Thermal habit, metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA. *TREE*: 9:125-131.

●Ridgway, R. 1991. The birds of north and middle america. *Bull of the Unit. Stat Nat Mus* 50(5):1-859.

●Rowley, J.T. and R.T. Orr. 1964. A new hummigerbird from southern Mexico. *Condor* 66:81-84.

Saitou, N. and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-425.

●Shields, G.F. and A.C. Wilson. 1987. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *J. Mol. Evol.* 224:212-217.

●Sibley, C.G. and J.E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution*. Yale Univ. Press, New Haven.

●Sibley, C.G. and B.L. Monroe, Jr. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.

●Swofford, D.L. 1991. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.0*. Illinois Nat. Hist. Surv. Champaign .

●Swofford, D.L. and G.J. Olsen. 1990. Phylogeny reconstruction. Pp. 411-501 *in* *Molecular systematics* (D.M. Hillis and C. Moritz eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

●Weller, S.J., T.P. Friedlander, J.A. Martin, and D.P. Pashley. 1992. Phylogenetic studies of ribosomal RNA variation in higher moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia). *Mol. Phylogenet. Evol.* 1:312-337.

●Zink, R.M. and R.C. Blackwell. 1996. Patterns of allozyme, mitochondrial DNA, and morphometric variation in four sparrow genera. *Auk* 113:59-67.

●Zusi, R.L. and G.D. Bentz. 1982. Variation of a muscle in hummigerbirds and swifts and its systematic implications. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 95:412-420.

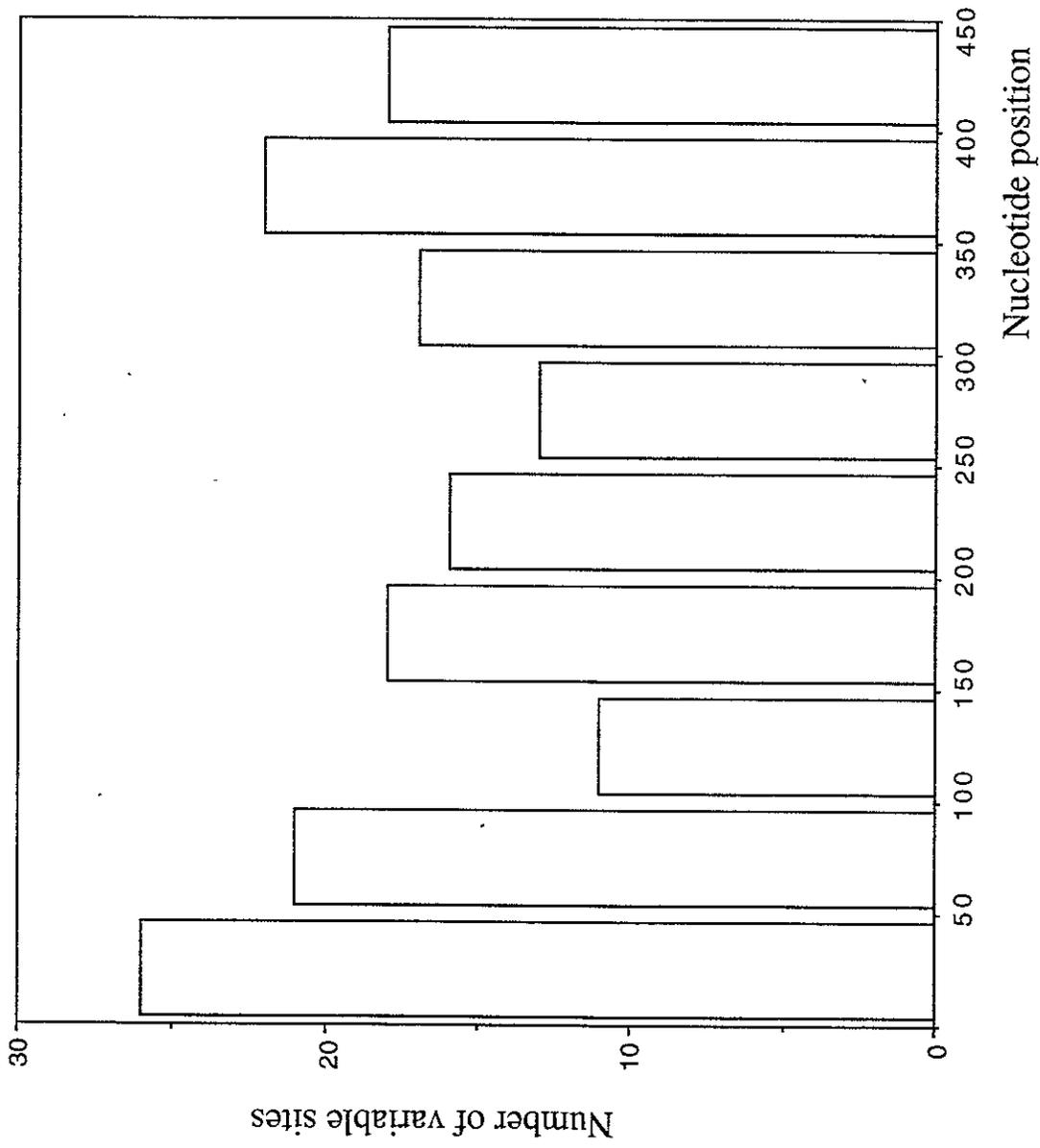


Figure 1

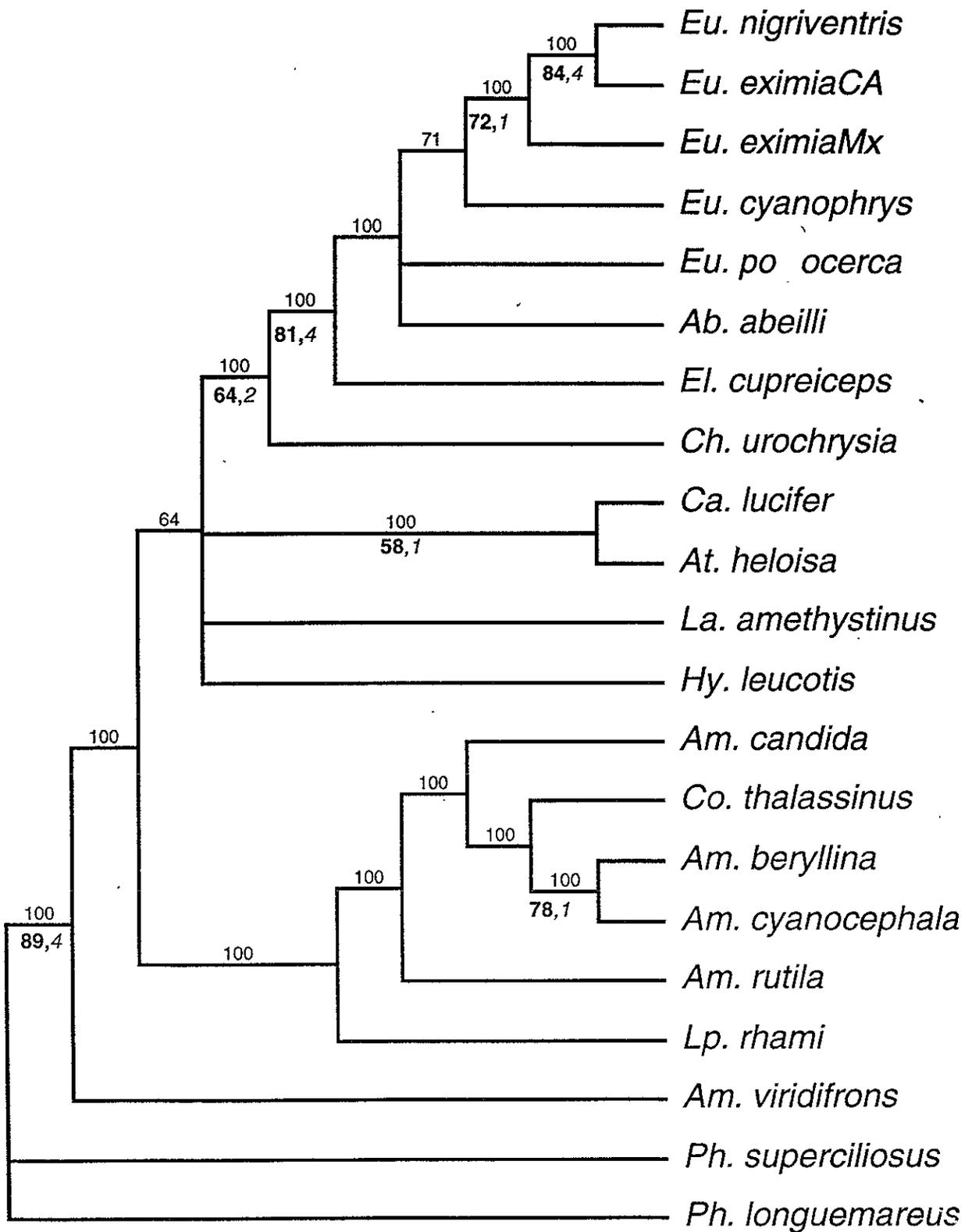


Figure 2A

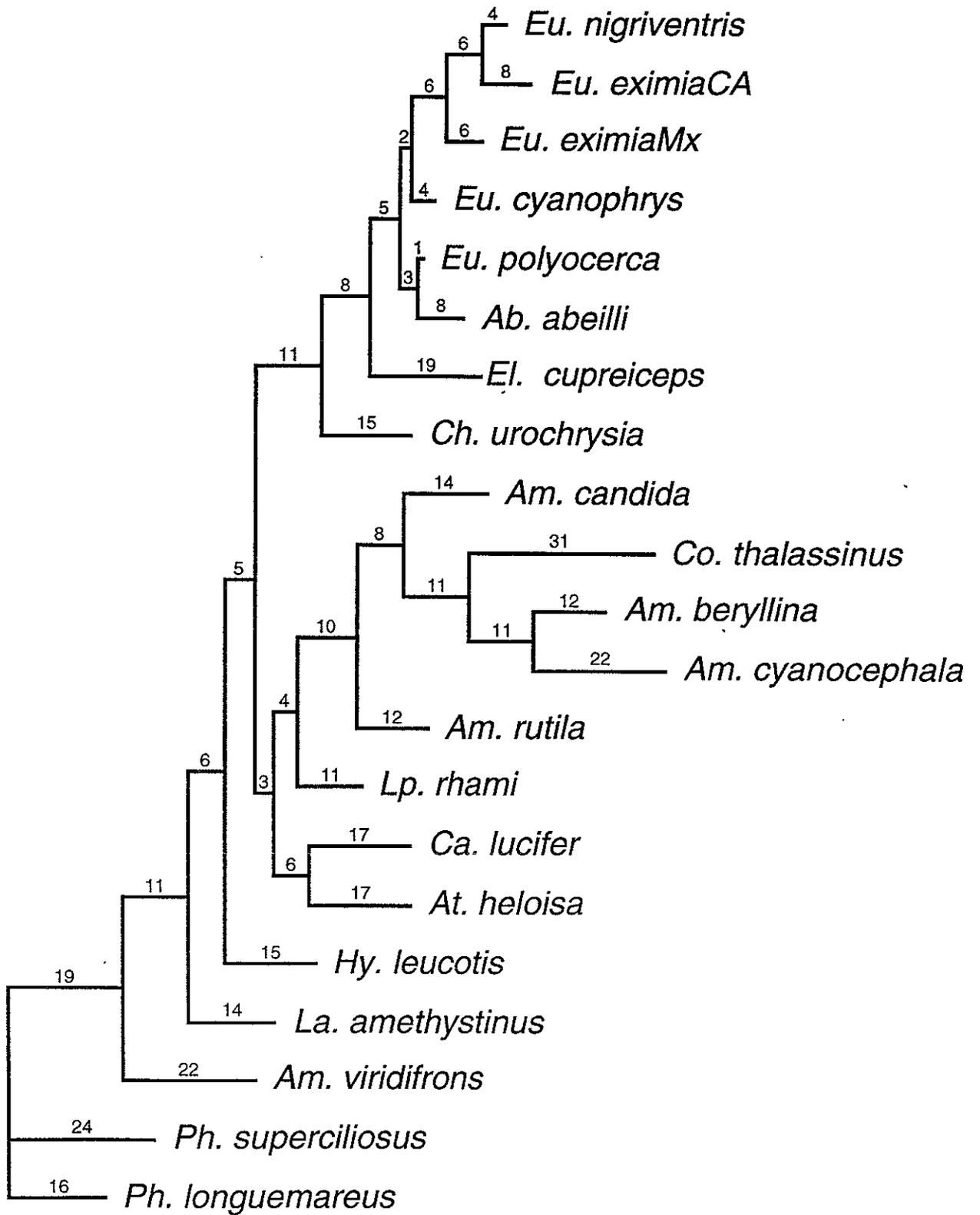


Figure 2B

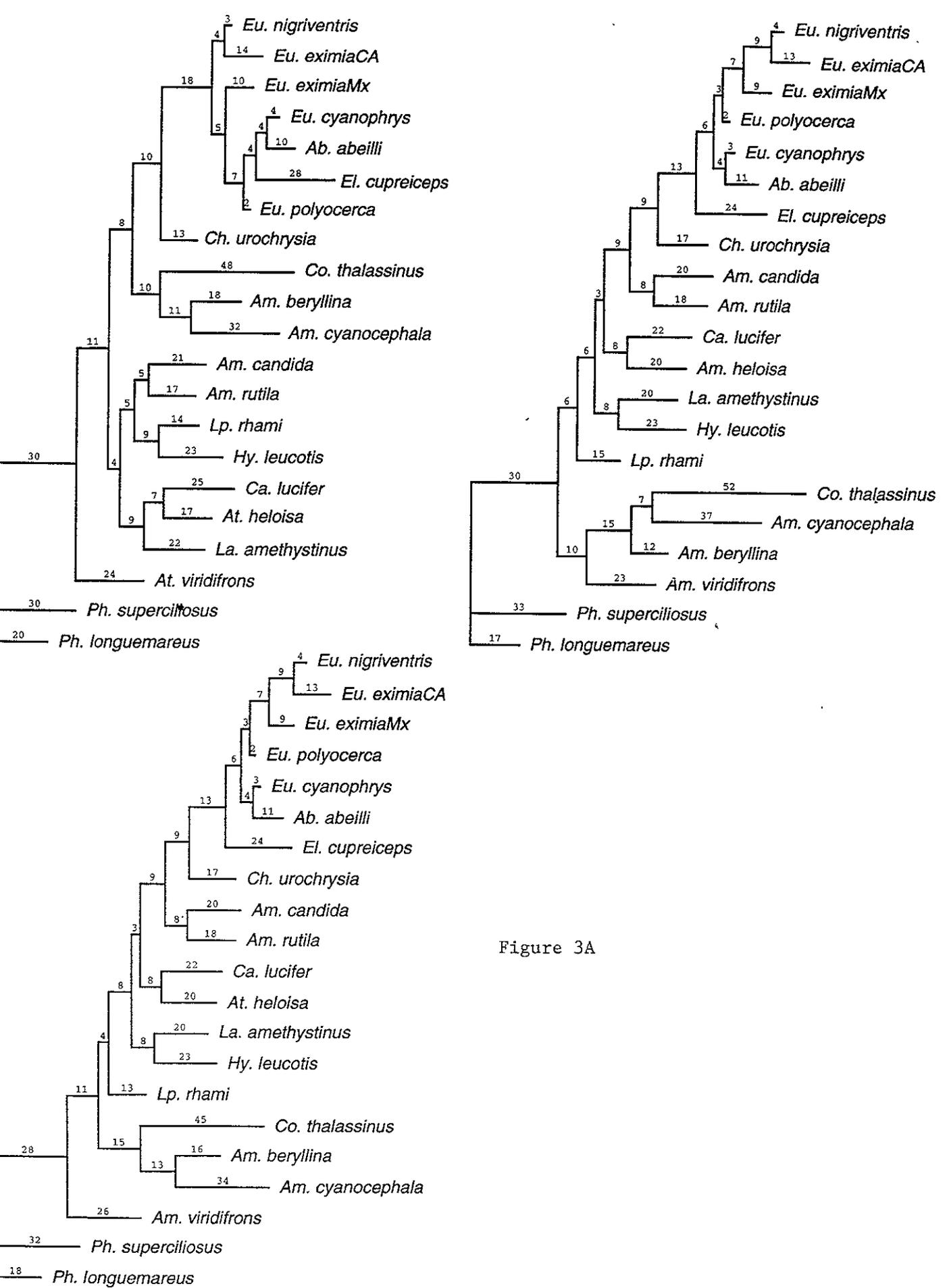


Figure 3A

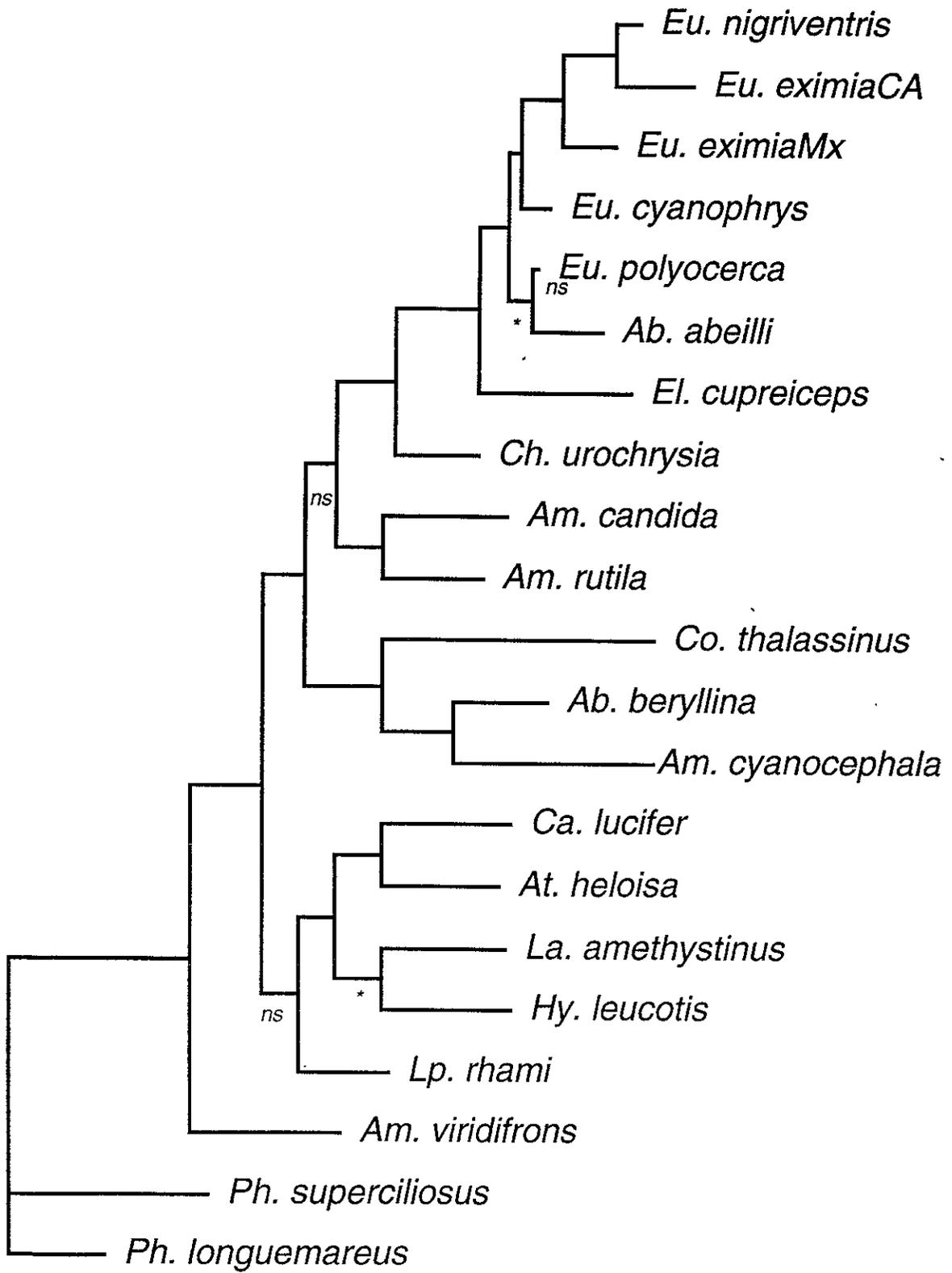


Figure 4

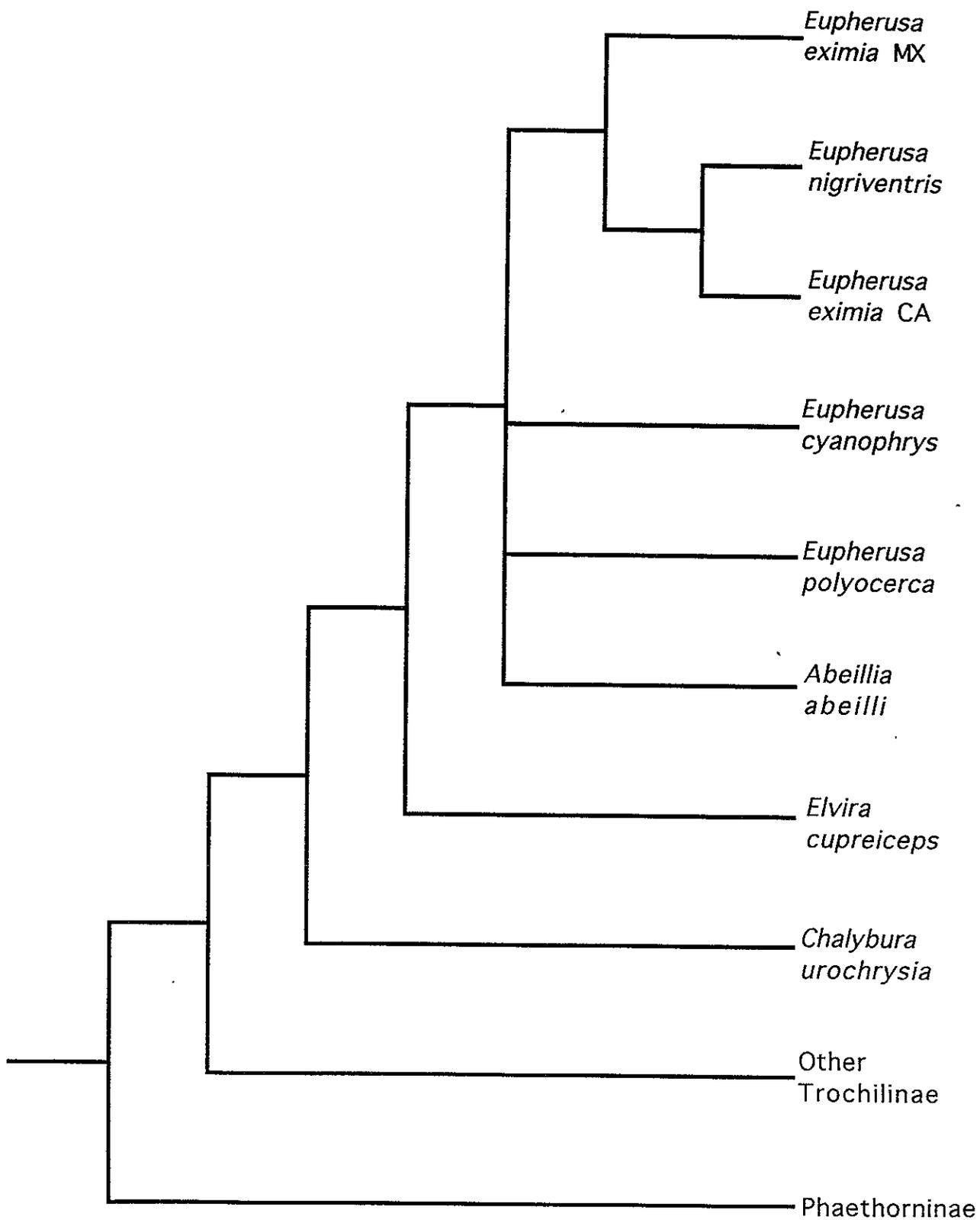


Figure 5

RESUMEN

Se presenta una serie de estudios diseñados con el fin de reconocer las relaciones filogenéticas entre las especies de colibríes (Aves : Trochilidae) del género *Eupherusa* y sus géneros afines (*Abeillia*, *Chalybura* y *Elvira*), utilizando caracteres morfológicos y moleculares. En el capítulo 1 se presenta una monografía de todas las especies de los cuatro géneros, basada en un análisis descriptivo de la mayoría de los ejemplares que se encuentran depositados en las principales colecciones de aves de Estados Unidos y México, así como en la información que existe acerca de su biología. En el capítulo 2 se presenta un análisis estadístico de los datos morfológicos obtenidos de los ejemplares de todas las especies de los cuatro géneros. No se observó variación intraespecífica en color y la variabilidad intragenérica fue baja. *Eupherusa* se distingue de los demás géneros por el color rojo de las plumas covertoras secundarias. La variación interespecífica en la mayoría de las características merísticas fue relativamente baja (CV < 15%). La variable que presentó los niveles mas bajos de variabilidad fue la longitud del pico, lo cual podría ser un resultado de la adaptación al forrajeo en flores de tamaños particulares. Varias de las características merísticas, individuales o en combinación, permiten diferenciar a los cuatro géneros entre si y a la mayoría de las especies. Los datos morfométricos sugieren que las poblaciones de México y Centroamérica de *Eupherusa eximia* podrían ser dos especies distintas. En el capítulo 3 se presenta una revisión crítica de los diferentes métodos de análisis filogenético que existen, así como una discusión de los problemas asociados a la reconstrucción filogenética, las ventajas y desventajas de los principales métodos, y algunos de los usos que se les pueden dar a las filogenias. En el capítulo 4 se presentan los resultados de un análisis filogenético utilizando datos moleculares (secuenciación de un fragmento de 433 bp del gen mitocondrial que codifica el citocromo b). Aunque en este estudio se enfatiza el análisis de *Eupherusa* y sus supuestos grupos hermanos (*Chalybura* y *Elvira*), también se estudiaron 14 especies de nueve géneros adicionales, pertenecientes a las dos subfamilias de colibríes (Phaethornithinae y Trochilinae), lo que permite esbozar ideas preliminares de la filogenia de nivel genérico dentro de los colibríes. Se encontraron 162 sitios variables (37.41%) y 96 (22.1%) que fueron filogenéticamente informativos. Las secuencias de diferentes individuos de una especie en particular fueron las mismas, con excepción de las poblaciones de *Eupherusa eximia* de México, las cuales difirieron en 20 posiciones (4.6%) de las poblaciones de Centroamérica. El análisis con un cociente de transición:transversión de 2:1 resultó en tres árboles más parsimoniosos. Los análisis de "neighbor-joining" y "maximun likelihood" apoyan las conclusiones de máxima parsimonia. De acuerdo con el análisis filogenético: (a) *Eupherusa* es parafilético, ya que debe de incluir a *Abeillia*, y *Elvira* y *Chalybura* son los grupos más cercanos a este clado; (b) *Amazilia* es polifilético e incluye al menos tres diferentes linajes; (c) *Colibri thalassinus* está cercanamente relacionado con *Amazilia beryllina* y *A. cyanocephala*; (d) *Calothorax* y *Atthis* probablemente forman un grupo; (e) *A. viridifrons* se encuentra en la base de Trochilinae; y (f) la separación entre las subfamilias se observa de manera consistente, sin embargo no son tan distantes como podría esperarse.

ABSTRACT

Studies designed to resolve the phylogenetic relations of the hummingbird genus *Eupherusa* and related genera (*Abellia*, *Chalybura* y *Elvira*) are presented. In chapter 1 a monograph of all the known species of the four genera is presented. This monograph is based in the analysis of most of the specimens in collections from USA and Mexico, and in a review of the available information, both published and original of the author. In chapter 2 a statistical analysis of morphological data obtained from the specimens is presented. No intraspecific variation in color was observed, and intergeneric variation was low. *Eupherusa* can be distinguished from the other three genera by the red color of the secondary coverts feathers. Intraspecific variation in most measurable traits was relatively low (CV < 15%). The length of the bill showed the lowest levels of intraspecific variability, probably as a result of adaptation to foraging in flowers of specific corolla lengths. Several measurable traits, individually or in combination, permit to distinguish between genera and between most species. The morphometric data suggest that the *Eupherusa eximia* populations from Mexico and Central America could be two different species. In chapter 3 a critical review of phylogenetic analysis methods is presented, together with a discussion of the problems of phylogenetic reconstruction, the advantages and disadvantages of the main methods, and some of the uses of phylogenies. In chapter 4 a molecular phylogenetic analysis using partial (433 bp) mitochondrial cytochrome-b DNA sequences is presented. Although the emphasis of this study was in the genus *Eupherusa* and related genera (*Abellia*, *Chalybura* y *Elvira*), 14 species of other nine genera, pertaining to both subfamilies of hummingbirds (Phaethornithinae y Trochilinae), were also included in the analysis. A total of 162 sites was variable (37.41%), and 96 sites (22.1%) were phylogenetically informative. Sequences from different individuals of a given species were the same, with the exception of *Eupherusa eximia* populations from Mexico wich differed at 20 positions (4.6%) from putative conspecific specimens sampled from Central America. An analysis with a transition:transversion ratio of 2:1 revealed three most parsimonious trees. Neighbor-joining and maximum likelihood analyses supported conclusions from maximum parsimony: (a) *Eupherusa* is paraphyletic, with *Abellia* inside *Eupherusa*, and *Elvira* and *Chalybura* are closely related to this clade; (b) *Amazilia* is polyphyletic, including at least three different lineages; (c) *Colibri thalassinus* is closely related to *Amazilia beryllina* and to *A. cyanocephala*; (d) two bee hummingbirds (*Calothorax* and *Atthis*) probably form a group; (e) *A. viridifrons* is at the base of the Trochilinae; and (f) the separation between subfamilies is consistently observed, but the subfamilies are not as distant as one might expect.